

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113
NUMÉRO 1
1986

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

mars 1986

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

COMITÉ DE RÉDACTION

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

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

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

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

JEREMY MCNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

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

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

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Premier trimestre 1986. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

A REVISION OF THE NEARCTIC SPECIES OF *RHORUS*
(HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE, CTENOPELMATINAE)

J. R. BARRON

Biosystematics Research Institute
 Agriculture Canada, Ottawa (Ontario) K1A 0C6

Résumé

Nous revisons les espèces néarctiques du genre *Rhorus*. Les espèces de ce genre sont des parasites des Tenthredinidae. Le genre comprend 16 espèces en Amérique du Nord dont 8 nouvelles. Nous reconnaissons cinq groupes: le groupe *bartelti* avec *bartelti* Luhman et *gaspesianulus* Luhman; le groupe *tristis* avec *tristis* (Provancher), *pilosus* (Davis), et *croesae* sp. n.; le groupe *varifrons* avec *varifrons* (Cresson), *punctatus* sp. n., *fulvus* sp. n., et *planarius* sp. n.; le groupe *clapini* avec *clapini* (Provancher); et le groupe *hervieuxii* avec *borealis* (Ashmead), *elongatus* sp. n., *dentatus* sp. n., *macremphytae* sp. n., *ferrugineus* sp. n., et *hervieuxii* (Provancher). Nous décrivons et illustrons pour la première fois la capsule céphalique du dernier stade larvaire de *bartelti*, *gaspesianulus*, *tristis*, *croesae* sp. n., *varifrons*, *borealis*, *macremphytae* sp. n., et *hervieuxii*. Nous redécrivons la capsule céphalique larvaire de *clapini*.

Abstract

The taxonomy of the Nearctic species of the genus *Rhorus*, parasites of various species of sawflies, is revised. There are 16 Nearctic species of which 8 are described as new. These are placed in five species groups as follows: the *bartelti* group including *bartelti* Luhman and *gaspesianulus* Luhman; the *tristis* group including *tristis* (Provancher), *pilosus* (Davis), and *croesae* n. sp.; the *varifrons* group including *varifrons* (Cresson), *punctatus* n. sp., *fulvus* n. sp., and *planarius* n. sp.; the *clapini* group including *clapini* (Provancher); and the *hervieuxii* group including *borealis* (Ashmead), *elongatus* n. sp., *dentatus* n. sp., *macremphytae* n. sp., *ferrugineus* n. sp., and *hervieuxii* (Provancher). The cephalic structures of the last instar larvae of *bartelti*, *gaspesianulus*, *tristis*, *croesae* n. sp., *varifrons*, *clapini*, *borealis*, *macremphytae* n. sp., and *hervieuxii* are described and illustrated, and all except those of *clapini* are new descriptions.

Introduction

The genus *Rhorus* is one of several genera of Ichneumonidae comprising the tribe Pionini. The genus can be recognized by the indentation at the base of each mandible, a character common to other genera of Pionini, and by the face confluent with the clypeus, a character not known for other genera of Pionini. There are 16 species of the genus *Rhorus* presently recognized in North America of which 8 are described in this paper as new. The genus is basically Holarctic in distribution, however individuals of a few species have been seen from the Neotropics. The species, both Nearctic and Palaearctic, have not formerly been studied as a group.

The Nearctic members are divided into five species groups as follows: the *bartelti* group

including *bartelti* Luhman and *gaspesianulus* Luhman; the *tristis* group including *tristis* (Provancher), *pilosus* (Davis), and *croesae* n. sp.; the *varifrons* group including *varifrons* (Cresson), *punctatus* n. sp., *fulvus* n. sp., and *planarius* n. sp.; the *clapini* group including *clapini* (Provancher); and the *hervieuxii* group including *borealis* (Ashmead), *elongatus* n. sp., *dentatus* n. sp., *macremphytae* n. sp., *ferrugineus* n. sp., and *hervieuxii* (Provancher).

The principal characters of the species groups, and the species are outlined in Table 1. Adults of the Palaearctic species available were studied to enhance understanding of the comparative characteristics of the groups.

The species of *Rhorus*, with names not already in synonymy, or placed in synonymy, were re-

TABLE I
Comparative characters of adults of Nearctic species of *Rhorus*

Character state	Species															
	<i>bartelti</i>	<i>gaspesianulus</i>	<i>tristis</i>	<i>pilosus</i>	<i>croesae</i> n. sp.	<i>varifrons</i>	<i>punctatus</i> n. sp.	<i>fulvus</i> n. sp.	<i>planarius</i> n. sp.	<i>clapini</i>	<i>borealis</i>	<i>elongatus</i> n. sp.	<i>dentatus</i> n. sp.	<i>macremphytae</i> n. sp.	<i>ferrugineus</i> n. sp.	<i>henvieuxii</i>
Body densely ¹ , moderately ² , sparsely punctate ³	1	1	1	2	2	2	1	3	2,3	2	2	2	2	2	2	3
Face strongly ¹ , moderately ² , convex, almost flat ³	1	1	1	2	2	2	1	2	3	2	3	2	3	3	2	2
Face densely ¹ , moderately ² , sparsely ³ , punctate	1	1	1	2	2	2	2	3	3	2	2	2	3	3	2	2
Face piceous ¹ , fulvous ² , fulvous medially ³	1	3	1	1	2	2,3	1,3	2	2	2,3	1	1,3	1,2	2	2	1
Clypeus at apex in profile convex	+	+	+	-	+	+	+	+-	-	+	+	+-	+	-	-	+
Clypeus with apical margin arcuate	+	+	+	-	+	+	+	+-	-	+	+	-	+	-	-	+
Clypeus at middle with apical tooth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Antennae with flagellar annuli elongate ¹ , moderate ² , short ³	3	3	3	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1
Front legs with tarsomeres short	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
First abdominal segment elongate ¹ , moderate ² , short ³	3	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	2	2	1	2	3
First abdominal tergite with carinae strong ¹ , moderate ² , weak ³	1	1	1	3	2	2	2	2	3	2	2	2	3	2	2	2
First abdominal tergite with carinae sharp	+	+	+	-	+-	+-	-	-	-	+	+-	+-	-	+-	+-	+-
First abdominal tergite with carinae long ¹ , short ²	1	1	1	2	1,2	1,2	1	1,2	2	1	1	1,2	2	1,2	1,2	1,2
Second abdominal tergite at sides concave	-	-	-	+	-	+-	-	-	+-	+	-	-	-	-	+-	-
Abdomen with apical segments compressed laterally	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
First abdominal tergite rugulose	+	+	+	+-	+-	+	+	+-	+-	+	+	+	-	+-	+	+-
Second abdominal tergite rugulose	+	+	+-	+-	+-	+-	+-	+-	-	+	+	+	-	+-	+-	-
Abdominal tergites piceous ¹ , rufous ² , piceous and rufous ³ , ferrugineous ⁴	2	1	1	2	1,2	2	2	1	1	1,3	1,2	1,3	1	1	4	1,2,3
Distribution	nw	n	n	nw	ew	trans	sw	se	e	trans	nw	nw	w	e	trans	e

garded by Townes (1945) and Townes & Townes (1951) as distinct on the species level. He rearranged his own material of *Rhorus* and placed some species as subspecies of the European *extirpatorius* (Gravenhorst) and others as subspecies of the Eurasian *haemorrhoidicus* (Hartig). Townes (1970) placed a few Nearctic names in synonymy, and these as well as a few others as subspecies of these Palaearctic species, but not as a revisionary work. Carlson (1979), for the most part, followed Townes' unpublished arrangement in the catalogue of Nearctic species.

Palaearctic material was studied by myself to understand better morphological characters involved and potential relationships with the Nearctic species. It was found that the Nearctic species are distinct, though some species seem to be related, as would be expected, to those of the Palaearctic. In general, the *varifrons* species group seems to be close to species presumably near *extirpatorius* and the *herveuxii* species group is probably close to species near *haemorrhoidicus*. However, not enough is known about the Palaearctic species, and especially their possible connections with the Nearctic species to properly understand relationships. The Palaearctic species have not been studied as a group, nor have the types of these been associated with those named, as presumed valid species. Therefore the Nearctic species are placed here in species groups separate from Palaearctic material. Rationale for the Nearctic species groups follows the description of the genus *Rhorus*.

Larvae were prepared and treated primarily by the methods outlined by Finlayson (1960). These are compared with the only other larvae of *Rhorus* so far described; that is those described and illustrated by Short (1978), namely *clapini* (Provancher), *extirpatorius* (Gravenhorst), and *mesoxanthus* (Gravenhorst). The larvae of *R. clapini* were illustrated by Short (1959), *extirpatorius* was first illustrated by Short (1970), and *mesoxanthus* was described and illustrated by Beirne (1941). Individuals of *extirpatorius* and *mesoxanthus* occur in the Palaearctic region.

Associations of members of the genus with hosts are outlined in Table II.

Adults (2504 females and males), larvae, and host remains of the Nearctic species belonging to the following institutions were studied: American Museum of Natural History, Philadelphia (ANSP), H. K. and M. C. Townes, American Entomological Institute, Ann Arbor, Michigan (HKT), the United States National Museum of Natural History, Washington, D. C. (USNM), Université Laval, Québec (U. Laval), University of Minnesota (U. Minnesota), and the Canadian National Collection,

Ottawa (CNC). The types of new species are deposited in those institutions as indicated by initials in the paragraph on type material following the description of each species.

Relative, comparative terms used to describe structures of adults of species of *Rhorus*

Certain relative terms to describe amount of punctuation and amount of convexity of the face and clypeus are used as character states, and are categorized. These character states are used consistently and worded in a consistent manner throughout the paper to indicate differences between species groups and between species. These are given in Table I, under diagnostic characters, and in the description of each species group and species, and are illustrated (Figs. 1 to 11). These character states are important in the separation of the various species.

PUNCTATION OF THE HEAD AND THORAX

Punctuation of the head is characterized by the face and of the thorax by the mesopleuron. There are three states for amount of punctuation, namely densely, moderately, and sparsely (Figs. 1 to 6). There are three states referring to the amount of convexity of the face in profile, namely strongly, moderately, and almost flat (Figs. 1,3,7). There are two states referring to the amount of convexity of the clypeus at apex in profile, namely strongly convex and slightly or not convex (Figs. 8,7). There are two states referring to the apical margin of the clypeus, namely arcuate and subtruncate (Figs. 9, 10). The apical abdominal segments of *borealis*, *elongatus* n. sp., and *dentatus* n. sp., members of the *herveuxii* species group, are compressed rather strongly laterally, as illustrated (Fig. 11).

The meanings of these character states are explained in detail (Table III), and in reference to the appropriate Figures, representing examples of each. Comparative terms for body size are given by actual body length (range in mm). Length to width of the basal annuli of the flagellum of the antennae are given as length to width ratios, and length to width of the first abdominal segment (equivalent in measurement to first tergite) are given as ratios.

Rhorus Foerster

Rhorus Foerster, 1868, p. 195. Type-species: *Tryphon mesoxanthus* Gravenhorst, by subsequent monotypy from inclusion by Woldstedt, 1877.

Monoblastus of authors, not of Hartig.

TABLE II
Hosts of Nearctic species of *Rhorus*

Species of <i>Rhorus</i>	Host sawfly	Host plant
<i>bartelti</i> species group		
<i>bartelti</i>	<i>Feralia</i> sp. <i>Pachynematus</i> sp. <i>Pikonema alaskensis</i> (Rohwer), (yellow-headed spruce sawfly), most individuals of <i>bartelti</i>	<i>Picea</i>
	<i>Pikonema dimmockii</i> (Cresson), (green-headed spruce sawfly)	<i>Picea</i>
<i>gaspesianulus</i>	<i>Pikonema alaskensis</i> <i>Pikonema dimmockii</i> <i>Pikonema</i> sp.	<i>Picea</i> <i>Picea</i>
<i>tristis</i> species group		
<i>tristis</i>	<i>Arge clavicornis</i> (Fabricius) <i>Nematus fulvicrus</i> Provancher <i>Nematus limbatus</i> (Cresson) <i>Nematus ventralis</i> Say, (willow sawfly) <i>Nematus</i> sp.	<i>Prunus</i> , <i>Salix</i> <i>Salix</i> , <i>Populus</i> <i>Salix</i> , <i>Populus</i> <i>Salix</i>
<i>pilosus</i> <i>croesae</i> n. sp.	<i>Croesus latitarsus</i> Norton, (dusky birch sawfly) <i>Trichiocampus simplicicornus</i> (Norton)	<i>Populus</i> , <i>Quercus</i> <i>Salix cordata</i> <i>Brassica</i> <i>Betula</i> <i>Salix</i> , sometimes <i>Populus</i>
<i>varifrons</i> species group		
<i>varifrons</i>	<i>Allantus mellipes</i> (Norton) <i>Anoplonyx laricivorus</i> (Rohwer and Middleton) <i>Anoplonyx occidentis</i> Ross <i>Anoplonyx</i> sp. <i>Cladius difformis</i> (Panzer) <i>Croesus latitarsus</i> Norton <i>Nematus pinquidorsum</i> Dyar <i>Nematus ventralis</i> , (willow sawfly) <i>Neodiprion tsugae</i> Middleton <i>Neodiprion</i> sp. <i>Pikonema alaskensis</i> <i>Pikonema dimmockii</i> <i>Pristiphora leechi</i> Wong and Ross <i>Pristiphora</i> sp.	<i>Fragaria</i> <i>Larix occidentalis</i> <i>Larix occidentalis</i> <i>Rosa</i> <i>Betula</i> <i>Betula</i> <i>Salix</i> <i>Tsuga heterophylla</i> , preferred, but also <i>Tsuga mertensiana</i> , <i>Picea sitchensis</i> , <i>Abies amabilis</i> <i>Picea glauca</i> <i>Picea engelmanni</i> and <i>P. sitchensis</i> <i>Larix occidentalis</i> Black spruce <i>Larix</i> , <i>Prunus pennsylvanicus</i> L. F., pin cherry, <i>Rosa</i> sp., rose galls
<i>punctatus</i> n. sp. <i>fulvus</i> n. sp. <i>planarius</i> n. sp.	Host not known Host not known Tenthredinid sp.	

TABLE II (continued)

<i>clapini</i> species group		
<i>clapini</i>	<p><i>Cimbex americana</i> Leach, (elm sawfly)</p> <p><i>Trichiosoma triangulum</i> Kirby</p> <p><i>Trichiosoma</i> sp.</p>	<p><i>Acer, Alnus, Betula, Ostrya Populus, Prunus, Salix, Tilia, Ulmus Alnus, Betula, Populus, Fraxinus, Prunus, Salix</i></p>
<i>hervieuxii</i> species group		
<p><i>borealis</i></p> <p><i>elongatus</i> n. sp. <i>dentatus</i> n. sp. <i>macremphytae</i> n. sp.</p> <p><i>ferrugineus</i> n. sp. <i>hervieuxii</i></p>	<p><i>Anoplonyx occidentis</i> Ross <i>Anoplonyx</i> sp. <i>Pristiphora</i> sp. <i>Pontania</i> sp. Host not known Host not known <i>Croesus latitarsus</i> <i>Macremphytus tarsatus</i> (Say) <i>Macremphytus</i> sp. Host not known <i>Allantus cinctus</i> (Linnaeus), (curled rose sawfly), introduced <i>Arge clavicornis</i> (Fabricius)</p> <p><i>Caliroa cerasi</i> (Linnaeus) (pear-slug), introduced</p> <p><i>Neopareophora litura</i> (Klug)</p> <p><i>Pikonema dimmockii</i> (Cresson)</p>	<p><i>Larix occidentalis</i></p> <p><i>Betula</i> <i>Cornus, C. alternifolia</i></p> <p><i>Amelanchier, Azalea, Betula, Carpinus, Corylus Pyrus, Prunus, Crateagus, Sorbus, and probably many other Rosaceae Vaccinium, especially low-bush blueberry Picea, Quercus volotina, Rosa</i> sp.</p>

Monoblastus subg. *Dolichoblastus* Strobl, 1903 (1902), p. 52.
Type-species: *Monoblastus (Dolichoblastus) flavopictus* Strobl. Monotypic.

Cyphanza Cameron, 1909, p. 723. Type-species: *Cyphanza nigra* Cameron. Monotypic. *C. nigra* preoccupied in *Rhorus* by Provancher, 1883a, and Ashmead, 1902; renamed *cameroni* Townes, by Townes, 1970, p. 73.

ADULT

Diagnostic characters

HEAD. Frontoclypeal suture absent, thus clypeus undifferentiated from face. Mandibles each at base with distinct concave area, lower margin of sub-basal area convex, contrasting with concave area.

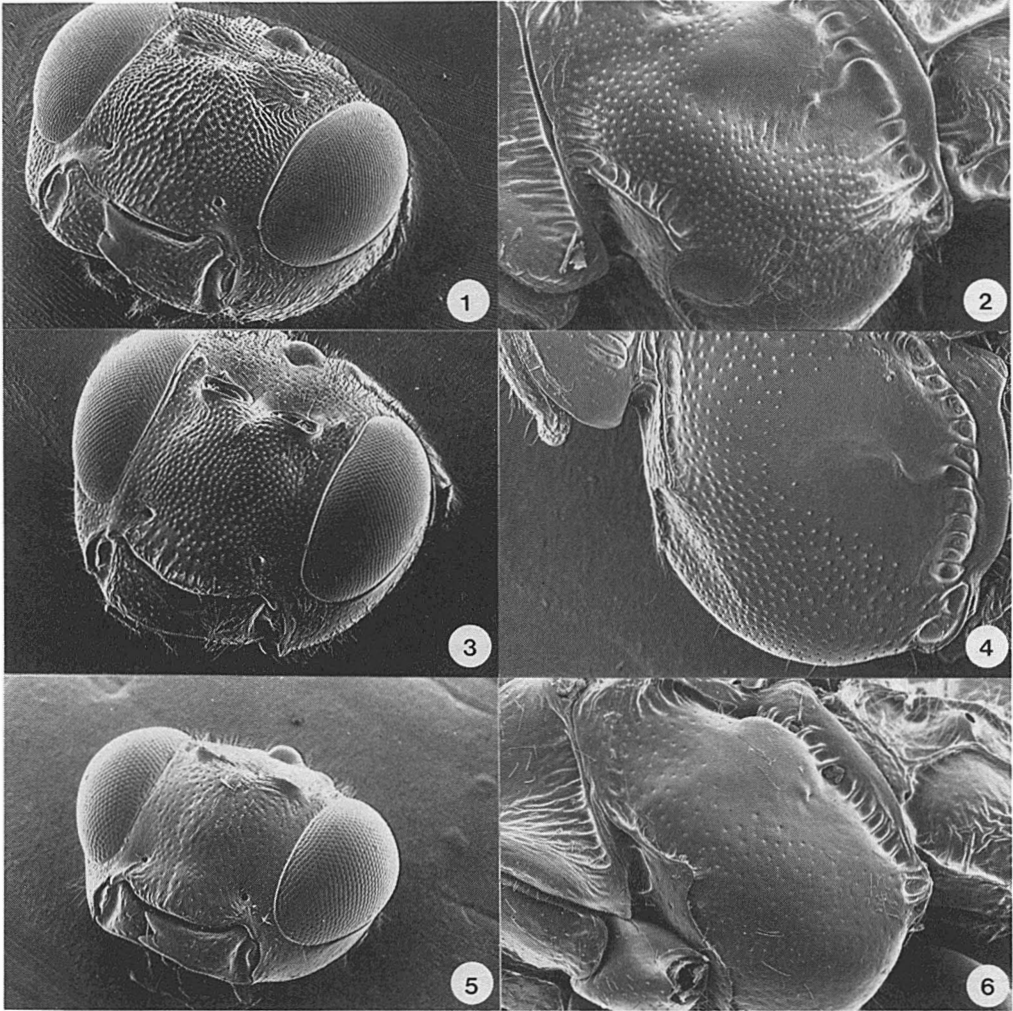
THORAX. Mesopleuron with prepectal carina reaching dorsal margin. Tarsal claws pectinate. Hind wing with nervellus inclivous, intercepted by discoidella distinctly below middle.

ABDOMEN. First abdominal segment with glymma present. Ovipositor straight. First and second abdominal tergites of individuals of most species rugulose.

Description

Body stout to rather slender.

HEAD. Frontoclypeal suture absent and thus clypeus undifferentiated from face. Clypeus in profile moderately to strongly convex, or almost flat; with apical margin somewhat thickened, and at middle arcuate (most species). Mandibles rather broad, upper and lower teeth subequal in length and width; each mandible at base with distinct concave area, lower margin with subbasal area convex, contrasting with basal concave impression, lower margin carinate.



Figures 1-6. Species of *Rhorus*: *tristis*. Fig. 1. Punctuation of face, convexity of face in profile. Fig. 2. Punctuation of mesopleuron; *varifrons*. Fig. 3. Punctuation of face, convexity of face in profile. Fig. 4. Punctuation of mesopleuron; *fulvus* n. sp. Fig. 5. Punctuation of face. Fig. 6. Punctuation of mesopleuron.

THORAX. Mesoscutum with notauli relatively weak, short and broad, each represented as a broad, shallow groove. Mesopleuron with prepectal carina reaching dorsal margin. Propodeum with all carinae present, except median basal area and areola confluent (most species). Tarsal claws distinctly pectinate. Front wing with areolet present. Nervulus somewhat subvertical and distal basal vein. Hind wing with nervellus inclivous, interrupted by discoidella distinctly below middle, near brachiella in the case of most species.

ABDOMEN. First abdominal segment with glymma. First segment short and broad, l/w 0.95-1.15, with sides strongly divergent apically, moderate in length, l/w 1.18-1.38, or elongate, distinctly

longer than broad, l/w 1.61-1.73, and with sides subparallel. First abdominal tergite with lateral carinae usually complete; median longitudinal carinae complete, strongly elevated or not, and sharp or not, reaching beyond middle. Ovipositor sheath length about 0.4 apical depth of abdomen, straight, with apex depressed, and with oblique membranous area. First and second abdominal tergites of individuals of most species rugulose.

Remarks

The combination of clypeus confluent with face and mandibles each at base with distinct concave area will separate members of this genus from all others of the subfamily Ctenopelmatinae.

TABLE III
Character states

	<i>Example</i>	<i>Figure</i>	<i>Description</i>
Punctuation of face			
densely	<i>tristis</i>	1	Punctures deep, large, closely spaced, a degree of overall rugosity
moderately	<i>varifrons</i>	3	Punctures shallower, smaller, less closely spaced, little if any rugosity
sparsely	<i>fulvus</i>	5	Punctures shallow, small, not closely spaced, no rugosity
Punctuation of mesopleuron			
densely	<i>tristis</i>	2	Punctures deep, large, closely spaced, a small degree of rugosity
moderately	<i>varifrons</i>	4	Punctures shallower, smaller (usually), less closely spaced, little if any rugosity
sparsely	<i>fulvus</i>	6	Punctures shallow, small, not closely spaced, no rugosity
Convexity of face in profile			
strongly	<i>tristis</i>	1	Strongly convex at middle, less convex, sloping gradually to sides
moderately	<i>varifrons</i>	3	Convex at middle, but less strongly, more abruptly less convex at sides
almost flat	<i>planarius</i>	7	Scarcely convex, almost forms a flat plane
Convexity of clypeus in profile			
strongly convex	<i>borealis</i>	8	
not or slightly convex	<i>planarius</i>	7	
Apical margin of clypeus at middle			
arcuate	<i>varifrons</i>	9	
subtruncate	<i>planarius</i>	10	

THE NEARCTIC SPECIES GROUPS OF *RHORUS*

The principal characteristics of the species groups are given in Table I, and also under the diagnostic characters of each species group. In general, from the *bartelti* species group through to the *herveuxii* species group the body is densely punctate, to moderately, to sparsely punctate; the face is strongly convex, to moderately, to almost flat. The antennae are short to elongate. The carinae of the first abdominal tergite are strongly elevated, to moderately, to scarcely elevated.

The *bartelti* species group (*bartelti*, *gaspesianulus*)

The body is densely punctate, the face is strongly convex, the antennae are short, the first

abdominal tergite is short and broad, strongly rugulose, with carinae strongly elevated.

The *tristis* species group (*tristis*, *pilosus*, *croesae*)

The body is moderately punctate, the face is moderately convex, the antennae are moderate in length, the first abdominal tergite is moderate in length, moderately rugulose, and the carinae less elevated.

The *varifrons* species group (*varifrons*, *punctatus*, *fulvus*, *planarius*)

The body is moderately to sparsely punctate, the face less convex, the antennae are elongate, the first abdominal tergite is moderate in length or elongate, and moderately rugulose, and the carinae are less elevated.

The *clapini* species group (*clapini*)

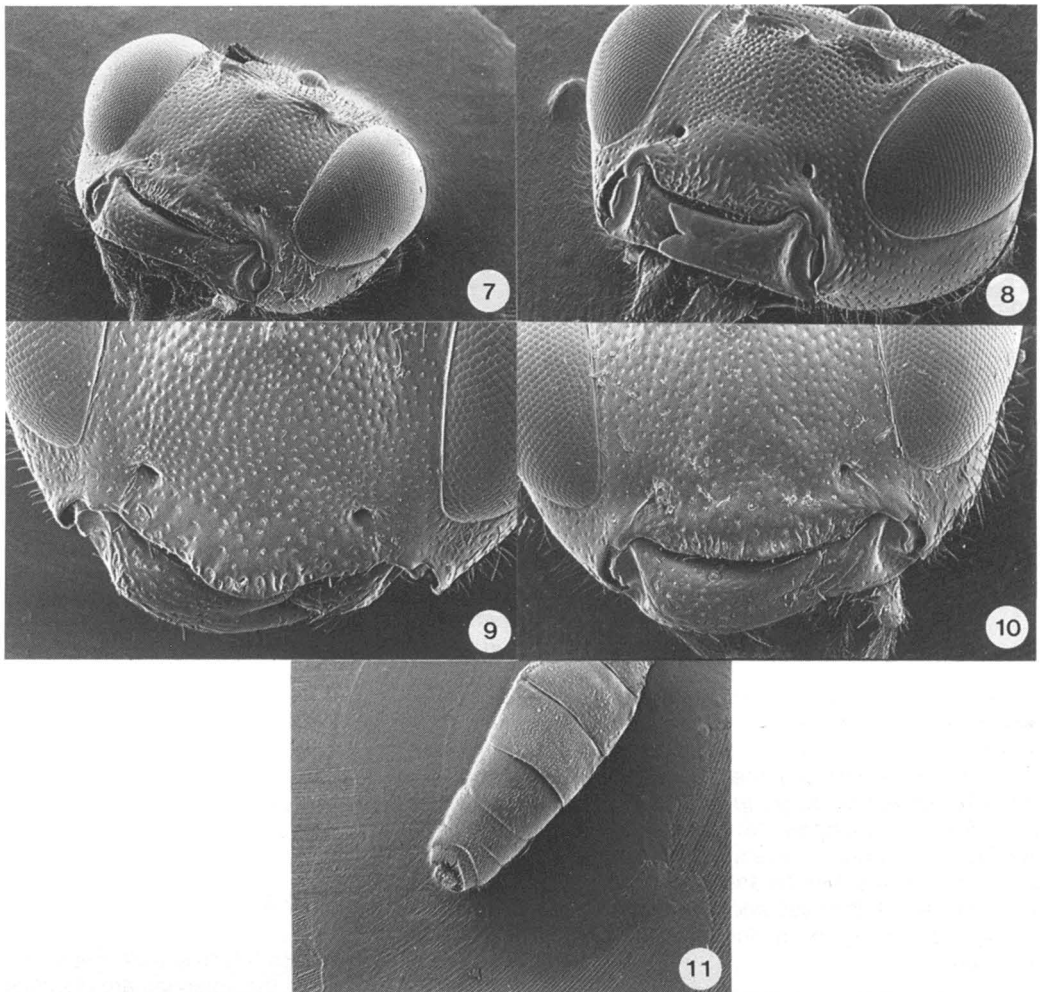
The body is large, elongate, moderately punctate, the face is moderately convex, the antennae are elongate, the first abdominal tergite is elongate, and strongly rugulose, and the carinae are strongly elevated.

The *hervieuxii* species group (*borealis*, *elongatus*, *dentatus*, *macremphytae*, *ferrugineus*, *hervieuxii*)

The body is moderately to sparsely punctate, the face is moderately convex to almost flat, the antennae are elongate, the first abdominal tergite is short, and is moderately or not rugulose, with carinae scarcely elevated.

CEPHALIC STRUCTURES OF LAST INSTAR LARVAE

Cephalic structures of last instar larvae (Figs. 27 to 35) moderately to heavily sclerotized. Epistoma lightly sclerotized, incomplete dorsally. Hypostoma relatively short, slightly curving lateroventrally. Genal regions immediately dorsal to the hypostoma and pleurostoma distinct, pigmented, and sclerotized, and with numerous small sensilla. Sensoria on labial and maxillary palpi each with four small circular 'sense' areas. Stipital sclerites each moderately sclerotized, meeting labial sclerite near dorsal end of lateral arms. Labial sclerite rounded, moderately sclerotized dorsally, closed ventrally but very lightly sclerotized, about as long as wide, with distinct though lightly sclerotized

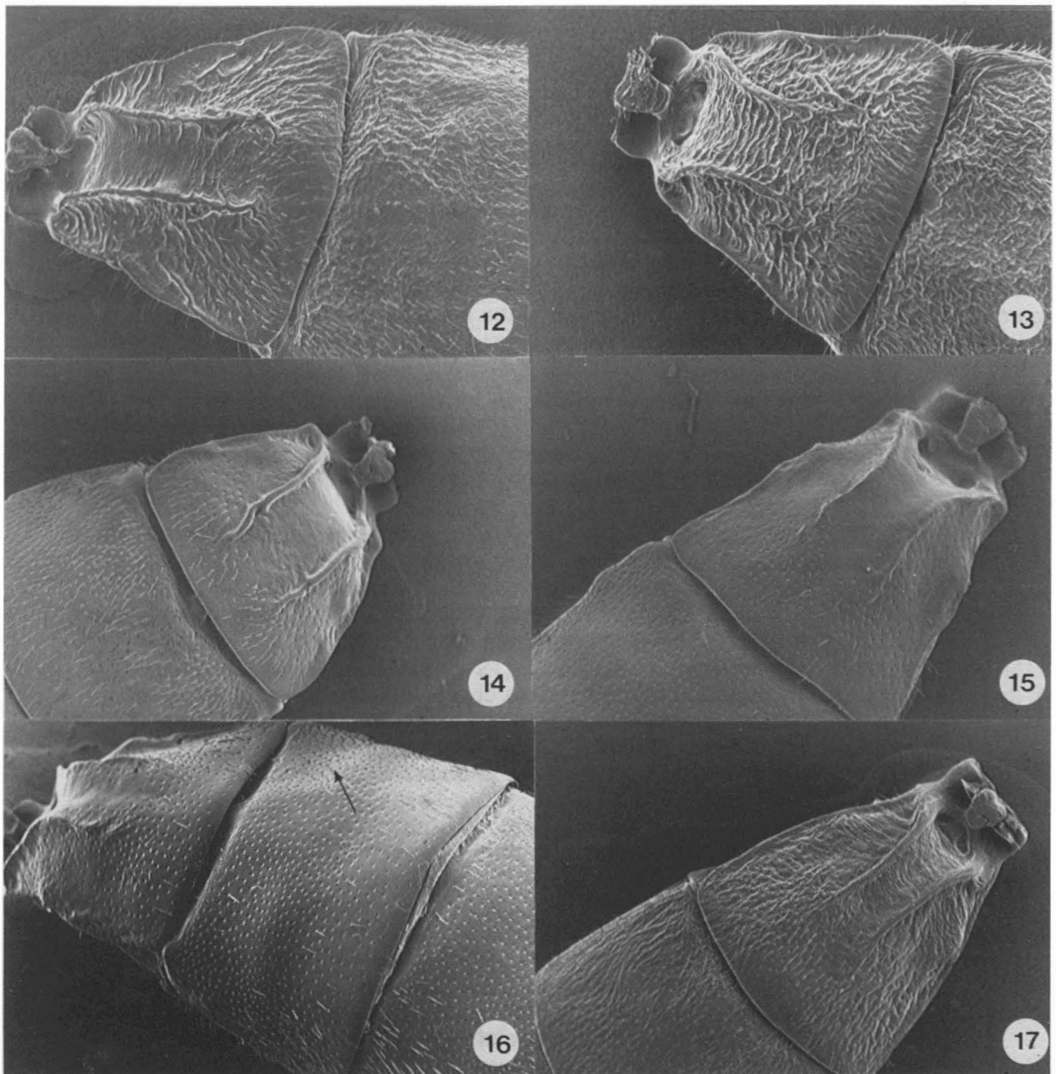


Figures 7-11. Species of *Rhorus*. Fig. 7. *planarius* n. sp., convexity of face in profile, convexity of clypeus in profile. Fig. 8. *borealis*, convexity of clypeus in profile, apical margin of clypeus at middle. Fig. 9. *varifrons*. Fig. 10. *planarius* n. sp. Fig. 11. *borealis*, apical abdominal segments.

ventral median lobe; lateral arms curved and thickened dorsally, each at dorsal end curved towards middle. Prelabial sclerite of larvae of most species very lightly sclerotized, seemingly attached dorsally, also ventrally; that of larvae of *clapini* (Fig. 32) more heavily sclerotized. Maxillary and labial palpi each slightly bulbous; each with two sensilla; larger sensilla each containing four or five small 'sense' areas, except those of *clapini* without sense areas. Silk press U-shaped, very lightly sclerotized. Mandibles bulbous, about as wide as long, lightly sclerotized, blades exceptionally short, more heavily sclerotized, strongly triangular, with teeth; mandibles of *macremphytae*

n. sp. (Fig. 34) with heavier and larger blades. Labral sclerite absent. Antennae not papilliform. Integument densely covered with cone-shaped protuberances, without visible setae. Spiracles distinctive; each with closing apparatus relatively long and thin-walled and adjoining or almost adjoining atrium, except those of *clapini* (Fig. 32) with a very short atrium and wide thick-walled closing apparatus.

Cephalic structures of larvae of *varifrons*, *herveuxii*, *borealis*, and *macremphytae* n. sp. are, in general, similar morphologically (Figs. 31, 33, 34, 35). However, the stalk of the prelabial sclerite



Figures 12-17. First and second abdominal tergites, species of *Rhorus*. Fig. 12. *bartelti*. Fig. 13. *gaspianulus*. Fig. 14. *tristis*. Fig. 15. *pilosus*. Fig. 16. *pilosus*, showing concave area each side of base of second abdominal tergite. Fig. 17. *croesae* n. sp.

of larvae of *borealis* and *hervieuxii* (Figs. 33, 35) is heavily sclerotized; that of *varifrons* and *macremphytae* n. sp. (Figs. 31, 34) is lightly sclerotized. The mandible of larvae of *macremphytae* n. sp. (Fig. 34) is distinct in that the blade is subequal to the base in length, heavier and larger than that of other species of *Rhorus* and resembles more closely that of those known of larvae of *Trematopygus*. The dorsal end of each lateral arm of the labial sclerite of larvae of *varifrons* (Fig. 31) has an acute projection.

The stalk of the prelabial sclerite of larvae of *bartelti* (Fig. 27) is moderately sclerotized to not sclerotized; that of *gaspesianulus* (Fig. 28) is lightly sclerotized. The middle of the hypostomal arms of larvae of *gaspesianulus* (Fig. 28) each have a distinct enlarged 'joint-like' structure. The middle of the hypostomal arms of larvae of *bartelti* (Fig. 27) each have a small enlargement.

There are two distinct lobes on the outer margin of the epistoma of larvae of *tristis* (Fig. 29). The ventral median lobe of the labial sclerite is broadly rounded and the sides are strongly concave. The prelabial sclerite is very lightly sclerotized and scarcely discernible. The epistoma of larvae of *croesae* n. sp. (Fig. 30) is without lobes on the outer margin.

Cephalic structures of larvae of *clapini* (Fig. 32) are, overall, more heavily sclerotized. The arms of the prelabial sclerite are heavily sclerotized. The mandibles and ventral median lobe of the labial sclerite are characteristic of larvae of other species of *Rhorus*. The spiracles are heavily sclerotized. The atrium is very small and short; the closing apparatus is very distinct, heavily sclerotized, short and broad. The sensoria of the maxillary and labial palpi are without 'sense' areas. The illustration of the last instar cephalic structures of a larvae of *clapini* by Short (1978) appears somewhat different. However, the drawing is with little doubt that of *clapini*, but probably based on an unclear single specimen.

The cephalic structures of last instar larvae of *Rhorus* and *Sympherta* can be separated from those of all other members of the tribe Pionini by the shape of the mandibles. The mandibles are bulbous, broad, with short, triangular blades, and with teeth. Short (1978) recognized the characteristic mandibles of larvae of *Rhorus* and *Sympherta*. He separated *Sympherta* from *Rhorus* on the basis of the labial sclerite of *Sympherta* complete and of *Rhorus* incomplete. However, in all material used in this study the ventral part of the labial sclerite is closed (Figs. 27-35), though very lightly sclerotized and with a characteristic ventral median lobe.

Key to adults of Nearctic species of *Rhorus*

- 1. Face fulvous, or piceous with median fulvous macula or pair of maculae. First abdominal segment variable in length 2
 - Face entirely piceous. First abdominal segment short and broad, l/w 0.96-1.12 (Fig. 12, 14) or moderate in length, l/w 1.18-1.38 (Figs. 15, 22, 25), with sides divergent apically, not elongate and sides not subparallel 15
- 2 (1). Face entirely fulvous 3
 - Face piceous, with median fulvous macula or pair of maculae 11
- 3 (2). Body large, elongate, length 12.4-15.6 mm. Second abdominal tergite at each side near base with concave area (Fig. 21). First abdominal tergite with median longitudinal carinae distinctly raised (Fig. 21). First and second abdominal tergites strongly rugulose (Fig. 21) *clapini* (Provancher), in part p. 29
 - Body small; maximum length 8.0 mm. Second abdominal tergite at each side near base without concave area. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderately or weakly raised (Figs. 18, 20, 23, 24). First and second abdominal tergites rugulose or not (Figs. 18, 20, 23, 24) 4
- 4 (3). Clypeus at middle with apical 'tooth' (Fig. 26). First and second abdominal tergites not rugulose. Apical abdominal segments compressed laterally (Fig. 11). Distribution: California ***dentatus* n. sp.**, males p. 32
 - Clypeus at middle without apical 'tooth'. First and second abdominal tergites rugulose (Figs. 18, 23, 24), except second tergite of *planarius* n. sp. not rugulose (Fig. 20). Apical abdominal segments depressed 5
- 5 (4). Body colour mostly ferruginous. Distribution: Oregon, California, Idaho; Michigan to Georgia ***ferrugineus* n. sp.** p. 34
 - Body colour mostly piceous 6

- 6 (5). First abdominal segment elongate, much longer than broad, l/w 1.35-1.61, narrow, with sides subparallel (Figs. 19, 20). First abdominal tergite with median longitudinal carinae not sharp (Figs. 19, 20). Body strongly or lightly rugulose 7
- First abdominal segment short and broad, l/w 1.15, with sides strongly divergent apically (Fig. 17), or moderate in length, l/w 1.20-1.25, with sides distinctly divergent apically (Figs. 18, 23). First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderately sharp (Figs. 17, 18, 23). Body moderately or lightly rugulose 9
- 7(6). Body densely punctate (Fig. 2). Face in profile strongly convex (Fig. 1). Face moderately punctate (Fig. 3). Face of females fulvous, of males piceous, with median fulvous macula. Clypeus with apex in profile distinctly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). First abdominal tergite strongly rugulose. Abdominal tergites rufous. Distribution: western; Washington to California **punctatus** *n. sp.*, females p. 22
- Body moderately (Fig. 4), or sparsely (Fig. 6) punctate. Face in profile moderately convex (Fig. 3) or almost flat (Fig. 7). Face sparsely punctate (Fig. 5). Face of females and males fulvous. Clypeus with apex in profile slightly or not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). First abdominal tergite slightly rugulose (Figs. 19, 20). Abdominal tergites piceous. Distribution: eastern 8
- 8 (7). Face in profile moderately convex (Fig. 3). Clypeus at apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderately strong (Fig. 19). Second abdominal tergite rugulose (Fig. 19). Body moderately punctate (Fig. 4) **fulvus** *n. sp.* p. 24
- Face in profile almost flat (Fig. 7). Clypeus at apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). First abdominal tergite with median longitudinal carinae weak (Fig. 20). Second abdominal tergite not rugulose (Fig. 20). Body sparsely punctate (Fig. 6) **planarius** *n. sp.* p. 27
- 9 (6). Face in profile almost flat (Fig. 7). Face sparsely punctate (Fig. 5). Clypeus with apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). First abdominal tergite moderately rugulose (Fig. 23). Distribution: eastern; Québec to Virginia, west to Michigan **macremphytae** *n. sp.* p. 33
- Face in profile moderately convex (Fig. 3). Face moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). First abdominal tergite rather strongly rugulose (Figs. 17, 18) 10
- 10 (9). First abdominal segment short and broad, l/w 1.20, with sides strongly divergent apically (Fig. 17). Face fulvous. Abdominal tergites piceous or rufous **croesae** *n. sp.* p. 17
- First abdominal segment moderate in length, l/w 1.25, with sides moderately divergent apically (Fig. 18). Face fulvous, or piceous with median fulvous macula. Abdominal tergites rufous **varifrons** (Cresson), in part p. 19
- 11 (2). Body large, elongate, length 12.4-15.6 mm. Second abdominal tergite at each side near base with distinct concave area (Fig. 21). First abdominal tergite with median longitudinal carinae raised (Fig. 21). Second abdominal tergite strongly rugulose (Fig. 21) **clapini** (Provancher), in part p. 29
- Body small, length 5.6-7.4 mm. Second abdominal tergite at each side near base without concave area. First abdominal tergite with median longitudinal carinae distinctly raised (Fig. 13) or not (Fig. 18). Second abdominal tergite strongly (Fig. 13) or weakly (Fig. 18) rugulose 12
- 12 (11). First abdominal segment short and broad, l/w 1.15 (Fig. 13). Body robust, densely punctate (Fig. 2). First abdominal tergite with median longitudinal carinae sharp and strongly raised (Fig. 13). Distribution: transcontinental in Canada, in the east south to North Carolina **gaspesianulus** Luhman p. 13
- First abdominal segment moderately long, l/w 1.25-1.35 (Fig. 18). Body not robust, and moderately (Fig. 4) to sparsely (Fig. 6) punctate. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderately sharp or not sharp, weakly raised (Fig. 18) 13
- 13 (12). Apical abdominal segments compressed laterally (Fig. 11). Clypeus with apex in profile slightly convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Second abdominal tergite strongly rugulose. Abdominal tergites piceous, or piceous and ferruginous. Distribution: western; British Columbia, south to Oregon, Idaho, Colorado **elongatus** *n. sp.*, in part p. 31

- Apical abdominal segments depressed. Clypeus with apex in profile strongly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Second abdominal tergite moderately rugulose. Abdominal tergites rufous 14
- 14 (13). First abdominal segment elongate, l/w 1.35. First abdominal tergite with median longitudinal carinae not sharp. Body sparsely punctate (Fig. 6). Face in profile almost flat (Fig. 7). Face of females entirely fulvous, of males piceous, with median fulvous macula. Distribution: western; Washington to California
- *punctatus* n. sp., males p. 22
- First abdominal segment moderate in length, l/w 1.25. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderately sharp. Body moderately punctate (Fig. 4). Face in profile moderately convex (Fig. 3). Face of females and males entirely fulvous, or piceous with median fulvous macula *varifrons* (Cresson), in part p. 19
- 15 (1). Body robust, densely punctate (Fig. 2). First abdominal tergite with carinae sharp, strongly raised (Figs. 12, 14). First and second abdominal tergites strongly rugulose (Figs. 12, 14) 16
- Body not robust, moderately (Fig. 4) or sparsely (Fig. 6) punctate. First abdominal tergite with carinae moderately sharp, moderately or weakly raised (Figs. 15, 22, 25). First and second abdominal tergites not strongly rugulose (Figs. 15, 22, 25) 17
- 16 (15). Face strongly convex (Fig. 1). Abdominal tergites piceous. Second abdominal tergite moderately rugulose (Fig. 14). Distribution: Yukon to New Brunswick, south to South Carolina *tristis* (Provancher) p. 15
- Face moderately convex (Fig. 3). Abdominal tergites rufous. Second abdominal tergite strongly rugulose (Fig. 12). Distribution: in the west from the Yukon and Northwest Territories, south to California, in the east south to North Carolina
- *bartelti* Luhman p. 13
- 17 (15). Clypeus at apex with median 'tooth' (Fig. 26). First and second abdominal tergites not rugulose. Apical abdominal segments compressed laterally (Fig. 11). Distribution: California *dentatus* n. sp., females p. 32
- Clypeus at apex without median 'tooth'. First and second abdominal tergites rugulose (Figs. 15, 22, 25). Apical abdominal segments compressed or depressed 18
- 18 (17). Second abdominal tergite each side near base with distinct concave area (Fig. 15). First abdominal tergite with median longitudinal carinae scarcely raised, not sharp (Fig. 15). Distribution: western; Alaska to California *pilosus* (Davis) p. 16
- Second abdominal tergite each side near base without concave area. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderately to distinctly raised, moderately sharp (Figs. 22, 25) 19
- 19 (18). Apical abdominal segments depressed. First abdominal segment short and broad, broader than long, l/w 0.96, with sides strongly divergent apically (Fig. 25). Body sparsely punctate (Fig. 6). First abdominal tergite slightly rugulose (Fig. 25). Second abdominal tergite not rugulose (Fig. 25). Distribution: eastern; Lake States to Prince Edward Island, south to North Carolina *hervieuxii* (Provancher) p. 34
- Apical abdominal segments compressed laterally (Fig. 11). First abdominal segment moderate in length, longer than broad, l/w 1.12-1.34 (Fig. 22). Body moderately punctate (Fig. 4). First and second abdominal tergites rugulose (Fig. 22) 20
- 20 (19). Face in profile almost flat (Fig. 7), entirely piceous. Clypeus at apex in profile rather strongly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Abdominal tergites of females piceous, of males piceous and rufous. Distribution: transcontinental in Canada, in the United States, Alaska to Oregon, Idaho, Colorado
- *borealis* (Ashmead) p. 30
- Face in profile moderately convex (Fig. 3), entirely piceous, or piceous with two small median fulvous maculae. Clypeus at apex in profile moderately convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Abdominal tergites of females and males piceous. Distribution: western; British Columbia, south to Oregon, Idaho, Colorado *elongatus* n. sp., in part p. 31

***Rhorus bartelti* species group**

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body length 6.6-7.6 mm; body densely punctate (Fig. 2). Face strongly convex (Fig. 1), densely punctate (Fig. 1). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli short, l/w 1st 2.33-2.55, 2nd 1.78-2.00, 3rd 1.50-1.78. Propodeum with basal area and areola confluent. First abdominal segment short and broad, almost as broad as long, l/w 1.03-1.15. First abdominal tergite with carinae strong, elevated, sharp, elongate (Figs. 12, 13). First and second abdominal tergites strongly rugulose (Figs. 12, 13).

REMARKS

The *bartelti* species group includes *bartelti* Luhman, and *gaspesianulus* Luhman.

***Rhorus bartelti* Luhman**

Rhorus bartelti Luhman, 1981, p. 117. Holotype, female, near Grand Rapids, Itasca Co., Minnesota, ex. *Pikonema alaskensis*, (U. Minnesota); paratypes, 97 females, 100 males, Maine, Itasca Co., Minnesota, all ex. *P. alaskensis*.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Thorax densely punctate (Fig. 2). First abdominal tergite with median longitudinal carinae sharp, strongly raised, extending nearly to apex of tergite (Fig. 12). First and second abdominal tergites strongly rugose (Fig. 12). Face of females and males entirely piceous; abdominal tergites ferrugineous, except first mostly piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 6.6-7.6 mm; body densely punctate (Fig. 2).

HEAD. Face in profile strongly convex (Fig. 1). Clypeus with apex in profile broadly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Face dorsomedially with small 'dimple'. Antennae with flagellar annuli short, l/w 1st 2.55, 2nd 2.00, 3rd 1.78. Face and clypeus densely punctate (Fig. 1).

THORAX. Thorax densely punctate (Fig. 2).

ABDOMEN. First segment short and broad, l/w 1.03, sides strongly divergent apically. First tergite with median longitudinal carinae strongly raised and sharp, prominent, reaching to apical quarter (Fig. 12). First and second tergites strongly rugulose (Fig. 12).

COLOR. Body mostly piceous; abdominal tergites in part ferrugineous. Head piceous; clypeus with apical

margin tinged ferrugineous; mandibles light ferrugineous, each with apex piceous; palpi fulvous; antennae piceous. Thorax piceous. Legs ferrugineous. Front and middle legs with coxae each on outer margin ferrugineous, on inner margin pale fulvous; middle legs with coxae dark ferrugineous; trochanters each darker than rest of leg. Hind legs with coxae piceous; trochanters dark ferrugineous; femora, tibiae, and tarsi ferrugineous. Abdomen: first tergite piceous, with apex ferrugineous; second and third tergites ferrugineous; fourth at base ferrugineous, at apex piceous; apical tergites piceous.

VARIATION

Some specimens with entire clypeus ferrugineous; some with clypeus at middle piceous, at sides ferrugineous or fulvoferrugineous. Amount of piceous on abdominal tergites beyond first varies from no piceous to more extensive piceous maculae; apical tergites of some specimens entirely or partly ferrugineous.

REMARKS

Specimens of *bartelti* share characters with those of *gaspesianulus* in that the body is robust, densely punctate, and the median longitudinal carinae of the first abdominal tergite are strongly raised. Specimens differ from *gaspesianulus*, among other characters, in that the face is entirely piceous and the abdominal tergites are mostly ferrugineous.

HOSTS

Pikonema alaskensis (Rohwer), *Pikonema dimmockii* (Cresson), *Feralia* sp., and *Pachynematus* sp. The majority of specimens were reared (most) or collected from *P. alaskensis* on various species of *Picea*.

DISTRIBUTION

Transcontinental in Canada; in the west from the Yukon and Northwest Territories south to California; in the east south to North Carolina, west to Minnesota. Specimens (967), including some paratypes were examined.

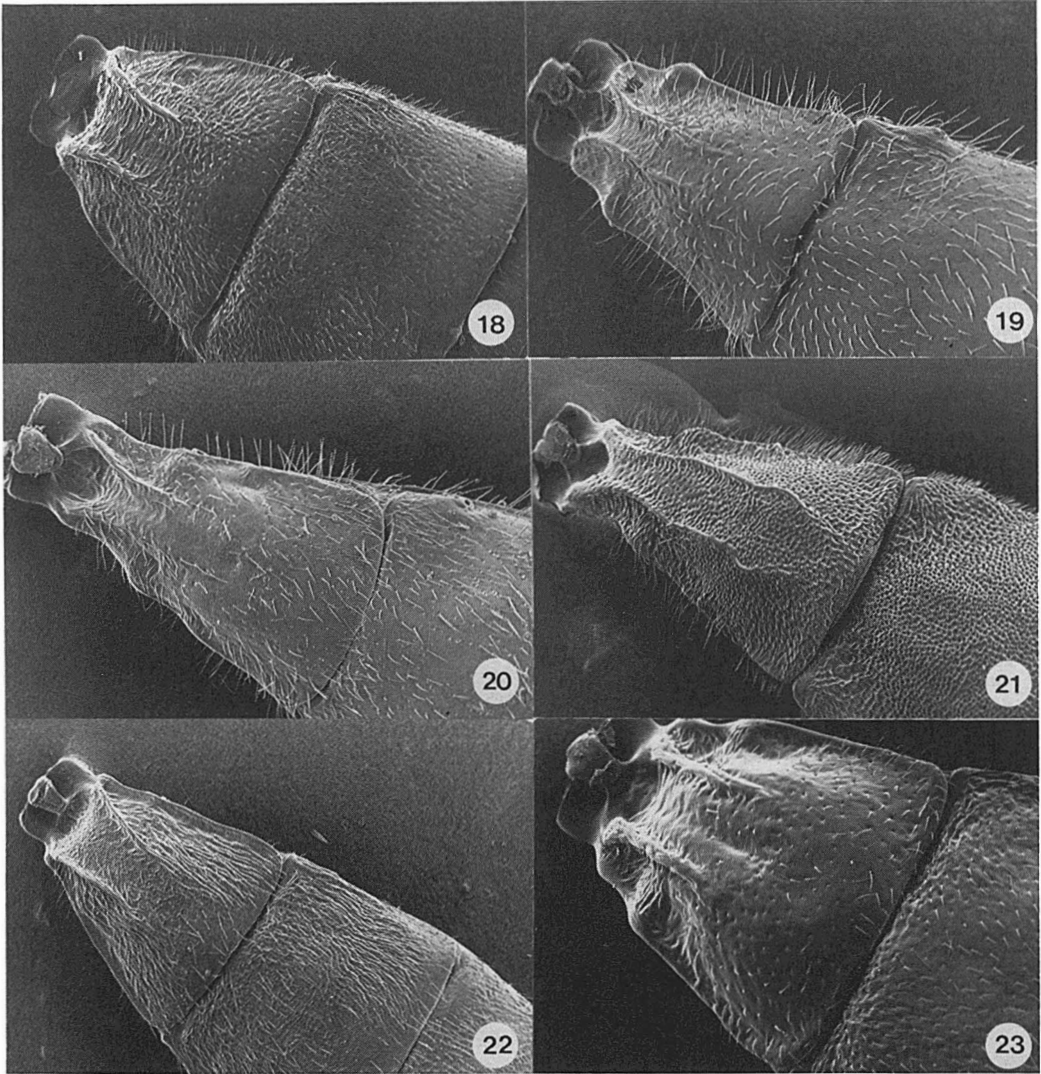
***Rhorus gaspesianulus* Luhman**

Rhorus gaspesianulus Luhman, 1981, p. 119. Holotype, female, near Grand Rapids, Itasca Co., Minnesota, ex. *Pikonema alaskensis*, (U. Minnesota); paratypes, 38 females, 34 males, Nova Scotia, Maine, Itasca Co., Minnesota, all ex. *P. alaskensis*.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Thorax densely punctate (Fig. 2). First abdominal tergite with median longitudinal carinae



Figures 18-23. First and second abdominal tergites, species of *Rhorus*. Fig. 18. *varifrons*. Fig. 19. *fulvus* n. sp. Fig. 20. *planarius* n. sp. Fig. 21. *clapini*. Fig. 22. *borealis*. Fig. 23. *macremphytae* n. sp.

sharp, strongly raised, extending nearly to apex of tergite (Fig. 13). First and second abdominal tergites strongly rugose (Fig. 13). Face of females and males piceous, with median fulvous area; abdominal tergites piceous, or median tergites of some specimens ferruginous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 7.2-7.4 mm; body densely punctate (Fig. 2).

HEAD. Face in profile strongly convex (Fig. 1). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical

margin arcuate (Fig. 9). Face dorsomedially with small 'dimple'. Antennae with flagellar annuli short, l/w 1st 2.33, 2nd 1.78, 3rd 1.50. Face and clypeus densely punctate (Fig. 1).

THORAX. Thorax densely punctate (Fig. 2).

ABDOMEN. First segment short and broad, l/w 1.15, sides strongly divergent apically. First tergite with median longitudinal carinae strongly raised and sharp, prominent, reaching to apical quarter (Fig. 13). First and second tergites strongly rugulose (Fig. 13).

COLOUR. Body mostly piceous, head piceous, with one or two median fulvous maculae. Abdomen with second and third and basal part of fourth tergites ferruginous. Head piceous; face with median fulvous

macula, or with pair of median fulvous maculae; mandibles ferrugineous, each with apex dark ferrugineous; palpi fulvous with ferrugineous tinge; antennae piceous. Thorax piceous. Pronotum with dorsoposterior corner fulvous, lightly tinged ferrugineous. Legs with coxae piceous; first trochanters dark ferrugineous, second trochanters paler ferrugineous. Femora, tibiae, and tarsi ferrugineous; hind legs with femora and tibiae darker ferrugineous; first tarsomeres each with apex fuscous; second to fifth tarsomeres mostly fuscous, each at base ferrugineous. Abdomen with first tergite piceous, at immediate apex ferrugineous; second and third tergites ferrugineous; fourth mostly ferrugineous, at base piceous; apical tergites piceous.

VARIATION

Fourth and fifth abdominal tergites of some specimens mostly ferrugineous with piceous maculae. Some specimens with apex of second tergite piceous. Some specimens with abdominal tergites entirely piceous.

REMARKS

Specimens are similar to those of *bartelti* in that the body is robust, densely punctate; the carinae of the first abdominal tergite are strongly raised. Specimens differ in that the face is piceous, fulvous medially, and the abdominal tergites are mostly piceous.

HOSTS

Pikonema alaskensis (Rohwer) on *Picea*, *Pikonema dimmockii* (Cresson) on *Picea*, *Pikonema* sp. The majority of specimens were reared.

DISTRIBUTION

Transcontinental in Canada; in the east south to North Carolina, west to Minnesota. Specimens (275), including some paratypes, were examined.

***Rhorus tristis* species group**

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body length 4.8-7.9 mm. Body moderately punctate (Fig. 4); that of *tristis* densely punctate (Fig. 2). Face moderately convex (Fig. 3); that of *tristis* strongly convex (Fig. 1); face moderately punctate (Fig. 3); that of *tristis* densely punctate (Fig. 1). Clypeus at apex in profile convex (Fig. 8), except that of *pilosus* not convex (Fig. 7); with apical margin arcuate (Fig. 9), except that of *pilosus* (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli moderate in length, l/w 1st 3.00-3.11, 2nd 1.93-2.06, 3rd 1.72-1.80; those of *tristis* short, l/w 1st 2.63, 2nd 1.69, 3rd 1.50. Propodeum with basal

area and areola confluent. First abdominal segment moderate in length, distinctly longer than broad, l/w 1.18-1.38. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate or weak, not strongly raised (Figs. 15, 17), except those of *tristis* (Fig. 14) strongly raised; carinae at least moderate in length. Second abdominal tergite with sides near base not concave, except those of *pilosus* (Fig. 15) strongly concave. First abdominal tergite strongly rugulose (Figs. 14, 15, 17); second tergite moderately rugulose (Figs. 14, 15, 17).

REMARKS

The *tristis* species group includes *tristis* (Provancher), *pilosus* (Davis), and *croesae* n. sp.

Rhorus tristis (Provancher)

Erromenus tristis Provancher, 1886, p. 110 (Misspelled "Erromenus" by Provancher). Lectotype, female, Harrington no. 594, designated by Gahan & Rohwer, 1917, p. 398; Ottawa, Ontario, (U. Laval). Davis, 1897, p. 260; Proctor, 1938, p. 412.

Rhorus (Cyphanza) tristis; Townes, 1945, p. 487; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus tristis; Carlson, 1979, p. 586.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body densely punctate (Fig. 2). Face in profile strongly convex (Fig. 1), densely punctate (Fig. 1). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli short. First abdominal tergite with median longitudinal carinae strongly elevated, sharp, long (Fig. 14). Face piceous, abdominal tergites piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

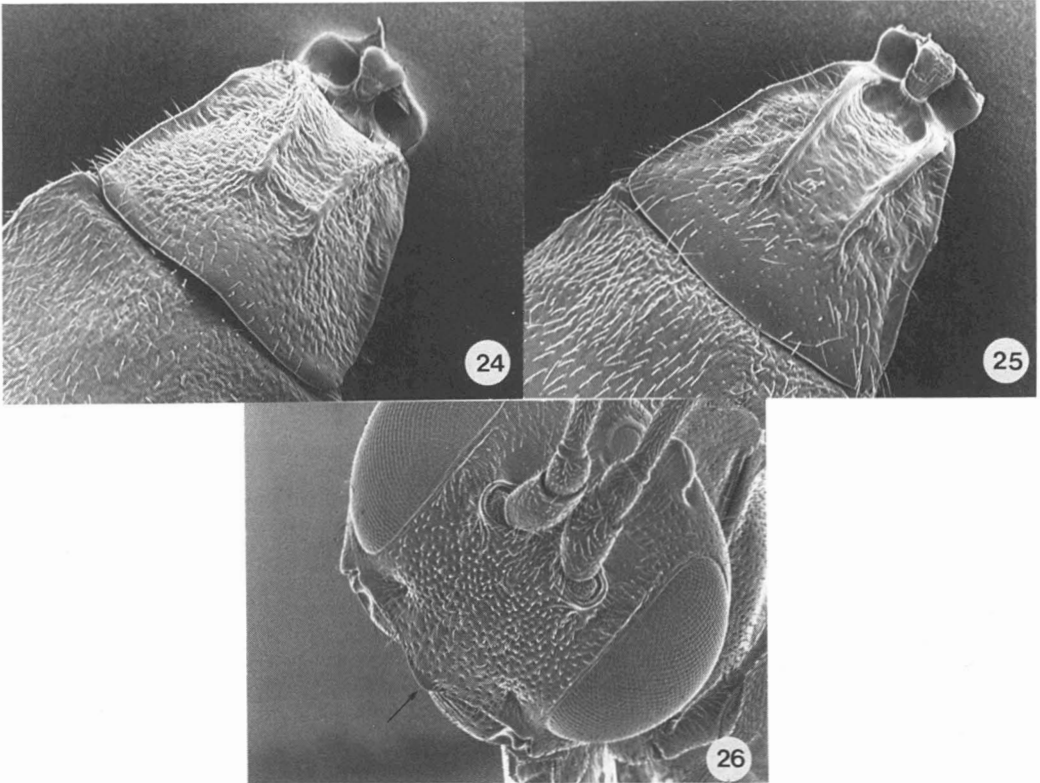
Body length 6.4-6.8 mm; body densely punctate (Fig. 2)

HEAD. Face in profile strongly convex (Fig. 1). Clypeus with apex in profile broadly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli short, l/w 1st 2.63, 2nd 1.69, 3rd 1.50. Face and clypeus coarsely, densely punctate (Fig. 1).

THORAX. Thorax densely punctate (Fig. 2).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.18. First tergite with median longitudinal carinae strongly elevated and sharp, reaching close to apex (Fig. 14). First tergite rugulose (Fig. 14), second rugulose in basal third, in apical two-thirds with deep, coarse punctures (Fig. 14).

COLOUR. Body piceous. Head piceous; mandibles fulvous, each at apex ferrugineous; palpi fulvous; an-



Figures 24-25. First and second abdominal tergites, species of *Rhorus*. Fig. 24. *ferrugineus* n. sp. Fig. 25. *hervieuxii*. Figure 26. *dentatus* n. sp., showing clypeus with median apical 'tooth'.

tennae fuscous, basal annuli piceous. Thorax piceous. Legs with coxae and first trochanters piceous, second trochanters ferrugineous. Front legs with femora ferrugineous, each paler at apex; tibia and tarsi pale fulvous. Middle legs with femora ferrugineous, each at apex paler; tibiae pale fulvous, each on outer side in apical half with indistinct ferrugineous band; tarsi pale fulvous, tinged ferrugineous. Hind legs with femora dark ferrugineous; tibiae ferrugineous, each at base paler ferrugineous or fulvous; tarsi each with basal segments ferrugineous, apical segments paler. Abdominal tergites piceous; second and following tergites each at apical margin narrowly lighter ferrugineous.

VARIATION

Some specimens with front and middle tibiae each on ventral side ferrugineous, on dorsal side pale fulvous. Front tibiae and tarsi of some specimens pale fulvous.

REMARKS

The following combination of characters separate specimens of *tristis* from other members of the species group. The face is strongly convex, piceous. The body is densely punctate. The car-

inae of the first abdominal tergite are strongly raised; the abdominal tergites are piceous; the second abdominal tergite near the base on each side is without a concave area.

HOSTS

Arge clavicornis (Fabricius), on *Prunus*, *Salix*, labelled *Arge virescens* (Klug); *Nematus fulvicrus* Provancher, on *Salix*, *Populus*; *Nematus limbatus* (Cresson), on *Salix*, *Populus*; *Nematus ventralis* Say, on *Salix*, labelled *Pteronidea ventralis* (Say); *Nematus* sp.; *Salix cordata*; sawfly on poplar; *Populus*; *Quercus*.

DISTRIBUTION

Yukon to New Brunswick, south to South Carolina (Fig. 36). Specimens (66, 38 females, 26 males, 2 without abdomen) were examined.

Rhorus pilosus (Davis)

Eryma pilosa Davis, 1987, p. 274. Holotype, male, Montana, (ANSP); paratypes, 2 males, Massachusetts, (ANSP).

Neoeryma pilosa Dalla Torre, 1901, p. 310.

Rhorus (Cyphanza) pilosus Townes, 1945, p. 487; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus pilosus; Carlson, 1979, p. 585.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli moderate in length. Front legs with tarsomeres short. First abdominal tergite with median longitudinal carinae weak, not sharp, relatively short (Fig. 15). Second abdominal tergite on each side near base with distinct concave area (Fig. 16). Face piceous, abdominal tergites rufous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 4.8-6.9 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face in profile moderately convex (Fig. 3). Clypeus with apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli moderate in length, l/w 1st 3.00, 2nd 1.93, 3rd 1.80. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Front legs with second, third, and fourth tarsomeres short, almost as broad as long. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.38. First tergite with median longitudinal carinae weak, reaching just beyond spiracles, not strongly raised and not sharp, relatively short (Fig. 15). Second tergite near base on each side with distinct concave area (Fig. 16). First tergite rugose (Figs. 15, 16), second moderately rugose (Fig. 16).

COLOUR. Body mostly piceous. Head piceous; mandibles ferruginous, each at base piceous; palpi testaceous; antennae fuscous. Thorax piceous. Legs rufous; coxae piceous, first trochanters rufous, each at base piceous. Abdominal tergites rufous. First abdominal tergite piceous, at apex rufous.

VARIATION

Some specimens with first trochanters each at base ferruginous instead of piceous. A few specimens with abdominal tergites ferruginous instead of rufous and tinged with piceous maculae. Specimens from Colorado with two small piceous maculae on second and third abdominal tergites.

REMARKS

Specimens of *pilosus* differ from other members of the species group by the following combination of characters. The flagellar annuli of the antennae

are moderate in length; the carinae of the first abdominal tergite are weak; there is a concave area near the base on each side of the second abdominal tergite.

HOST

Brassica

DISTRIBUTION

Western (Fig. 36); Alaska to California. Specimens (58, 36 females, 21 males, 1 without abdomen) were examined.

Rhorus croesae n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli moderate in length. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, moderately sharp, relatively short (Fig. 17). Face fulvous, abdominal tergites piceous and rufous.

DESCRIPTION

Adult female, male

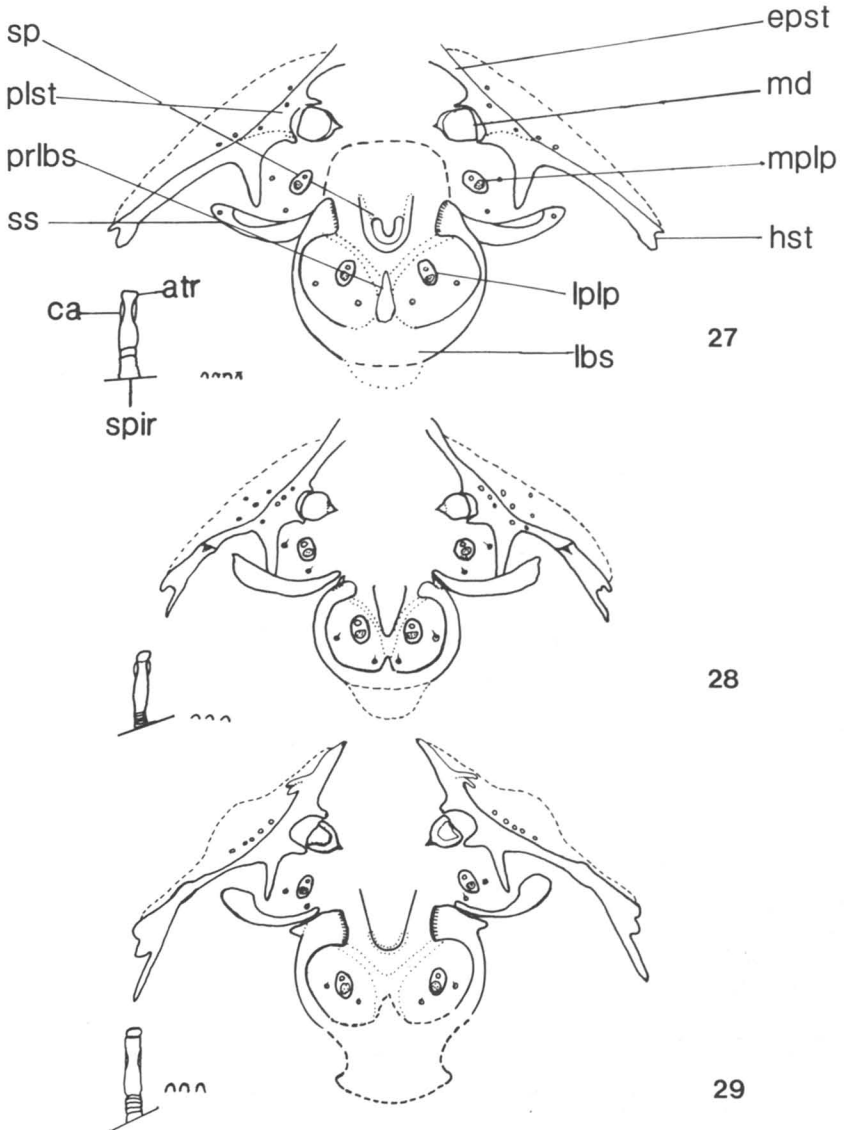
Body length 6.8-7.9 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face moderately convex (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli moderate in length, l/w 1st 3.11, 2nd 2.06, 3rd 1.72. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.20. First tergite with median longitudinal carinae moderately raised, rather sharp, reaching to apical third (Fig. 17). First tergite with lateral longitudinal carinae rather strongly raised and rather sharp, more strongly raised at spiracle (Fig. 17). First tergite moderately rugulose in basal two-thirds (Fig. 17). Second tergite rugulose in basal quarter, in apical two-thirds moderately, sparsely punctate (Fig. 17).

COLOUR. Body mostly piceous. Head piceous; face and clypeus fulvous; vertex each side with small fulvous macula; mandibles fulvous, each with immediate apex ferruginous; genae each with fulvous macula; antennae fuscous. Thorax piceous; pronotum at dorsal corner with fulvous macula; mesopleuron at dorsal corner with small fulvous macula; scutellum and postscutellum each with fulvous macula, that of scutellum large. Legs pale ferruginous; coxae piceous. Hind legs with first trochanters piceous, tarsi ferruginous. Abdominal tergites ferruginous; first tergite at base piceous.



Figures 27-29. Cephalic structures of last instar larvae, species of *Rhorus*. Fig. 27. *bartelti*: atr, atrium of spiracle; ca, closing apparatus of spiracle; epst, epistoma; hst, hypostoma; lbs, labial sclerite; lplp, labial palp; md, mandible; mplp, maxillary palp; plst, pleurostoma; prlbs, prelabial sclerite; sp, silk press; spir, spiracle; ss, stipital sclerite. Fig. 28. *gaspesianulus*. Fig. 29. *tristis*.

VARIATION

Some specimens with abdominal tergites mostly piceous and first tergite at apex, second in part ferrugineous, variously tinged piceous. Some specimens with apical abdominal tergites tinged piceous. One female from Ontario with posterior corner of pronotum more extensively fulvous, and each lateral lobe of mesoscutum with fulvous macula; median lobe of mesoscutum with two small fulvous maculae. Another female

from Ontario with small fulvous macula on each lateral lobe of mesoscutum.

REMARKS

Individuals of *croesae* differ from other members of the species group by the following combination of characters. The flagellar annuli of the antennae are moderate in length. The body is moderately punctate. The second abdominal tergite near the base on each side is without a con-

cave area. The face is fulvous, the abdominal tergites are piceous and rufous. The specific epithet, *croesae*, refers to the host, *Croesus latitarsus*.

HOST

Croesus latitarsus Norton, on *Betula*, white birch sawfly; *Trichiocampus simplicicornis* (Norton), on *Salix*, sometimes poplar, labelled *Trichiocampus irregularis* (Dyar).

DISTRIBUTION

Transcontinental (Fig. 37). Specimens (24, 17 females, 7 males) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Kerryville, Texas, 8-IV, 1959, Becker & Howden, (CNC no. 18158).

Paratypes, 16 adult females, 7 adult males, from the following localities: CANADA. MANITOBA: La Pensie Lake, 23-III, ex. *Trichiosoma simplicicornis* (Norton), labelled *Trichiosoma irregularis* (CNC). NEWFOUNDLAND: Portland Cr., 1-14-VIII (CNC). ONTARIO: Rondeau Provincial Park, VIII-IX (CNC); Stittsville, 13, 21-VII (HKT). QUÉBEC: Kazabazua, 25-VI (CNC). SASKATCHEWAN: Waskesiu Lake, 9-VII (CNC). UNITED STATES. ALABAMA: Gulfshores, 22-IV (HKT). CALIFORNIA: Shively, 19-VI (CNC). CONNECTICUT: East River, 15-VIII (USNM); North Branford, 15-VI (USNM). FLORIDA: Tall Timbers, 17-28-IV (HKT). MASSACHUSETTS: Eastern, 10-IX, 15-X, ex. *Croesus latitarsus* Norton (USNM); Lynnfield, 14-16-VIII, 14-16-XI, ex. *Croesus latitarsus* (USNM). NEW JERSEY: Highpoint State Park, 20-VI, 17-X (HKT). NORTH CAROLINA: Highlands, 21-VI (HKT); Highlands, 3800 ft., 29-V (CNC). TEXAS: Kerrville, 3, 4, 8-IV (CNC).

Rhorus varifrons species group

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body length 4.4-6.8 mm; body moderately (Fig. 4) to sparsely (Fig. 6) punctate, except that of *punctatus* n. sp. densely punctate (Fig. 2). Face moderately convex (Fig. 3) to almost flat (Fig. 7), except that of *punctatus* n. sp. more strongly convex (Fig. 1), face moderately (Fig. 3) to sparsely (Fig. 5) punctate. Clypeus at apex in profile convex (Fig. 8) or not (Fig. 7), with apical margin arcuate (Fig. 9) or not (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.13-3.23, 2nd 2.30-2.40, 3rd 1.93-2.00, those of *fulvus* n. sp. moderate in length, l/w 1st 2.93, 2nd 2.13,

3rd 1.87. Propodeum with basal area and areola confluent. First abdominal segment of *varifrons* and *punctatus* n. sp. moderate in length, l/w 1.25-1.35, that of *fulvus* n. sp. and *planarius* n. sp. elongate, much longer than broad, l/w 1.61. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated and not sharp, rather short (Figs. 18, 19), except those of *planarius* n. sp. (Fig. 20) weak, those of *varifrons* (Fig. 18) moderately sharp. Second abdominal tergite with sides near base moderately concave (Figs. 18, 20) or not concave. First abdominal tergite strongly (Fig. 18), or moderately (Figs. 19, 20) rugulose. Second abdominal tergite moderately rugulose (Figs. 18, 19), that of *planarius* n. sp. (Fig. 20) not rugulose.

REMARKS

The *varifrons* species group includes *varifrons* (Cresson), *punctatus* n. sp., *fulvus* n. sp., and *planarius*, n. sp.

Rhorus varifrons (Cresson)

Tryphon varifrons Cresson, 1869, p. 104. Holotype, male, Massachusetts, (ANSP); paratypes, males, Connecticut, (ANSP).

Monoblastus varifrons; Davis, 1897, p. 262; Ashmead, 1900, p. 578; Nason, 1905, p. 170; Viereck, 1917, p. 297; Johnson, 1927, p. 134; Cushman, 1928, p. 948; Taylor, 1929, p. 39.

Rhorus (Cyphanza) varifrons; Townes, 1945, p. 487; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus extirpatorius varifrons; Townes, 1970, p. 73. Carlson, 1979, p. 585.

Tryphon scutellaris; Cresson, 1869, p. 104. Holotype, female, Connecticut, (ANSP). Provancher, 1875, p. 310, 311. Synonymy with *varifrons* by Davis, 1897, p. 262.

Tryphon frontalis; Cresson, 1869, p. 109. Holotype, female, Connecticut, (ANSP). Synonymy with *varifrons* by Davis, 1897, p. 262.

Tryphon dufresnei; Provancher, 1875, p. 311. Lectotype, male, Provancher 2nd collection no. 329, designated by Barron, 1975, p. 464; Québec, (U. Laval). Provancher, 1879, p. 253; Provancher, 1883b, p. 411; Provancher, 1886, p. 100; Davis, 1894, p. 189. Synonymy with *varifrons* by Davis, 1897, p. 262.

Monoblastus dufresnei; Brimley, 1942, p. 31.

Rhorus (Cyphanza) dufresnei; Townes, 1945, p. 486; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus dufresnei; Carlson, 1979, p. 585.

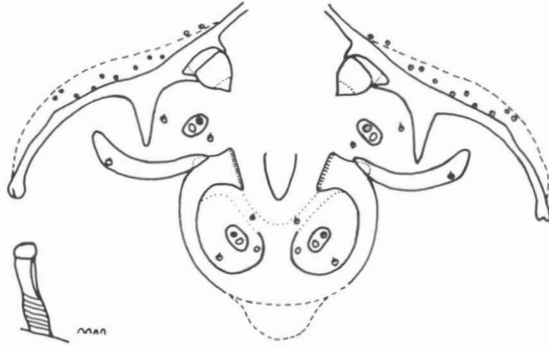
Erroromus obscurellus; Cresson, 1879, p. 373. Holotype, female, California, (ANSP). New synonymy.

Monoblastus obscurellus; Davis, 1897, p. 261; Johnson, 1927, p. 134.

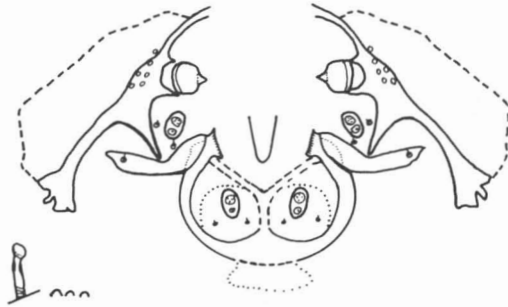
Rhorus (Cyphanza) obscurellus; Townes, 1945, p. 487; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus extirpatorius obscurellus; Townes, 1970, p. 73; Carlson, 1979, p. 585.

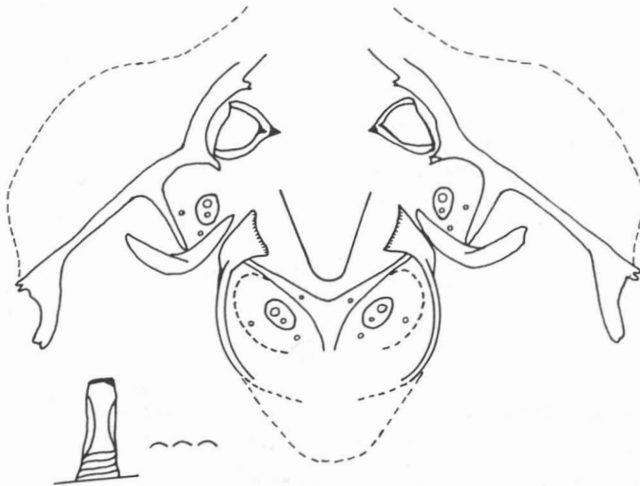
Monoblastus punctifrons; Davis, 1897, p. 261. Holotype, female, Texas, (ANSP). New synonymy.



30



31



32

Figures 30-32. Cephalic structures of last instar larvae, species of *Rhorus*. Fig. 30. *croesae* n. sp. Fig. 31. *varifrons*. Fig. 32. *clapini*.

Rhorus (Cyphanza) punctifrons; Townes, 1945, p. 487; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus extirpatorius punctifrons; Townes, 1970, p. 73; Carlson, 1979, p. 585.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig.

3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). First abdominal segment moderate in length. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, distinctly but not strongly raised, moderately sharp, moderate in length (Fig. 18). Second abdominal tergite with sides near base moderately concave (Fig. 18). First abdominal tergite rugulose (Fig. 18), second moderately rugulose (Fig. 18). Face entirely fulvous or piceous with median ful-

vous macula or two median fulvous maculae; abdominal tergites ferruginous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 5.6-6.3 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

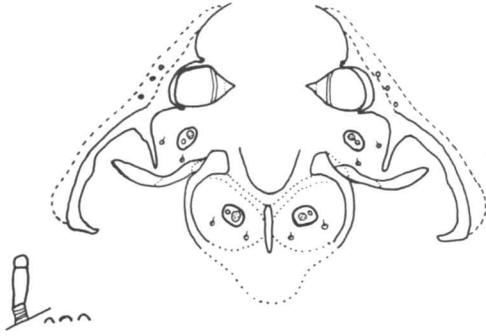
HEAD. Face in profile moderately convex (Fig. 3), dorsomedially with small 'dimple'. Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w

1st 3.13, 2nd 2.40, 3rd 1.93. Face moderately punctate (Fig. 3).

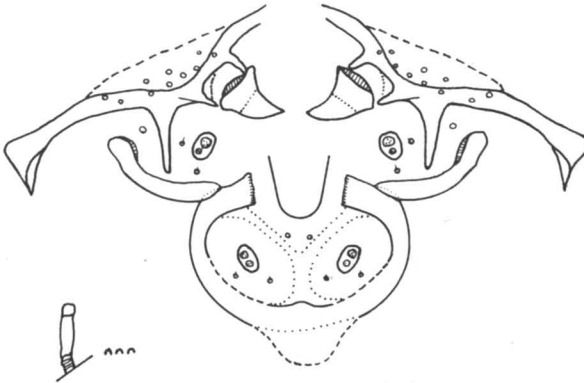
THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.25. First tergite with median longitudinal carinae distinctly but not strongly raised, reaching to about apical third (Fig. 18). Second tergite near base on each side with rather distinct, though very shallow concave area (Fig. 18). First tergite rugulose (Fig. 18), second rugulose at base (Fig. 18).

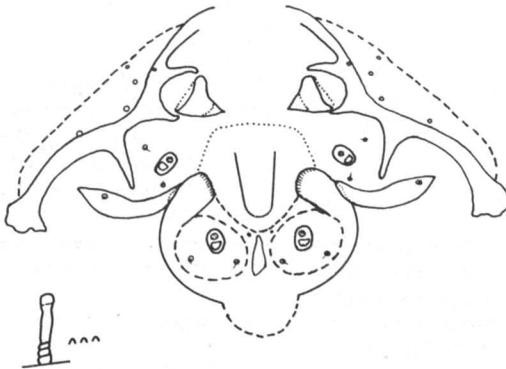
COLOUR. Body piceous with fulvous maculae; abdominal tergites mostly ferruginous. Head piceous;



33



34



35

Figures 33-35. Cephalic structures of last instar larvae, species of *Rhorus*. Fig. 33. *borealis*. Fig. 34. *macremphytae* n. sp. Fig. 35. *hervieuxii*.

face, clypeus, genae, facial and frontal orbits, palpi fulvous, or face piceous with median fulvous macula; mandibles fulvous, each at apex ferrugineous; antennae fulvous. Thorax black. Pronotum with dorso-posterior corner fulvous; mesopleuron with dorso-posterior corner fulvous; mesosternum with longitudinal fulvous band, scutellum fulvous. Front and middle legs with coxae and trochanters fulvous; tibiae pale fulvous tinged ferrugineous, each with ventral side paler fulvous. Hind legs with coxae each at base dark ferrugineous, at apex paler; femora and tibiae ferrugineous; tibiae each at immediate apex dark ferrugineous; tarsi ferrugineous, each tarsomere at apex paler.

ABDOMEN. First tergite piceous, at apex ferrugineous; second to fourth tergites ferrugineous, fifth at base ferrugineous, at apex piceous; apical tergites piceous.

VARIATION

Some specimens with face piceous and with median fulvous macula or with two median fulvous maculae. Thorax with scutellum piceous or partly or wholly fulvoferrugineous. The amount of piceous maculation on the abdominal tergites varies, usually ferrugineous with basal and apical tergites piceous but some specimens with abdomen entirely piceous. Abdominal tergites of some specimens mostly piceous with apices ferrugineous, or abdominal tergites of a few specimens mostly piceous.

A complete analysis of the number of females and males with an entirely fulvous face and those with a piceous face with a median fulvous macula or two median fulvous maculae was made, and this also on the basis of geographical distribution. All specimens available were examined, 322 females and 227 males. The percent of females with a median fulvous spot on the face was 37.3, of males 18.5. Thus the ratio of males to females with a median spot was exactly one half, and obviously the character is sex linked. Specimens with a piceous face and median paler macula tend to occur in northern regions; those in southern regions tend to have usually an entirely fulvous face. Specimens with a very small median macula or two small maculae are always females, never males.

REMARKS

The face of the type of *punctatus* (Davis) is piceous with a large median fulvous maculation, the abdominal tergites are mostly ferrugineous. The original description was based on one female from Texas. The face of the type of *obscurellus* (Cresson) is black with small median fulvous macula, the abdominal tergites are piceous, with basal tergite at apex ferrugineous.

Individuals of *varifrons* differ from other members of the *varifrons* species group by the following combination of characters. The body is moderately punctate, the first abdominal segment is moderate in length; the carinae of the first abdominal tergite are moderately raised. The face is entirely fulvous, or piceous with a median fulvous macula or pair of maculae.

HOSTS

Allantus mellipes (Norton) on *Fragaria*, *Anoplonyx laricivorus* (Rohwer and Middleton) on *Larix occidentalis*, *Anoplonyx occidentis* Ross on *Larix occidentalis*, *Anoplonyx* sp., *Cladius difformis* (Panzer) on *Rosa*, only species recorded from North America, labelled *Cladius pectinicornis* Fourcroy, *Croesus latitarsus* Norton on *Betula*, white birch sawfly, *Nematus pinquidorsum* Dyar on *Betula*, *Nematus ventralis* Say on *Salix*, *Neodiprion tsugae* Middleton on *Tsuga heterophylla*, preferred, but also on *Abies amabilis*, *Picea sitchensis*, *Tsuga mertensiana*, *Neodiprion* sp., *Pikonema alaskensis* (Rohwer) on *Picea glauca*, *Pikonema dimmockii* (Cresson) on *Picea engelmanni* and *P. sitchensis*; *Polyporus betulinus*, *Pristiphora leechi* Wong and Ross on *Larix occidentalis*, *Pristiphora* sp., *Pristiphora* sp. on black spruce, *Larix*, sawfly on *Prunus pennsylvanicus* L.f., pin cherry, *Rosa* sp., rose galls.

DISTRIBUTION

Transcontinental (Fig. 38). Specimens (549, 322 females, 227 males) were examined.

Rhorus punctatus n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

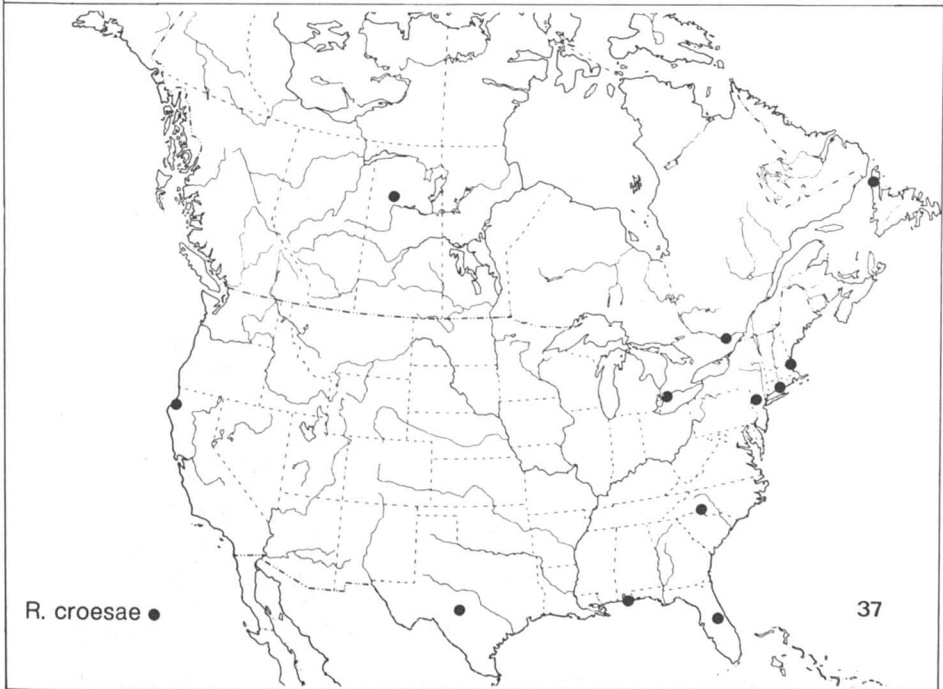
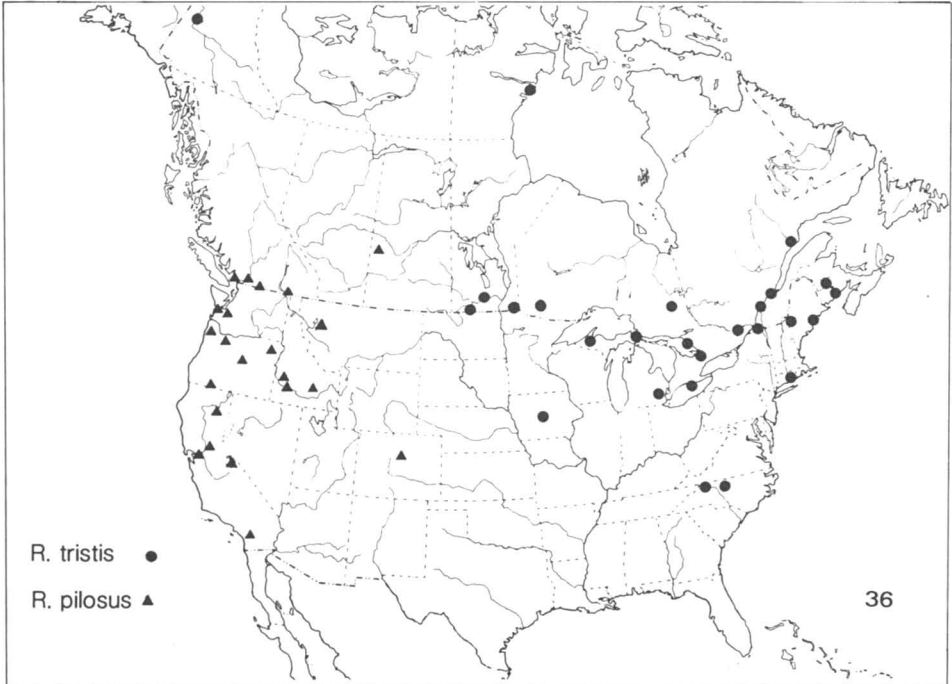
Adult female, male (see Table 1)

Body densely punctate (Fig. 2). Face in profile strongly convex (Fig. 1), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile strongly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). First abdominal segment moderate in length. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, not sharp, elongate, extending to apical quarter. First abdominal tergite rugulose, second in basal two-thirds somewhat rugulose. Face of females fulvous, of males piceous, fulvous medially; abdominal tergites ferrugineous, first mostly piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 6.2-6.8 mm; body densely punctate (Fig. 2).



Figures 36-37. Distribution, species of *Rhorus*. Fig. 36. *tristis*, *pilosus* n. sp. Fig. 37. *croesae* n. sp.

HEAD. Face in profile strongly convex (Fig. 1). Clypeus with apex in profile strongly convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.20, 2nd 2.30, 3rd 2.00. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Thorax densely punctate (Fig. 2). Middle legs each with second trochanter on dorsal side at apex projecting to a point.

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.35. First tergite with median longitudinal carinae moderately raised, not sharp, extending to about apical third. First tergite rugulose, second rugulose in basal third.

COLOUR. Body mostly piceous; abdominal tergites mostly ferrugineous. Head: face of females entirely fulvous, except at dorsal margin with shallow piceous band and small median piceous macula. Face of males piceous, with large median fulvous macula, though varying in size, reaching orbits or not. Clypeus entirely fulvous or dorsal margin plus ventral margin piceous. Mandibles fulvous, each with apex piceous; palpi fulvous. Thorax black. Pronotum at dorsoposterior corner with small fulvous macula. Legs ferrugineous; coxae piceous; first trochanters piceous, each at immediate apex fuscous. Middle and hind legs with tarsomeres ferrugineous tinged fuscous, apical tarsomeres fuscous. Hind legs with femora each at apex tinged fuscous. Abdominal tergites ferrugineous; first tergite piceous, immediate apex ferrugineous; apical tergites tinged fuscous.

VARIATION

A few males with fulvous median area of face reaching eyes; a few males with small fulvous median area. Some specimens with second abdominal tergite at middle with two small piceous maculae.

REMARKS

Individuals are distinct from other members of the species group by the following combination of characters. The body is densely punctate; the first abdominal segment is moderate in length; the carinae of the first abdominal tergite are moderately raised. The face of females is fulvous, of males piceous and with a median fulvous macula. The abdominal tergites are ferrugineous, except the first is mostly piceous. The specific epithet, *punctatus*, refers to the densely punctate body.

HOSTS

Not known.

DISTRIBUTION

Western (Fig. 39); Washington to California. Specimens (84, 34 females, 50 males) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Corvallis, Oregon, 1-VII, 1978, H. & M. Townes, (HKT).

Paratypes, 33 adult females, 50 adult males, from the following localities: UNITED STATES. CALIFORNIA: Crescent City, 2-VIII (HKT); Yosemite Park, Smokey Jack Camp, 21-VII (HKT). OREGON: Corvallis, 8, 11, 12, 15, 18, 21, 24, 25, 30-V, 2, 4, 6, 9, 14, 18, 21, 25, 26-VI, 21-VII (HKT); Mt. Hood, 18-VII (HKT); Parkdale, 18, 20-VII (HKT); Rhododendron, 24-VII (HKT); Warrenton, VIII (HKT). WASHINGTON: Ashford, 6-VII (HKT); Elbe, 13-VII (HKT), Mt. Rainier, 2700 ft., 8-VII (HKT); Westport, 17-VII (HKT).

Rhorus fulvus n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body sparsely punctate (Fig. 6). Face moderately convex (Fig. 3), sparsely punctate (Fig. 5). Clypeus with apex in profile moderately convex (Fig. 8), with apical margin subtruncate (Fig. 10). First abdominal segment elongate, narrow; in basal quarter projecting strongly laterally (Fig. 19). First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, not sharp, moderate in length (Fig. 19). First abdominal tergite finely rugulose (Fig. 19), second somewhat rugulose (Fig. 19). Body mostly piceous and with contrasting fulvous maculae. Face fulvous, abdominal tergites mostly piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

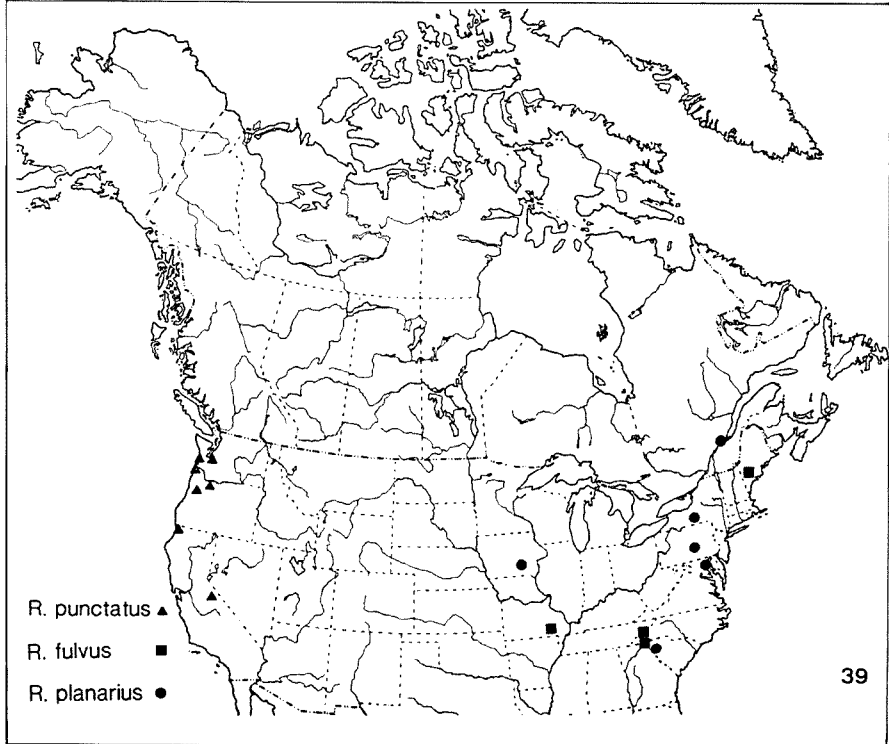
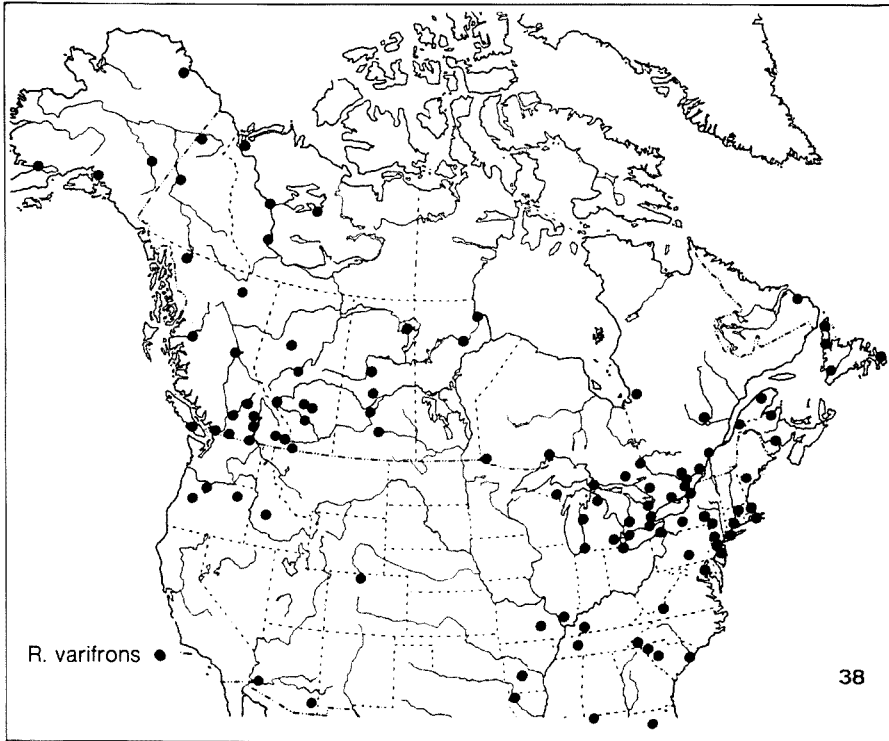
Body length 4.4-5.8 mm; body sparsely punctate (Fig. 6).

HEAD. Face moderately convex (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli moderate in length, l/w 1st 2.93, 2nd 2.13, 3rd 1.87. Face sparsely punctate (Fig. 5).

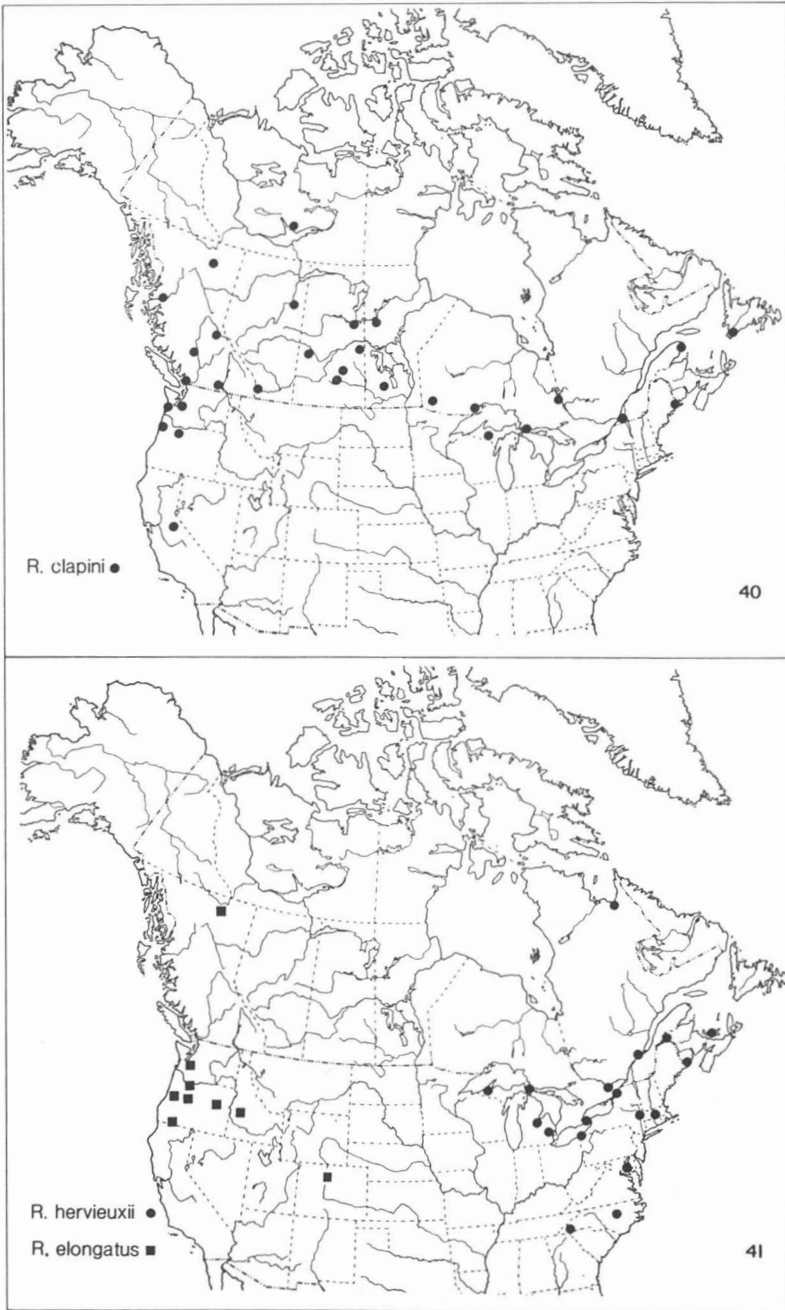
THORAX. Thorax sparsely punctate (Fig. 6).

ABDOMEN. First segment elongate, much longer than broad, l/w 1.61, in basal quarter projecting strongly laterally (Fig. 19). First tergite with median longitudinal carinae distinct to apical third but not strongly raised, more strongly raised in basal third (Fig. 19). First tergite with lateral longitudinal carinae distinctly raised, sharp (Fig. 19). First tergite rugulose, in apical quarter finely punctate (Fig. 19). Second tergite finely rugulose in basal third (Fig. 19).

COLOUR. Body mostly piceous and with contrasting pale fulvous maculae. Head piceous. Face, clypeus, frontal orbits, genae, and mandibles pale fulvous; vertical orbits each with small fulvous macula; palpi pale fulvous; antennae dorsally testaceous, ventrally pale fulvous. Thorax piceous. Pronotum at posterior part pale fulvous; mesoscutum with lateral lobes each at anterior part



Figures 38-39. Distribution, species of *Rhorus*. Fig. 38. *varifrons*. Fig. 39. *punctatus* n. sp., *fulvus* n. sp., *planarius* n. sp.



Figures 40-41. Distribution, species of *Rhorus*. Fig. 40. *clapini*. Fig. 41. *hervieuxii*, *elongatus* n. sp.

pale fulvous; mesopleuron at dorsal corner pale fulvous; mesosternum with small pale fulvous macula; scutellum and postscutellum pale fulvous. Front and middle legs pale fulvous; hind legs pale fulvous, femora pale rufous;

tibiae each at apex and tarsal segments each at apex fuscous. Abdominal tergites piceous; first and second tergites each at apex pale fulvous; third tergite near apex with pale fulvous band.

VARIATION

Some specimens with less pale fulvous maculae on thorax and abdomen.

REMARKS

Individuals differ from other members of the species group by the following combination of characters. The body is sparsely punctate; the first abdominal segment is elongate, in basal quarter projecting strongly laterally; the carinae of the first abdominal tergite are moderately raised. The body is mostly piceous, with contrasting fulvous maculae; the face is fulvous. Specimens are similar to those of *varifrons*. The specific epithet, ***fulvus***, refers to the piceous colour of the body and the contrasting fulvous maculae.

HOSTS

Not known.

DISTRIBUTION

Eastern (Fig. 39); Newfoundland to North Carolina, west to Missouri, Tennessee. Specimens (12, 8 females, 4 males) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, South Branch, Newfoundland, 9-17-VII, 1973, Heinrich, (CNC no. 18159).

Paratypes, 7 adult females, 4 adult males, from the following localities: UNITED STATES. MAINE: Dryden, 8-VIII (HKT). MISSOURI: Williamsville, 15-VIII, 10-IX (CNC). NORTH CAROLINA: Clingman's Dome, Great Smoky Mountain National Park, 6-VIII (CNC); Highlands, 23-VI (HKT); Mt. Mitchell, 6400 ft., 18-VIII (HKT), 6800 ft., 12-VIII (CNC); South Branch, 9-17-VII (CNC). TENNESSEE: Indian Gap to Clingman's Dome, 5200-6600 ft., 6-VIII (CNC).

Rhorus planarius n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body sparsely punctate (Fig. 6). Face almost flat (Fig. 7), sparsely punctate (Fig. 5). Clypeus with apex in profile almost flat (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). First abdominal segment elongate. First abdominal tergite with median longitudinal carinae weak, scarcely elevated, not sharp, short (Fig. 20). Second abdominal tergite with sides near base slightly concave (Fig. 20). First abdominal tergite finely rugulose (Fig. 20), second not rugulose (Fig. 20). Face ful-

vous; abdominal tergites mostly rufous, first at base piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 5.0-6.4 mm; body sparsely punctate (Fig. 6).

HEAD. Face almost flat (Fig. 7). Clypeus with apex in profile almost flat (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.23, 2nd 2.37, 3rd 2.00. Face finely punctate (Fig. 5).

THORAX. Thorax sparsely punctate (Fig. 6).

ABDOMEN. First segment elongate, much longer than broad, l/w 1.61. First tergite with median longitudinal carinae scarcely raised, distinct to apical third as a median shallow groove (Fig. 20). Second tergite near base on each side shallowly impressed, forming a shallow concave area (Fig. 20). First tergite rugulose in basal two thirds, in apical third sparsely punctate (Fig. 20). Second tergite sparsely punctate (Fig. 20).

COLOUR. Body mostly piceous; abdomen mostly rufous. Head piceous. Face, genae, clypeus, mandibles, and palpi fulvous; mandibles each at apex ferruginous; vertical orbits each with small fulvous macula. Thorax piceous. Pronotum at dorsal corner with fulvous band; scutellum and postscutellum fulvous. Front and middle legs with coxae and trochanters pale fulvous; tibiae and tarsi pale rufous. Hind legs darker rufous. Abdominal tergites rufous; first tergite darker ferruginous, at base piceous.

VARIATION

Some specimens with fuscous maculae on second abdominal tergite and apical tergites tinged fuscous.

REMARKS

Individuals of *planarius* are distinct from other members of the species group by the following combination of characters. The body is sparsely punctate; the face is almost flat; the apex of the clypeus in profile is not convex, and the apical margin of the clypeus is subtruncate. The median longitudinal carinae of the first abdominal tergite are scarcely raised. The face is fulvous, the abdominal tergites are rufous, the first at the base is piceous. Specimens are similar in appearance to those of *varifrons*. The specific epithet, ***planarius***, refers to the relatively flat face.

HOSTS

Not known.

DISTRIBUTION

Eastern (Fig. 39); Québec to South Carolina; Iowa. Specimens (9, 6 females, 3 males) were examined.

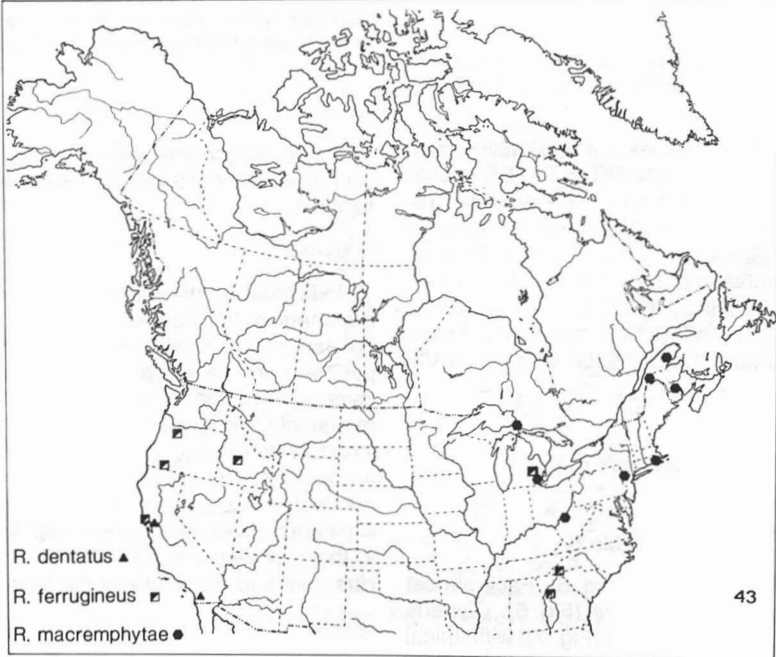
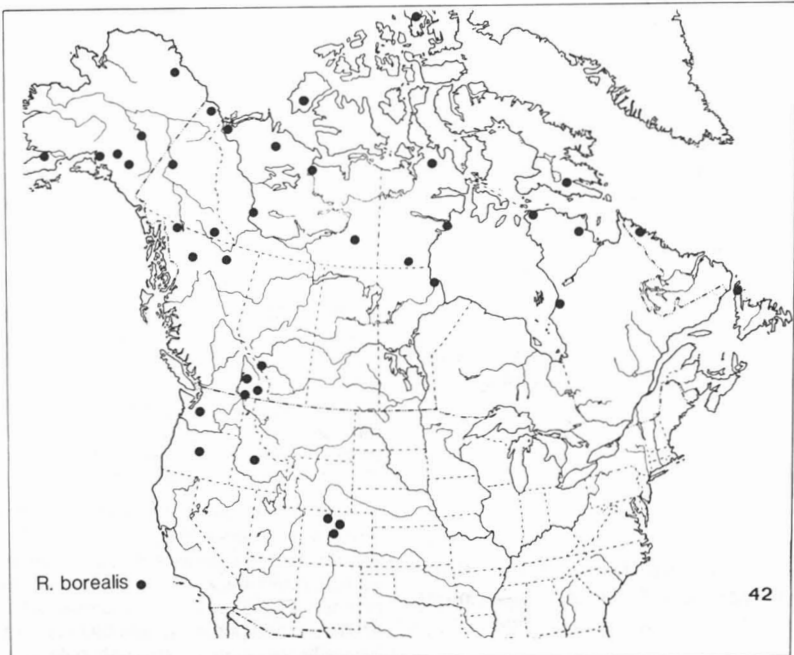


Figure 42-43. Distribution, species of *Rhorus*. Fig. 42. *borealis*. Fig. 43. *dentatus* n. sp., *ferrugineus* n. sp., *macremphytae* n. sp.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Laurel, Maryland, 25-VI, 1965, Malaise trap, (CNC no. 18160).

Paratypes, 5 adult females, 3 adult males, from the following localities: CANADA. QUÉBEC: Québec, 26-VI, 2-VII (CNC). UNITED STATES. IOWA: Iowa County, 7-VIII (CNC). MARYLAND: Laurel, 14-V, 25-VI (CNC); Takoma Park, 6-VI (HKT). NEW YORK: Ithaca, 27-V (CNC). PENNSYLVANIA: Camphill, 14-V (CNC). SOUTH CAROLINA: Cleveland, 13-VI (HKT).

***Rhorus clapini* species group**

REMARKS

The *clapini* species group includes the species *clapini*.

Rhorus clapini (Provancher)

Tryphon clapini Provancher, 1876, p. 327. Holotype, male (not 'female'), Provancher 1st collection no. 421, St. Hyacinthe, Québec, (U. Laval). Provancher, 1879, p. 256; 1886, p. 101; Davis, 1897, p. 331.

Rhorus (Rhorus) clapini; Townes, 1945, p. 485; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus clapini; Townes, 1970, p. 73; Carlson, 1979, p. 585.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (See Table 1)

Body large, elongate, moderately punctate (Fig. 4). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli elongate. Propodeum with basal area and areola separated by a carina. First abdominal segment elongate, much longer than broad. First abdominal tergite with median longitudinal carinae rather strongly elevated, sharp, long (Fig. 21). Second abdominal tergite on each side near base with distinct concave area (Fig. 21). First and second abdominal tergites strongly rugulose (Fig. 21). Body mostly piceous. Face fulvous, or piceous with median fulvous macula. Thorax piceous; that of a few specimens with small fulvous maculae. Abdominal tergites piceous; first tergite piceous, at apex ferrugineous; middle tergites ferrugineous, apical tergites piceous. Some specimens with abdominal tergites piceous; some with tergites mostly ferrugineous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body large, elongate, length 12.4-15.6 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face moderately convex (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin

arcuate (Fig. 9), apical margin at middle finely serrate. Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.54, 2nd 2.00, 3rd 1.71. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Propodeum with basal area and areola separated by a carina. Legs with tarsomeres elongate, distinctly longer than broad. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment elongate, much longer than broad, l/w 1.73. First tergite with median longitudinal carinae distinctly raised, sharp; immediately laterad each carina at middle and approximated spiracle with distinct groove; carinae reaching nearly to apex (Fig. 21). Second tergite each side near base with distinct concave area (Fig. 21). First and second abdominal tergites strongly rugulose (Fig. 21).

COLOUR. Body mostly piceous. Head mostly piceous; face entirely fulvous or piceous and with median fulvous macula. Clypeus fulvous. Thorax piceous. Scutellum and postscutellum piceous, at apex fulvous. Legs piceous, with fulvous colouration in varying amounts. Front legs with trochanters entirely piceous; femora piceous, each on dorsal side mostly fulvous, base piceous; tibiae fulvous; tarsi fulvous tinged fuscous. Middle legs piceous; femora each at apex fulvous; tibiae fulvous; tarsi fulvous tinged fuscous. Hind legs piceous; femora each with long fulvous band, base and apex piceous. Abdomen with first tergite piceous, apex ferrugineous, following tergites piceous or ferrugineous.

VARIATION

The length to breadth of the first abdominal segment varies, however the first abdominal segment of all specimens is much longer than broad.

COLOUR. Clypeus entirely fulvous or fulvous with apex piceous. Pronotum with dorsoposterior corner with fulvous macula. Mesoscutum with lateral lobes each near apex with fulvous macula. Scutellum and postscutellum entirely piceous, or scutellum and postscutellum of a few specimens with apex ferrugineous or fulvous, or entirely ferrugineous. Front and middle legs with first trochanters each at base piceous, at apex fulvous. Front legs with femora and tibiae each with dorsal side fulvous, ventral side piceous. Middle and hind legs with tarsi piceous. The amount of fulvous colouration on scutellum, legs, and abdominal tergites varies. Abdominal tergites piceous. Abdomen with first tergite entirely piceous, middle tergites ferrugineous, apical tergites piceous. Abdomen with first and second tergites each at apex fulvous; tergites beyond first each on each side ferrugineous. Abdomen with first tergite piceous, at apex ferrugineous; first and second tergites on each side near apex with fulvous macula.

REMARKS

Individuals are distinct from other members of the genus by the following combination of characters. The body is large, elongate, moderately

punctate. The flagellar annuli of the antennae are elongate. The first abdominal segment is elongate, much longer than broad; the carinae of the first abdominal tergite are strongly raised, sharp. The face is fulvous, or piceous with a median fulvous macula.

HOSTS

Cimbex americana Leach; *Trichiosoma triangulum* Kirby on *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Fraxinus*, *Prunus*, and *Salix*.

DISTRIBUTION

Transcontinental (Fig. 40); in the west, south to California; in the east, south to Maine. Specimens (47, 30 females, 17 males) were examined.

Rhorus hervieuxii species group

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body length 4.9-8.0 mm; body moderately punctate (Fig. 4), that of *hervieuxii* sparsely punctate (Fig. 6). Face moderately convex (Fig. 3) or almost flat (Fig. 7); moderately punctate (Fig. 3), that of *macremphytae* n. sp. sparsely punctate (Fig. 5). Clypeus at apex in profile convex (Fig. 8) or not (Fig. 7), with apical margin arcuate (Fig. 9), or not (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.20-3.37, 2nd 2.25-2.62, 3rd 2.05-2.13; those of *borealis* and *ferrugineus* n. sp. moderate in length, l/w 1st 2.80-3.00, 2nd 2.20-2.23, 3rd 2.00. Propodeum with basal area and areola confluent. First abdominal segment of *elongatus* n. sp., *dentatus* n. sp., and *ferrugineus* n. sp. moderate in length, l/w 1.23-1.34, that of *borealis*, *macremphytae* n. sp., and *hervieuxii* short, broader than or almost as broad as long, l/w 0.96-1.15. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, and moderately sharp (Figs. 22-25), those of *dentatus* n. sp. weak; with carinae not sharp. Second abdominal tergite with sides near base not concave, except those of *ferrugineus* n. sp. somewhat concave (Fig. 24). Abdomen of *borealis* (Fig. 11), *elongatus* n. sp., and *dentatus* n. sp. with apical segments compressed laterally. First abdominal tergite strongly or moderately rugulose (Figs. 22-24), that of *dentatus* n. sp. not rugulose. Second abdominal tergite strongly or moderately rugulose (Figs. 22-24), that of *dentatus* n. sp. and *hervieuxii* (Figs. 25) not rugulose.

REMARKS

The *hervieuxii* species group includes *borealis* (Ashmead), *elongatus* n. sp., *dentatus* n. sp.,

macremphytae n. sp., *ferrugineus* n. sp., and *hervieuxii* (Provancher).

Rhorus borealis (Ashmead)

Monoblastus niger Ashmead, 1902, p. 213. Holotype, male. Popof Is., Alaska, (USNM). Synonymy with *borealis* by Townes, 1970, p. 73.

Phthorima borealis Ashmead, 1902, p. 225. (Misspelled 'Phthorina' by Ashmead).

Gastroporus? borealis; Cushman, 1920, p. 264.

Rhorus (Cyphanza) borealis; Townes, 1945, p. 485, 486; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus haemorrhoidicus borealis; Townes, 1970, p. 73; Carlson, 1979, p. 585.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face in profile almost flat (Fig. 7), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Antennae with flagellar annuli moderate in length. First abdominal segment short, almost as broad as long. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, moderately sharp, elongate (Fig. 22). Abdomen with apical segments compressed laterally (Fig. 11). First and second abdominal tergites rugulose (Fig. 22). Face piceous; abdominal tergites piceous or ferruginous, tinged piceous or fuscous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 4.9-6.7 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face in profile almost flat (Fig. 7). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9). Clypeus weakly separated from face by a broad groove. Antennae with flagellar annuli moderate in length, l/w 1st 3.00, 2nd 2.23, 3rd 2.00. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment short, almost as broad as long, l/w 1.12. First tergite with median longitudinal carinae distinct, raised, but not strongly, reaching to apical third (Fig. 22). Abdomen with apical segments compressed laterally (Fig. 11). First tergite distinctly rugulose and rugulose to apex (Fig. 22). Second tergite distinctly rugulose, and also rugulose to apex (Fig. 22).

COLOUR. Body mostly piceous. Head piceous; mandibles fulvous tinged ferruginous, each at apex ferruginous; palpi ferruginous; antennae piceous. Thorax piceous. Legs with coxae and trochanters piceous; femora piceous, each at apex paler, ferruginous. Abdominal tergites piceous.

VARIATION

Some specimens with tibiae ferrugineous, each on dorsal and ventral side darker; tibiae paler than femora; tarsi pale ferrugineous, each tarsus at immediate apex paler. Hind legs each with basal tarsomeres at immediate base paler. Some specimens with second and third abdominal tergites mostly or partly ferrugineous; some specimens with abdominal tergites ferrugineous, more or less tinged piceous; tibiae ferrugineous, each on dorsal and ventral side darker, tibiae paler than femora.

REMARKS

Individuals of *borealis* are distinct from other members of the species group by the following combination of characters. The face in profile is almost flat, the body is moderately punctate. The flagellar annuli of the antennae are moderate in length. The first abdominal segment is short, almost as broad as long. The carinae of the first abdominal tergite are moderately elevated. The apical abdominal segments are compressed laterally. The face is piceous. Specimens of *borealis* are close in structure to those of *hervieuxii*; specimens are also close to those of *elongatus* n. sp.

HOSTS

Anoplonyx occidentis Ross on *Larix occidentalis*, *Anoplonyx* sp., *Pontania* sp., *Pristiphora* sp.

DISTRIBUTION

Transcontinental in Canada; in the United States, Alaska to Oregon, Idaho, Colorado (Fig. 42). Specimens (178, 79 females, 94 males, 5 without abdomen) were examined.

Rhorus elongatus n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile slightly convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate. First abdominal segment moderate in length. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, moderately sharp, moderate in length. Abdomen with apical segments compressed laterally (Fig. 11). First and second abdominal tergites rugulose. Face entirely piceous, or piceous and fulvous or ferrugineous medially; abdominal tergites piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 6.0-6.3 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face moderately convex (Fig. 3). Clypeus with apex in profile slightly convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.27, 2nd 2.53, 3rd 2.13. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.34, with sides diverging strongly apically. First tergite with carinae raised but not strongly, reaching to apical third. Abdomen with apical segments compressed laterally (Fig. 11). First tergite rugulose, second also rugulose.

COLOUR. Body mostly piceous. Head piceous; face piceous or with two small median ferrugineous maculae; mandibles ferrugineous, each with apex piceous; palpi pale fulvous; antennae piceous. Thorax piceous. Legs with coxae piceous; trochanters and femora ferrugineous; middle and hind legs with femora each at apex paler; tibiae and tarsi paler ferrugineous. Abdominal tergites piceous; first tergite darker, tergites each with apex narrowly ferrugineous.

VARIATION

A few specimens with second and third abdominal tergites each at apex more extensively ferrugineous or with tergites beyond first mostly ferrugineous. About half of the specimens with one or two small median ferrugineous maculae on the face but these usually indistinct.

REMARKS

Individuals of *elongatus* are distinct from other members of the species group by the following combination of characters. The face in profile is moderately convex. The body is moderately punctate. The flagellar annuli of the antennae are elongate. The first abdominal segment is moderate in length; the carinae of the first abdominal tergite are moderately elevated. The apical abdominal segments are compressed laterally. The face is entirely piceous, or piceous with a median fulvous macula or small pair of maculae; the abdominal tergites are mostly piceous.

Specimens of this species are close to those of *borealis*, except the face of females and males at the middle is usually ferrugineous, whereas the face of individuals of *borealis* is entirely piceous. Also, the face in profile is more convex. The abdomen is the characteristic shape of *borealis*. The specific epithet, *elongatus*, refers to the elongate annuli of the antennae.

HOSTS

Not known.

DISTRIBUTION

Western (Fig. 4); British Columbia, south to Oregon, Idaho, Colorado. Specimens (65, 34 females, 31 males) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Poudre Lake, Colorado, RMNP, 11,000 ft., 12-VIII, 1948, H. G. & D. Townes (HKT).

Paratypes, 33 adult females, 31 adult males, from the following localities: CANADA. BRITISH COLUMBIA: Stone Mt. Pk., 3500 ft., 23-VII (HKT). UNITED STATES. COLORADO: Fall River Pass, Rocky Mountain National Park, 11,600 ft., 12-VIII (HKT); Phantom Valley, Rocky Mountain National Park, 9400 ft., 16-VI (HKT); Poudre Lake, Rocky Mountain National Park, 11,000 ft., 12-VIII (HKT); Rabbit Ears Pass, 9500 ft., 7-VIII (HKT). IDAHO: Idaho City, 9, 13, 14-VI (HKT); Lowman, 9, 11-VI (HKT); nr. Stanley, 2, 5, 8-VIII (HKT). OREGON: Corvallis, 2-VI, 3-X (HKT); Hyatt Reservoir, 19-VI (HKT); Indian Ford, 3200 ft., 6 mi. NW Sisters, Deschutes Co., black light (CNC); Mt. Ashland, 7000 ft., VII (HKT); Mt. Hood, 3500 ft., 18, 24-VII, 4500 ft., 20-VII, 5400 ft., 17, 20, 21-VII, 7000 ft., 1-VII (HKT); Ochoco Creek, 14 (HKT); Parkdale, 20-VII (HKT); Sparks Lake, 13-VII (HKT); Wetmore Campground, Baker Co., 4500 ft., 2-VII (CNC). WASHINGTON: Mt. Rainier, 4700 ft., 5700 ft. (HKT). No locality: (USNM).

Rhorus dentatus n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face short and broad, in profile almost flat (Fig. 7), sparsely punctate (Fig. 5). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 26), apical margin at middle with a 'tooth' (Fig. 26). Antennae with flagellar annuli elongate. First abdominal segment moderate in length, with sides relatively strongly diverging apically. First abdominal tergite with median longitudinal carinae weak, scarcely elevated, not sharp, moderate in length, extending only slightly past spiracles. Abdomen with apical segments compressed laterally (Fig. 11). First and second abdominal tergites not rugulose. Face of females piceous, of males fulvous; abdominal tergites mostly rufous, except first mostly piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 5.0-5.2 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face short and broad, in profile almost flat (Fig. 7). Clypeus with apical margin at middle with acute 'tooth' (Fig. 26), with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 26). Antennae with basal flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.37, 2nd 2.62, 3rd 2.12. Face sparsely punctate (Fig. 5).

THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.23, sides strongly divergent apically. First tergite with median longitudinal carinae not sharp, scarcely raised, extending only slightly beyond spiracle. Abdomen with apical segments compressed laterally (Fig. 11). First tergite at base slightly rugulose, from middle moderately punctate.

COLOUR. Body mostly piceous; face of females piceous, of males pale fulvous, except apical corners piceous; abdominal tergites mostly ferrugineous. Head piceous; face of females piceous, of males pale fulvous, in upper part with small median piceous macula; face immediately below antennal sockets piceous; clypeus at sides including fovea piceous; apical median 'tooth' of clypeus contrasting ferrugineous; frons mostly piceous; mandibles fulvous, each with apex ferrugineous; palpi pale fulvous; antennae piceous. Thorax piceous. Legs ferrugineous. Hind legs with femora darker; tibiae each in apical half tinged fuscous. Abdominal tergites ferrugineous; first tergite at base piceous.

VARIATION

Some specimens with abdominal tergites mostly piceous; second and third with piceous maculae.

REMARKS

Individuals differ from other members of the species group by the following combination of characters. The face is short and broad, in profile almost flat. There is a median 'tooth' at the apical margin of the clypeus. The flagellar annuli of the antennae are elongate. The first abdominal segment is moderate in length. The apical segments of the abdomen are compressed laterally. The face of females is piceous, of males fulvous. The abdominal tergites are mostly ferrugineous. The shape of the abdominal tergites is like that of individuals of *borealis*, however, the colour of the abdominal tergites is not entirely piceous. The specific epithet, *dentatus*, refers to the median apical 'tooth' of the clypeus.

HOSTS

Not known.

DISTRIBUTION

California (Fig. 43). Specimens (26, 13 females, 13 males) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Potrero, San Diego Co., California, 11-IV, 1974, H. & M. Townes, (HKT).

Paratypes, 12 adult females, 13 adult males from the following localities: UNITED STATES. CALIFORNIA: Julian, 7, 11, 25, 26-V (HKT); Lake Wohlford, 21, 25, 26, 30-IV (HKT); Oakland (HKT); Potrero, San Diego Co., 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 17-IV (HKT).

Rhorus macremphytae n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face almost flat (Fig. 7), sparsely punctate (Fig. 5). Clypeus with apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate. First abdominal segment short, almost as broad as long. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, moderately sharp, moderate in length (Fig. 23). Abdomen with apical segments depressed. First and second abdominal tergites moderately rugulose (Fig. 23). Face piceous, fulvous medially; abdominal tergites piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 7.6-8.00 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face almost flat (Fig. 7). Clypeus with apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.20, 2nd 2.33, 3rd 2.07. Face sparsely punctate (Fig. 5).

THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment short, almost as broad as long, l/w 1.15. First tergite with median longitudinal carinae distinct, moderately raised, reaching to apical third (Fig. 23). Abdomen with apical segments depressed. First tergite moderately rugulose, in apical quarter moderately punctate (Fig. 23). Second tergite in basal quarter moderately rugulose (Fig. 23).

COLOUR. Body mostly piceous, with contrasting pale fulvous maculae. Head piceous; face, clypeus, genae next to mandible, palpi pale fulvous; mandibles pale fulvous, each with apex darker ferruginous. Thorax piceous; pronotum at dorsal margin, mesopleuron at

dorsal margin pale fulvous; mesoscutum with lateral lobes each anteriorly with pale fulvous macula; scutellum and postscutellum pale fulvous. Legs ferruginous; femora darker than tibiae and tarsi. Front and middle legs with trochanters pale fulvous tinged ferruginous; femora each at immediate apex pale fulvous; tarsi pale fulvous. Hind legs with tibiae each in apical quarter and tarsi fuscous. Abdominal tergites piceous.

VARIATION

Abdominal tergites of a few specimens suffused with rufous, or mostly rufous.

REMARKS

Individuals differ from other members of the species group by the following combination of characters. The face is almost flat. The apex of the clypeus in profile is not convex. The flagellar annuli of the antennae are elongate. The first abdominal segment is short, almost as broad as long. The apical segments of the abdomen are depressed. The face is fulvous; the abdominal tergites are piceous. The body is mostly piceous, with contrasting pale fulvous maculae. The specific epithet, *macremphytae*, refers to the host *Macremphytus tarsatus*.

HOSTS

Macremphytus tarsatus (Say) on *Cornus alternifolia*, labelled *Macremphytus intermedius* (Dyer); *Macremphytus* sp.; *Cornus* sp.

DISTRIBUTION

Eastern (Fig. 43); Québec to Virginia, west to Michigan. Specimens (31, 19 females, 9 males, 3 without abdomen) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Fredericton, New Brunswick, 27-VI, 1936, C. E. Atwood, ex. *Macremphytus tarsatus*, labelled *Macremphytus intermedius*, (CNC no. 18161).

Paratypes, 18 adult females, 9 adult males, 3 without abdomen, from the following localities: CANADA. NEW BRUNSWICK: Fredericton, 27-VI, 1-VII (CNC). ONTARIO: Batchewan, 20-IV (CNC), ex. *Macremphytus* sp. QUÉBEC: Cascapedia R., 4, 5-VIII (CNC); Park Reserve, 22-VII, 3-VIII (CNC). UNITED STATES. MICHIGAN: Ann Arbor, 17-VII, 7, 8, 12, 17-20-VIII (HKT). NEW JERSEY: High Point State Park, 16, 29-VIII (HKT). RHODE ISLAND: Westerly, 13-VIII (HKT). VIRGINIA: Falls Church, 5, 11, 16-VII, ex. *Cornus* (USNM).

Rhorus ferrugineus n. sp.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body moderately punctate (Fig. 4). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile not convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli moderate in length. First abdominal segment moderate in length. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly raised, moderately sharp, moderate in length (Fig. 24). Second abdominal tergite with sides near base somewhat concave (Fig. 24). Abdomen with apical segments depressed. First abdominal tergite rugulose (Fig. 24), second moderately rugulose (Fig. 24). Face fulvous, abdominal tergites ferrugineous. Colour mostly ferrugineous; propodeal carinae and median longitudinal carinae of first abdominal tergite contrasting piceous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body length 6.4-6.5 mm; body moderately punctate (Fig. 4).

HEAD. Face in profile moderately convex (Fig. 3). Face dorsomedially with a 'dimple'. Clypeus with apex in profile slightly convex (Fig. 7), with apical margin subtruncate (Fig. 10). Antennae with flagellar annuli moderate in length, l/w 1st 2.80, 2nd 2.20, 3rd 2.00. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Thorax moderately punctate (Fig. 4).

ABDOMEN. First segment moderate in length, l/w 1.27. First tergite with median longitudinal carinae distinctly but not strongly raised, reaching close to apical third (Fig. 24). Second tergite near base on each side with concave area, but weak (Fig. 24). Abdomen with apical segments depressed. First tergite rugulose (Fig. 24), second rugulose, except at extreme apex where moderately punctate (Fig. 24).

COLOUR. Body mostly ferrugineous, with contrasting piceous maculae. Head ferrugineous; face mostly fulvous tinged ferrugineous; frontal and facial orbits ferrugineous; vertex behind antennal sockets and area immediately surrounding ocelli piceous; clypeus on each side, and gena next to mandibles piceous; mandibles ferrugineous, each at apex piceous; palpi pale ferrugineous. Thorax ferrugineous; mesopleuron with dorsal part piceous; prepectus mostly piceous; mesopleural suture piceous; mesoscutum with median lobe at middle with longitudinal piceous macula; mesosternum in part piceous; scutellum and postscutellum with lateral margins piceous; also anterior and posterior margins piceous; propodeum at posterior margin piceous. Legs ferrugineous; coxae each at immediate base piceous. Abdominal tergites ferrugineous; first tergite at base piceous, with lateral and dorsal carinae each at base contrasting piceous.

VARIATION

Thorax of most specimens with mesopleuron more extensively piceous. Propodeal carinae and longitudinal median carinae of first abdominal tergite contrasting piceous.

REMARKS

Individuals of *ferrugineus* are distinct from other members of the species group by the following combination of characters. The face is moderately convex; the apex of the clypeus in profile is slightly convex. The flagellar annuli of the antennae are moderate in length. The first abdominal segment is moderate in length. The apical abdominal segments are depressed. The body is mostly ferrugineous, with contrasting piceous maculae. The face is fulvous. The specific epithet, *ferrugineus*, refers to the mostly ferrugineous body with contrasting piceous maculae.

HOSTS

Not known.

DISTRIBUTION

Oregon, California, Idaho, Michigan to Georgia (Fig. 43). Specimens (26, 19 females, 7 males) were examined.

TYPE MATERIAL

Holotype, adult female, Hyatt Reservoir, Oregon, 2-VII, 1978, H. & M. Townes, (HKT).

Paratypes, 18 adult females, 7 adult males, from the following localities: UNITED STATES. CALIFORNIA: Lily Pond, Alpine Lake, Marin Co., 1500 ft. 25-V (CNC). GEORGIA: Forsythe, 21-IV, 5-V (CNC). IDAHO: Lowman, 4000 ft., 9-VI (HKT). MICHIGAN: Ann Arbor, 1-VI (HKT). NORTH CAROLINA: Highlands, 13, 22-V (HKT). OREGON: Hyatt Reservoir, 22, 23, 29, 30-VI, 2-VII (HKT); Mt. Hood, 19-VII (HKT); Rhododendron, 20-VII (HKT). SOUTH CAROLINA: Cleveland, 7, 14, 21-V (HKT).

Rhorus hervieuxii (Provancher)

Tryphon hervieuxii Provancher, 1879, p. 254. Lectotype, female, Provancher 2nd collection no. 656, designated by Gahan & Rohwer, 1918, p. 200; Québec, (U. Laval). Provancher, 1886, p. 101; Davis, 1897, p. 331.

Rhorus (Cyphanza) hervieuxii; Townes, 1945, p. 486; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus hervieuxii; Carlson, 1979, p. 585.

Mesoleius niger Provancher, 1883a, p. 9. Lectotype, male (not 'female'), Provancher 2nd collection no. 933, designated by Gahan & Rohwer, 1918, p. 32; Québec, (U. Laval). Provancher, 1883b, p. 796; 1886, p. 105; Davis, 1897, p. 331. Preocc. by Holmgren, 1855.

Mesoleius nigratus Dalla Torre, 1901, p. 263. Replacement name for *niger* Provancher. Synonymy with *fuscus* by Townes, 1970, p. 73.

Rhorus (Cyphanza) nigratus; Townes, 1945, p. 486; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Trematopygus fuscus Davis, 1897, p. 277. Holotype, male, Agriculture College, Michigan, (ANSP); paratypes, 2 males, Agriculture College, Michigan, (ANSP). New synonymy.

Rhorus (Cyphanza) fuscus; Townes, 1945, p. 486; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Rhorus haemorrhoidis fuscus; Townes, 1970, p. 73; Carlson, 1979, p. 585.

Monoblastus caliroae Viereck, 1912, p. 151. Holotype, female, Vienna, Virginia, ex. *Caliroa cerasi*, (USNM); paratypes, 1 female, 1 male, Vienna, Virginia, ex. *Caliroa cerasi*, (USNM). Cushman, 1915, p. 135. Synonymy with *fuscus* by Townes, 1970, p. 73.

Trematopygus caliroae; Cushman, 1915, p. 135.

Rhorus (Cyphanza) caliroae; Townes, 1945, p. 485; Townes & Townes, 1951, p. 323.

Trematopygus eriocampoididis Cushman, 1915, p. 135. Holotype, female, North East, Pennsylvania, ex. *Caliroa cerasi*, no. 19154, (USNM); paratypes, 5 females, 4 males, North East, Pennsylvania, ex. *Caliroa cerasi*, (USNM). Synonymy with *nigratus* by Townes, 1945, p. 486.

Monoblastus eriocampoididis; Brimley, 1942, p. 31.

DIAGNOSTIC CHARACTERS

Adult female, male (see Table I)

Body small, sparsely punctate (Fig. 6). Face moderately convex (Fig. 3), moderately punctate (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9), with rugulose vertical lines. Antennae with flagellar annuli elongate. First abdominal segment short and broad, broader than long, triangular in shape, with sides strongly divergent apically. First abdominal tergite with median longitudinal carinae moderate, not strongly elevated, moderately sharp, moderate in length (Fig. 25). Abdomen with apical segments depressed. First abdominal tergite moderately rugulose (Fig. 25), second tergite not rugulose (Fig. 25). Face piceous; abdominal tergites piceous, rufous, or piceous and partly rufous.

DESCRIPTION

Adult female, male

Body small, length 5.0-6.3 mm; body sparsely punctate (Fig. 6).

HEAD. Face moderately convex (Fig. 3). Clypeus with apex in profile convex (Fig. 8), with apical margin arcuate (Fig. 9), with vertical rugulose lines. Antennae with flagellar annuli elongate, l/w 1st 3.10, 2nd 2.25, 3rd 2.05. Face moderately punctate (Fig. 3).

THORAX. Thorax sparsely punctate (Fig. 6).

ABDOMEN. First abdominal segment short and broad, broader than long. l/w 0.96, triangular in shape, sides strongly divergent apically. First tergite with median

longitudinal carinae not strongly raised, reaching apical third (Fig. 25). Second segment broader than long. Abdomen with apical segments depressed. First tergite with basal half rugulose, apical half punctate (Fig. 25). Second tergite at immediate base finely rugose, rest moderately punctate (Fig. 25).

COLOUR. Body piceous. Head piceous; mandibles fulvous; palpi fulvous; antennae testaceous. Thorax piceous. Legs fulvous with ferrugineous tinge. Front and middle legs with coxae each at base piceous. Hind legs with coxae piceous; tibiae each in apical third fuscous; tarsi fuscous. Abdominal tergites piceous. Middle abdominal tergites each at sides with ferrugineous tinge.

VARIATION

Some specimens with coxae ferrugineous; hind legs each with coxae at base darker piceous; abdominal tergites entirely ferrugineous, except base of first tergite piceous. Middle legs of some specimens with coxae piceous. Hind legs of some specimens with femora ferrugineous, darker than femora of front and middle legs. Apical tergites of some specimens tinged ferrugineous.

REMARKS

The face of the type of *fuscus* (Davis) is piceous, the abdominal tergites are piceous tinged ferrugineous. The original description was based on three specimens from the Agricultural College, Michigan.

Individuals of *hervieuxii* differ from other members of the species group as follows. The body is small, sparsely punctate. The face in profile is moderately convex, the apex of the clypeus in profile is convex. The flagellar annuli of the antennae are elongate. The first abdominal segment is short and broad. The apical segments of the abdomen are depressed. The face is piceous and the abdominal tergites are mostly piceous.

HOSTS

Allantus cinctus, introduced pest of cultivated roses, *Rosa*, curled rose sawfly; *Arge clavicornis* (Fabricius) on *Amelanchier*, *Azalea*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*; *Caliroa cerasi* (Linnaeus), pear slug, introduced, most commonly a pest of pear trees, *Pyrus*, *Prunus*, *Crataegus*, *Sorbus*, and probably many other Rosaceae, worldwide; *Neopareophora litura* (Klug) on *Vaccinium*, especially low-bush blueberry; *Pikonema dimmockii* (Cresson) on *Picea*; *Quercus volotina*; *Rosa* sp.

DISTRIBUTION

Eastern (Fig. 41), Lake States to Prince Edward Island, south to North Carolina. Specimens (68, 37 females, 23 males, 8 without abdomen) were examined.

Acknowledgments

The following individuals kindly loaned material from their institutions and collections: R. W. Carlson, formerly of the United States National Museum of Natural History, Washington, D. C. (USNM); H. K. and M. C. Townes, American Entomological Institute, Ann Arbor, Michigan (HKT). J.-M. Perron, Laval University, Québec, kindly provided assistance and access to the specimens of *Rhorus* in the Provancher collection, including those described by Provancher. Technical assistance was provided by H. E. Bisdee of this institute, including preparation of larval material, scanning electron microscope photographs, drawings, and distribution maps. His collaboration in study and analyses of structures of the last instar cephalic structures of larval material is also greatly appreciated.

References

- ASHMEAD, W. H., 1900. Hymenoptera. — Pages 501-613 in J. B. Smith (ed.). Insects of New Jersey. A list of the insects occurring in New Jersey, with notes on those of economic importance. — A. Rep. New Jers. Bd Agric., 27, suppl., 755 p.
- ASHMEAD, W. H., 1902. Papers from the Harriman Expedition XXVIII. Hymenoptera. — Proc. Wash. Acad. Sci., 4: 117-268.
- BARRON, J. R., 1975. Provancher's collections of insects, particularly those of Hymenoptera, and a study of the types of his species of Ichneumonidae. — Naturaliste can., 102: 387-591.
- BEIRNE, B. P., 1941. A consideration of the cephalic structures and spiracles of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Hym.). — Trans. Soc. Br. Ent., 7: 123-190.
- BRIMLEY, C. S., 1942. Supplement to insects of North Carolina. — North Carolina Dep. Agric., 39 p.
- CAMERON, P., 1909. Descriptions of new genera and species of Indian Ichneumonidae. — J. Bombay nat. Hist. Soc., 19: 722-730.
- CARLSON, R. W., 1979. Family Ichneumonidae. — Pages 315-740 in K. V. Krombein, R. D. Hurd, Jr., D. R. Smith and B. D. Burks (eds.). Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico. Volume 1. Symphyta and Apocrita (Parasitica). Smithsonian Inst. Press, Washington, D. C.
- CRESSON, E. T., 1869. A list of the Ichneumonidae of North America with descriptions of new species. Part II. — Trans. Am. ent. Soc., 2: 89-114 [1868].
- CRESSON, E. T., 1879. Descriptions of Ichneumonidae, chiefly from the Pacific Slope of the United States and British North America. — Proc. Acad. Phil., p. 348-381 [1878].
- CUSHMAN, R. A., 1915. Descriptions of new Ichneumonidae and taxonomic notes. — Proc. ent. Soc. Wash., 17: 132-142.
- CUSHMAN, R. A., 1920. North American ichneumonflies, new and described, with taxonomic and nomenclatorial notes. — Proc. U.S. natn. Mus., 58: 251-292.
- CUSHMAN, R. A., 1928. Family Ichneumonidae. — Pages 920-960 in M. D. Leonard (ed.). A list of the insects of New York with a list of the spiders and certain other allied groups. Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn no. 101, 1120 p.
- DALLA TORRE, C. G., 1901. Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus 3. — Englemann, Lipsiae, 1141 p. (1901-1902).
- DAVIS, G. C., 1894. Some notes from a study of the Provancher collection of Ichneumonidae. — Proc. Acad. nat. Sci. Phil.: 184-190.
- DAVIS, G. C., 1897. A review of the ichneumonid subfamily Tryphoninae. — Trans. Am. ent. Soc., 24: 193-348.
- FINLAYSON, T., 1960. Taxonomy of cocoons and puparia, and their contents of Canadian parasites of *Neodiprion sertifer* (Geoff.) Hymenoptera: Diprionidae. — Can. Ent., 92: 20-47.
- FOERSTER, A., 1868. Synopsis der Familien und Gattungen der Ichneumonien. — Naturh. Ver. Rheinland Verh., 25: 135-221.
- GAHAN, A. B. & S. A. ROHWER, 1918. Lectotypes of the species of Hymenoptera (except Apoidea) described by Abbé Provancher. — Can. Ent., 50: 28-33, 196-201.
- HOLMGREN, A. E., 1855. Försök till upställning och beskrifning af de Sverige funna tryphonider (Monographia Tryphonidum Suecicia). — K. svenska Vetensk-Akad. Handl., N.F., 1: 93-246.
- JOHNSON, W. G., 1927. Biological survey of the Mount Desert region. Part I, Insecta. — Philadelphia, Wistar Inst.
- LUHMAN, J. C., 1981. Descriptions of three new species of Nearctic Ctenopelmatinae (Hymenoptera: Ichneumonidae). — Great Lakes Ent., 14: 117-122.
- NASON, W. A., 1905. Parasitic Hymenoptera of Algonquin, Illinois-1. — Ent. News, 16: 168-172.
- PROCTOR, W., 1938. Biological survey of the Mount Desert region. Part VI. Insecta. — Philadelphia, Wistar Inst., 496 p.
- PROVANCHER, L., 1875. Les ichneumonides de Québec. — Naturaliste can., 7: 309-317.
- PROVANCHER, L., 1876. Additions aux ichneumonides de Québec. — Naturaliste can., 8: 327-328.
- PROVANCHER, L., 1879. Faune canadienne. Les insectes — Hyménoptères. — Naturaliste can., 11: 248-266.
- PROVANCHER, L., 1883a. Faune canadienne. Hyménoptères. Additions et corrections. — Naturaliste can., 14: 3-16.
- PROVANCHER, L., 1883b. Petite faune entomologique du Canada et particulièrement de la province de Québec, vol. 2 comprenant les orthoptères, les neuroptères et les hyménoptères. — C. Darveau, Québec, 830 p.
- PROVANCHER, L., 1886. Additions et corrections à la faune hyménoptérologique de la province de Québec. Fam. IV. Ichneumonides. — C. Darveau, Québec, p. 29-121.
- SHORT, J. R. T., 1959. A description and classification of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera). — Proc. U.S. natn. Mus., 110: 391-511.

- SHORT, J. R. T., 1970. On the classification of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Hymenoptera). Supplement. — Trans. R. ent. Soc. Lond., 122: 185-210.
- SHORT, J. R. T., 1978. The final larval instars of the Ichneumonidae. — Mem. Am. Ent. Inst., no. 25, 508 p.
- STROBL, G., 1903. Ichneumoniden Steiermarks (und der Nachbarländer). — Mitt. naturw. Ver. Steierm., 39: 3-100 (1902).
- TAYLOR, R. L., 1929. The biology of the White pine weevil, *Pissodes strobi* (Peck), and a study of its insect parasites from an economic viewpoint. — Ent. Amer., 10: 1-86.
- TOWNES, H. K., 1945. A catalogue and reclassification of the Nearctic Ichneumonidae (Hymenoptera). Part II. The subfamilies Mesoleiinae, Plecticinae, Orthocentrinae, Diplazontinae, Metopiinae, Ophioninae, Mesochorinae. — Mem. Am. ent. Soc., 11: 478-925.
- TOWNES, H. K., 1970. The genera of Ichneumonidae, Part 3. — Mem. Am. ent. Inst., no. 13, 307 p. (1969).
- TOWNES, H. K. & M. C. TOWNES, 1951. Family Ichneumonidae. — Pages 184-409 in C. F. W. Muesebeck, K. V. Krombein & H. K. Townes (eds.). Hymenoptera of America north of Mexico, Synoptic catalog. Agric. Monogr. no. 2, U.S. Dep. Agric., U.S. Govt. Print. Off., Washington, D.C., 1420 p.
- VIERECK, H. L., 1912. Descriptions of five new genera and twenty-six new species of ichneumon-flies. — Proc. U.S. natn. Mus., 42: 139-153.
- VIERECK, H. L., (ed.), 1917. Guide to the insects of Connecticut. Part III. The Hymenoptera, or wasp-like insects of Connecticut. — Bull. Conn. St. geol. nat. Hist. Surv., no. 22, 824 p.
- WOLDSTEDT, F. W., 1877. Beitrag zur Kenntnis der um St. Pétersburg vorkommenden Ichneumoniden. — Bull. Akad. St. Pétersbourg, 23: 432-460.

ACTIVITÉ ET SUCCESSION SAISONNIÈRE DE COLÉOPTÈRES ÉPIGÉS D'UNE FORÊT DÉCIDUE DU SUD DU QUÉBEC

C. LEVESQUE

291 rue des Diamants, Fleurimont (Québec) J1G 4A1

et

G.-Y. LEVESQUE

Département de santé communautaire
Centre hospitalier universitaire de Sherbrooke
3001, 12^e Avenue Nord, Sherbrooke (Québec) J1H 5N4

Résumé

Les 37 espèces de coléoptères épigés les plus abondantes d'une forêt décidue du sud du Québec appartiennent à dix familles où les Carabidae et les Staphylinidae dominent. Les espèces de Carabidae sont classées en trois groupes. Le premier groupe, caractérisé par deux périodes d'activité, l'une reliée à la reproduction printanière et l'autre à l'émergence des ténéraux à l'automne, comprend *Agonum retractum* LeC., *Notiophilus aeneus* Herbst., *Platynus decentis* Say, *Pterostichus mutus* Say, *Pterostichus pensylvanicus* LeC., *Sphaeroderus lecontei* Dej. et peut-être *Agonum cupripenne* Say. Le deuxième groupe, caractérisé par une très longue période d'activité plus intense en été et par l'émergence des jeunes adultes à la fin de l'été, comprend quatre espèces de *Pterostichus*: *P. adoxus* Say, *P. coracinus* Newm., *P. rostratus* Newm. et *P. tristis* Dej. *Cymindis cribricollis* Dej. et *Synuchus impunctatus* Say appartiennent au troisième groupe caractérisé par l'absence d'activité printanière, une seule période d'activité plus intense en été et l'émergence des adultes au début de juillet. Chez les Staphylinidae (excl. Aleocharinae), on retrouve aussi trois groupes d'espèces dont l'activité maximale reliée à la période de reproduction est respectivement en mai-juin, juillet-septembre et à l'automne. Le premier groupe comprend *Anotylus tetracarlinatus* Bl., *Lathrobium simile* LeC., *Neohyphus beckeri* Smet., *Omalium foraminosum* Mäkl., *Stenus* prob. *erythropus* Melsh. et *Tachinus fumipennis* (Say). Le deuxième groupe inclut *Philonthus blandus* Grav. et *Quedius peregrinus* Grav. tandis que *Porrhodites inflatus* (Hatch) appartient au troisième groupe. La faune coléoptérologique épigée de cette forêt comporte une majorité d'espèces plus actives de mai à juillet, dont les dix espèces les plus abondantes, une faible proportion d'espèces plus actives de juillet à septembre et une très faible proportion d'espèces plus actives à l'automne. Parmi les dix espèces les plus abondantes, l'activité maximale est observée en mai et en juin chez *P. mutus*, *P. pensylvanicus*, *Sciaphilus asperatus* (Bonsd.) et *T. fumipennis*, en juin et en juillet chez *A. retractum*, *N. aeneus*, *P. decentis*, *P. rostratus* et *P. tristis*, enfin en juillet chez *Catops basilaris* Say. La succession saisonnière reliée à l'activité maximale des espèces permettrait de répondre aux exigences pour le développement larvaire de ces espèces tout en favorisant une diminution de la compétition interspécifique pour la nourriture des adultes.

Abstract

The 37 most abundant species of epigeic coleoptera in a deciduous forest of southern Québec belong to ten families where Carabidae and Staphylinidae dominate. The ground beetles were classified in three groups. A first group, composed of *Agonum retractum* LeC., *Notiophilus aeneus* Herbst., *Platynus decentis* Say, *Pterostichus mutus* Say, *Pterostichus pensylvanicus* LeC., *Sphaeroderus lecontei* Dej. and perhaps *Agonum cupripenne* Say, is characterized by two periods of activity, one related to a spring reproduction, the second related to teneral emergence in the fall. A second group of four species of *Pterostichus* (*P. adoxus* Say, *P. coracinus* Newm., *P. rostratus* Newm. and *P. tristis* Dej.) is distinctive in a long period of activity with maximum in summer and the emergence of young adults at the end of the summer. Two species (*Cymindis cribricollis* Dej. and *Synuchus impunctatus* Say) are included in the third group whose single period of activity is maximal in mid-summer and

with teneral emergence in July. The rove beetles (excl. Aleocharinae) are also subdivided in three groups according to the period of maximal activity of the adults: six species [*Anotylus tetracarlinatus* Bl., *Lathrobium simile* LeC., *Neohyphnus beckeri* Smet., *Omalium foraminosum* Mäki., *Stenus* prob. *erythropus* Melsh. and *Tachinus fumipennis* (Say)] in May-June, two species (*Philonthus blandus* Grav. and *Quedius peregrinus* Grav.) in July-September, and *Porrhodites inflatus* (Hatch) in fall. Epigeal coleoptera of this forest comprise a majority of species more active from May to July, including the ten major species, a lesser proportion of species more active from July to September and a very little proportion of species more active in fall. Among the ten major species, maximal locomotor activity is observed in May-June for *P. mutus*, *P. pensylvanicus*, *Sciaphilus asperatus* (Bonsd.) and *T. fumipennis*, in June-July for *A. retractum*, *N. aeneus*, *P. decentis*, *P. rostratus* and *P. tristis*, and in July for *Catops basilaris* Say. Seasonal succession relied on species maximal activity should meet the requirements for larval development of these species and to promote a diminution of interspecific competition for adult food.

Introduction

L'abondance relative des diverses espèces occupant un même habitat et l'abondance saisonnière de chacune d'elles représentent deux aspects de la dynamique d'une communauté. Chez les coléoptères épigés, l'activité maximale des diverses espèces coexistantes présente une succession saisonnière caractéristique de cette communauté. Ainsi, Dennison & Hodkinson (1984) ont pu mettre en évidence une succession saisonnière en se fondant sur l'activité maximale des 27 espèces les plus abondantes parmi les coléoptères épigés d'une forêt décidue, tout en observant des différences mineures entre deux sites et entre deux années successives. D'autres chercheurs ont aussi remarqué une succession saisonnière de l'activité des Carabidae et des Staphyliinoidea (voir Dennison & Hodkinson, 1984).

Notre étude a pour but de caractériser l'abondance saisonnière des adultes des principales espèces de coléoptères épigés d'une forêt décidue du Québec. Dans un premier temps, nous présentons l'activité saisonnière de chacune des 37 espèces les plus abondantes appartenant aux Carabidae, aux Staphylinidae (excl. Aleocharinae) et à huit autres familles. Puis, nous déterminons la succession saisonnière en nous basant sur l'activité maximale de ces espèces.

Matériel et méthodes

Nous avons fait notre échantillonnage en 1983, dans une érabière à bouleau jaune d'environ 60 ans située dans le rang X du Canton de Windsor (45°33' N., 71°54' O.). Cette forêt de l'Estrie a été partiellement exploitée par bandes l'année précédente. Les deux biotopes étudiés étaient (A) une partie boisée non exploitée et (B) une bande exploitée. Dans chacun des sites, les coléoptères furent capturés à l'aide de 49 pièges à fosse répartis uniformément sur une surface de 1 225 m² (5 m entre les pièges). Nous avons utilisé des pots de conserve en verre de 450 mL dont le

diamètre de l'ouverture était de 6,5 cm et qui contenaient 100 mL de formaldéhyde (4%). Chaque piège avait un toit de contreplaqué reposant sur des blocs de bois d'environ 2,5 cm de hauteur. Les pièges furent installés le 1 mai 1983 dans la bande et le 8 mai 1983 dans le boisé; ils ont été visités à tous les sept jours jusqu'au 30 octobre 1983. Les analyses préliminaires n'ayant pas démontré de différences notables entre les deux sites pour l'activité saisonnière des espèces, nous avons donc regroupé les données des deux milieux. En ce qui concerne l'émergence des nouveaux adultes de Carabidae, le terme «ténéral» désigne ceux dont la cuticule n'est pas complètement durcie ou n'a pas atteint sa couleur définitive.

Résultats et discussion

ACTIVITÉ DES CARABIDAE

Selon leur activité saisonnière, les 15 espèces carabiques les plus abondantes peuvent être classées en trois groupes. Le premier groupe est caractérisé par la présence de deux périodes d'activité. La première débute très tôt au printemps et se termine vers le milieu ou la fin de juillet; l'activité y est élevée et elle correspond probablement à la période de reproduction. La deuxième période débute généralement à la fin d'août et se poursuit au moins jusqu'à la mi-octobre; au cours de celle-ci, l'activité est faible et on observe l'émergence des jeunes adultes. L'hibernation aurait lieu au stade adulte. Ce type d'activité saisonnière se retrouve chez *Agonum retractum* LeC., *Notiophilus aeneus* Herbst., *Platynus decentis* Say, *Pterostichus mutus* Say, *Pterostichus pensylvanicus* LeC., *Sphaeroderus lecontei* Dej. et possiblement aussi chez *Agonum cupripenne* Say (fig. 1 et 2). L'activité maximale est observée entre le début de mai et la mi-juin chez *P. mutus* et *P. pensylvanicus* et plus tardivement chez *A. retractum*, *N. aeneus* et *P. decentis*, soit entre le début de juin et la mi-juillet.

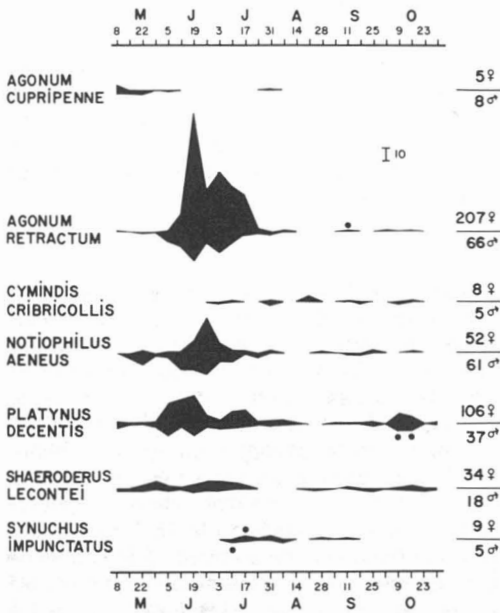


Figure 1. Répartition du nombre hebdomadaire des captures d'*Agonum cupripenne*, *A. retractorum*, *Cymindis cribricollis*, *Notiophilus aeneus*, *Platynus decentis*, *Sphaeroderus lecontei* et *Synuchus impunctatus* (Carabidae). (Note: la présence de ténéreaux est indiquée par un point noir).

Le deuxième groupe comprend quatre espèces: *Pterostichus adoxus* Say, *Pterostichus coracinus* Newm., *Pterostichus rostratus* Newm. et *Pterostichus tristis* Dej. (fig. 2). Ce groupe est caractérisé par la présence d'une seule période d'activité, qui commence vers le début de juin chez *P. adoxus* et vers le début de mai chez les trois autres espèces et qui se termine à la fin de septembre ou à la mi-octobre. L'activité est maximale au cours des mois d'été, soit juin, juillet ou août, probablement au cours de la période de reproduction. Chez *P. rostratus*, l'activité des adultes est encore assez importante à l'automne. On observe l'activité des ténéreaux des quatre espèces surtout au mois d'août; chez *P. rostratus*, l'émergence des nouveaux adultes se prolonge jusqu'à la mi-octobre. Il peut y avoir hibernation des larves et des adultes chez ces espèces.

Cymindis cribricollis Dej. et *Synuchus impunctatus* Say appartiennent au troisième groupe (fig. 1). Ces deux espèces ne sont pas actives au printemps; elles ont une seule période d'activité qui commence au début de juillet et qui se termine à la mi-septembre chez *S. impunctatus* et à la mi-octobre chez *C. cribricollis*. La période de reproduction est probablement en juillet et en août alors que l'on a obtenu la majorité des captures.

Vu la présence de ténéreaux au début de la période d'activité chez *S. impunctatus*, l'hibernation larvaire serait prédominante ou exclusive chez ces deux espèces. En raison du faible nombre d'espèces et d'individus capturés, ce groupe semble avoir une importance marginale par rapport aux deux autres groupes de Carabidae de cette forêt de l'Estrie.

D'après nos observations, l'activité de *Pterostichus adstrictus* Eschs. et celle de *Pterostichus honestus* Say ne peuvent être reliées à un des trois groupes précédents. En effet, les adultes de *P. adstrictus* montraient une seule période d'activité du début de mai à la mi-juillet (fig. 2); toutefois, Goulet (1974) a démontré que cette espèce appartient au premier groupe. Chez *P. honestus* (fig. 2), il y avait deux périodes d'activité d'égale importance, la première au début de l'été, la deuxième à l'automne, mais l'absence de captures d'adultes ténéreaux nous empêche d'établir laquelle correspond à la période de reproduction; l'hibernation a probablement lieu au stade adulte.

Au cours de la semaine se terminant le 19 juin, on observe une augmentation substantielle de l'activité chez *A. retractorum*, *P. mutus*, *P. rostratus* et *P. tristis* (fig. 1 et 2). Cette semaine est

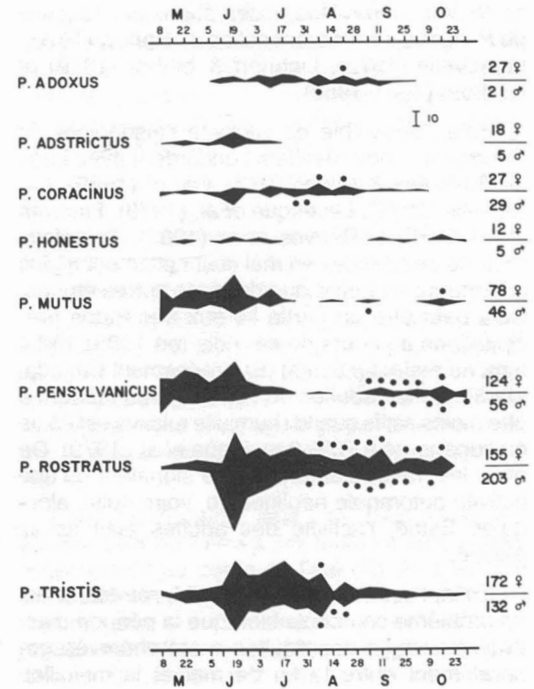


Figure 2. Répartition du nombre hebdomadaire des captures de *Pterostichus adoxus*, *P. adstrictus*, *P. coracinus*, *P. honestus*, *P. mutus*, *P. pennsylvanicus*, *P. rostratus* et *P. tristis* (Carabidae). (Voir note à la figure 1).

caractérisée par les températures moyennes minimale et maximale de l'air les plus élevées de toute la saison d'échantillonnage, soit respectivement 14,6°C et 29,1°C, et par de très faibles précipitations (5,6 mm de pluie) à la suite d'un printemps plus pluvieux que la normale des 20 années précédentes (Environnement Canada, 1983).

Reeves *et al.* (1983) ont échantillonné les Carabidae de cinq boisés du New Hampshire entre le 24 mai et le 31 août; ils ont déterminé la période d'activité maximale chez toutes les espèces précédentes sauf chez *A. cupripenne*, *P. adstrictus* et *P. mutus*. Nos résultats s'accordent généralement avec les leurs pour cette époque de l'année.

Les données sur l'activité saisonnière de *C. cribricollis*, *P. adoxus*, *P. adstrictus*, *P. coracinus*, *P. pensylvanicus*, *S. lecontei* et *S. impunctatus* dans les Laurentides ont déjà été comparées avec celles d'autres travaux par Levesque *et al.* (1979). Dans les Laurentides, nous avons observé deux périodes d'activité chez *P. adstrictus*; l'activité des autres espèces est semblable en Estrie et dans les Laurentides.

Nos résultats concordent avec ceux de Larochelle (1975) et Lindroth (1961-1969) en ce qui concerne l'hibernation des adultes d'*A. cupripenne* et de *N. aeneus*. Nos observations sur l'activité de *P. mutus* corroborent celles de Barlow (1970), Larochelle (1975), Liebherr & Mahar (1979) et Lindroth (1961-1969).

Pour l'ensemble de l'activité saisonnière de *P. decentis*, nos résultats concordent avec ceux de Bousquet & Pilon (1977), Carter (1980), Larochelle (1975), Levesque *et al.* (1979), Lindroth (1961-1969) et Reeves *et al.* (1983). Toutefois, l'activité des adultes en mai était nettement moins importante en Estrie que dans les autres études. Cela peut être en partie lié aux très fortes précipitations au cours de ce mois (en 1983: 182,4 mm; normale: 86,8 mm) (Environnement Canada, 1983), car les adultes de cette espèce tendent à être moins actifs quand l'humidité relative est égale ou supérieure à 70% (Levesque *et al.*, 1979). De plus, les travaux antérieurs ne signalent qu'une activité automnale négligeable, voire nulle, alors qu'en Estrie, l'activité des adultes était assez élevée.

Enfin, l'activité saisonnière d'*A. retractum* est un problème complexe bien que la période d'activité maximale des adultes a été observée généralement entre la fin de mai et la mi-juillet. Ayant constaté la présence d'une deuxième période d'activité à l'automne, nous sommes en accord avec Carter (1980), Larochelle (1975) et Lindroth (1961-1969) pour l'hibernation des

adultes. Selon Aitchison (1979), les adultes peuvent aussi être actifs au cours de l'hiver lorsque la température est inférieure à 2°C et supérieure à -3°C. Par ailleurs, Bousquet & Pilon (1977) et Freitag & Poulter (1970) considèrent que l'hibernation des larves domine chez cette espèce car ils n'ont pas observé la deuxième période d'activité.

ACTIVITÉ DES STAPHYLINIDAE

Nous avons capturé plus de 700 individus de Staphylinidae dont environ 20% d'Aleocharinae. Vu les problèmes taxonomiques, nous ne discuterons pas ici de l'activité des Aleocharinae. Parmi les autres Staphylinidae, neuf espèces étaient plus abondantes et n'avaient qu'une seule période d'activité continue ou quasi continue (fig. 3). Chez *Lathrobium simile* LeC., la présence d'une deuxième période d'activité est suggérée par la capture d'un individu le 16 octobre 1983 dans une prairie située à environ 2 km du site A de cette forêt; cette deuxième période a été observée dans les Laurentides (Levesque & Levesque, 1984).

Selon leur activité saisonnière, les Staphylinidae peuvent être classés en trois groupes. Le premier groupe est représenté par six espèces plus actives au printemps ou au début de l'été. La majorité des adultes de *Neohypnus beckeri* Smet. et de *Tachinus fumipennis* (Say) étaient actifs en mai et en juin (fig. 3). Chez cette dernière espèce, la période d'activité comportait deux points culminants, l'un à la mi-mai et l'autre à la mi-juin. L'activité maximale d'*Anotylus tetracarinatus* Bl., de *L. simile*, d'*Omalium foraminosum* Mäkl. et de *Stenus* prob. *erythropus* Melsh. a été observée en juin (fig. 3).

Le deuxième groupe comprend deux espèces plus actives de juillet à septembre, soit *Philonthus blandus* Grav. et *Quedius peregrinus* Grav. (fig. 3). Par contre, l'activité est automnale chez le troisième groupe car les adultes de *Porrhodites inflatus* (Hatch) ont été capturés uniquement à la fin d'octobre (fig. 3). Ces deux derniers groupes semblent moins bien représentés que le premier groupe, tant par le nombre d'espèces que par le nombre d'individus actifs.

Selon Kasule (1968), la période d'activité maximale chez les Staphylinidae correspond toujours à la période de reproduction. En Angleterre, les espèces dont le développement larvaire est exclusivement estival ont une première période d'activité débutant tôt au printemps et très importante en mai et en juin au cours de la période de reproduction; parfois, à l'automne, elles ont une deuxième période d'activité moins intense liée principalement à l'émergence des jeunes

adultes (Kasule, 1968). Par contre, chez les espèces où les larves sont présentes en hiver, le début de l'activité varie de juin à octobre (Kasule, 1968). Par conséquent, en Estrie, il serait possible que les six espèces du premier groupe possèdent un développement larvaire exclusivement estival et que les espèces des deuxième et troisième groupes se caractérisent par l'hibernation de larves.

L'activité saisonnière de *L. simile* et de *T. fumipennis* est généralement semblable en Estrie et dans les Laurentides (Levesque & Levesque, 1984). *Neohypnus beckeri* est une espèce capturée au Québec de la mi-avril à la mi-juin et au début de septembre (Smetana, 1982). D'après Campbell (1984), les adultes de *P. inflatus* sont actifs à l'automne et au début de l'hiver, soit généralement d'octobre à décembre. Au Québec et dans le nord-est des États-Unis, les adultes de *Q. peregrinus* sont recueillis surtout en été (Smetana, 1971, 1973). Nos résultats vont généralement dans le même sens que ceux de Campbell et de Smetana.

ACTIVITÉ DANS LES AUTRES FAMILLES

Treize espèces appartenant à huit autres familles étaient bien représentées dans cette forêt décidue de l'Estrie, particulièrement *Catops ba-*

ilaris Say, *Phyllobius oblongus* (L.) et *Sciaphilus asperatus* (Bonsd.).

Chez *Caenoscelis* sp. (Cryptophagidae), les adultes semblent être actifs toute l'année et particulièrement au printemps (fig. 4). Les adultes de *Laemophloeus biguttatus* (Say) (Cucujidae) ont une seule période d'activité estivale (fig. 4).

Chez les Curculionidae, la période d'activité d'*Otiorhynchus ovatus* (L.) est très longue, soit du début de mai à la mi-septembre (fig. 4). Par contre, la période d'activité des adultes de *P. oblongus* est très courte et très intense, soit du début de juin à la mi-juillet (fig. 4); elle correspond probablement à la période de reproduction puisque nous avons capturé le 10 juillet deux adultes accouplés. *Sciaphilus asperatus* n'a apparemment qu'une seule période d'activité présentant deux points culminants dont l'un au mois de mai, l'autre à la fin de juin (fig. 4); cette espèce hiberne probablement à l'état adulte. Selon Rose & Lindquist (1982), les adultes de *P. oblongus* apparaissent au printemps et disparaissent au milieu de l'été et la ponte aurait lieu dans le sol.

Parmi les Elateridae, l'unique période d'activité des adultes semble être plus courte chez *Agriotes collaris* (LeC.) que chez *Dalopius* sp. et *Neohypdonus tumescens* (LeC.) [= *Negastrius tumescens* (LeC.)]. En effet, les adultes de la première espèce sont actifs en mai et en juin tandis que ceux des deux autres espèces le sont de mai à août (fig. 4). Pour l'activité d'*A. collaris* et de *N. tumescens*, nos observations corroborent généralement celles des études précédentes (voir Levesque & Levesque, 1980).

La période d'activité des Leiodidae est relativement longue, soit de juin à octobre pour les adultes de *C. basilaris* et de mai à septembre pour ceux de *Nemadus horni* Hatch (fig. 4). Chez *C. basilaris*, l'activité est plus intense en juillet.

La période d'activité d'*Eपुरaea avara* (Rand.) (Nitidulidae) est observée de la fin de mai à la mi-juillet (fig. 4). La période d'activité des adultes de *Geotrupes balyi* Jekl. (Scarabaeidae) semble plus tardive que chez les espèces précédentes, soit principalement en août et en septembre (fig. 4).

Chez *Nicrophorus sayi* Lap. (Silphidae), les adultes semblent être actifs toute l'année et particulièrement au début de l'été (fig. 4). L'activité saisonnière de cette espèce a déjà fait l'objet d'études plus importantes dont celles d'Anderson (1982) et de Wilson *et al.* (1984). Dans l'ensemble, nos résultats concordent avec ceux de ces travaux qui ont démontré que les adultes de *N. sayi* hibernent et se reproduisent très tôt au printemps, les individus ténéraux étant actifs en juillet et en août.

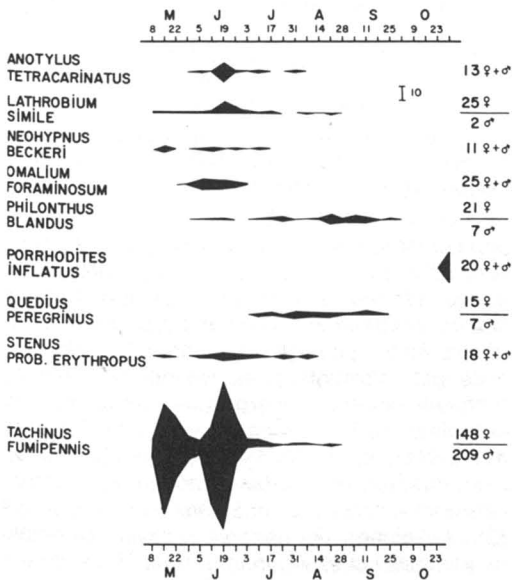


Figure 3. Répartition du nombre hebdomadaire des captures d'*Anotylus tetracarınatus*, *Lathrobium simile*, *Neohypnus beckeri*, *Omalium foraminosum*, *Philonthus blandus*, *Porrhodites inflatus*, *Quedius peregrinus*, *Stenus prob. erythropus* et *Tachinus fumipennis* (Staphylinidae).

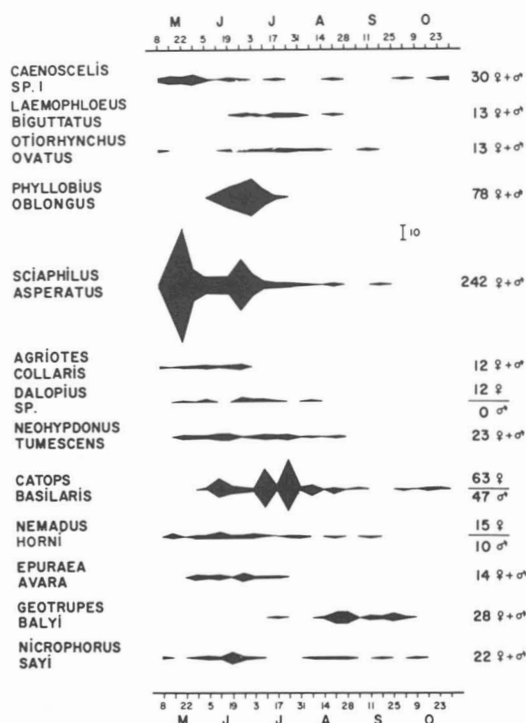


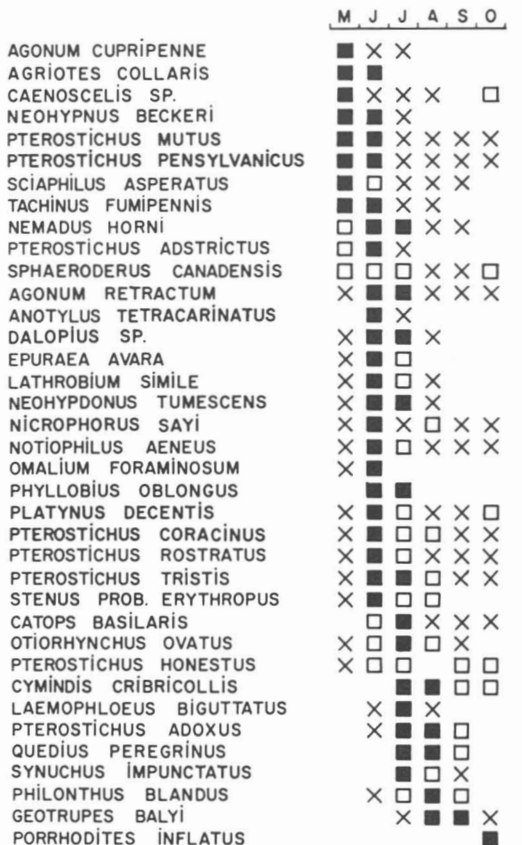
Figure 4. Répartition du nombre hebdomadaire des captures de *Caenoscelis* sp. (Cryptophagidae), *Laemophloeus biguttatus* (Cucujidae), *Otiorhynchus ovatus*, *Phyllobius oblongus* et *Sciaphilus asperatus* (Curculionidae), *Agriotes collaris*, *Dalopius* sp. et *Neohypdonus tumescens* (Elateridae), *Catops basilaris* et *Nemadus hornii* (Leiodidae), *Epuraea avara* (Nitidulidae), *Geotrupes balyi* (Scarabaeidae) et *Nicrophorus sayi* (Silphidae).

SUCCESSION SAISONNIÈRE

La succession saisonnière établie selon l'activité maximale de chacune des 37 espèces est présentée à la figure 5. L'activité d'une espèce est considérée comme maximale pendant les mois où les captures constituent 30% ou plus du total saisonnier. Chez *Pterostichus honestus* et *Sphaeroderus lecontei*, nous n'avons pas observé d'activité maximale au cours de la saison (fig. 5). Cependant, nous avons recueilli 28,5% des adultes de *Sciaphilus asperatus* en juin et 28% de ceux de *Pterostichus rostratus* en juillet.

Parmi ces 37 espèces, le nombre d'espèces actives est de 26 en mai, 32 en juin, 34 en juillet, 27 en août, 20 en septembre et seulement de 16 en octobre. L'activité maximale est atteinte par 8 espèces en mai, 22 en juin, 13 en juillet, 5 en août et seulement 1 en septembre et en octobre.

L'activité maximale est observée en mai chez *Agonum cupripenne* (Carabidae), *Caenoscelis*



■ au moins 30% des captures
□ 15 à 29% des captures
× moins de 15% des captures

Figure 5. Succession saisonnière des 37 espèces de coléoptères adultes épigés les plus abondantes dans une forêt décidue du sud du Québec.

sp. (Cryptophagidae) et *Sciaphilus asperatus* (Curculionidae), et en mai-juin chez *Pterostichus mutus* et *P. pensylvanicus* (Carabidae), *Agriotes collaris* (Elateridae), *Neohypdonus beckeri* et *Tachinus fumipennis* (Staphylinidae). En juin, l'activité est maximale chez *Notiophilus aeneus*, *Platynus decentis*, *Pterostichus adstrictus*, *P. coracinus* et *P. rostratus* (Carabidae), *Epuraea avara* (Nitidulidae), *Nicrophorus sayi* (Silphidae), *Anotylus tetracaratus*, *Lathrobium simile*, *Omalius foraminosum* et *Stenus prob. erythropus* (Staphylinidae). On observe l'activité maximale en juin-juillet chez *Agonum retractum* et *Pterostichus tristis* (Carabidae), *Phyllobius oblongus* (Curculionidae), *Dalopius* sp. et *Neohypdonus tumescens* (Elateridae), et plutôt en juillet chez *Synuchus impunctatus* (Carabidae), *Laemophloeus biguttatus* (Cucujidae), *Otiorhynchus ovatus* (Curculionidae)

et *Catops basilaris* (Leiodidae). Puis, l'activité maximale est observée en juillet-août chez *Cymindis cribricollis* et *Pterostichus adoxus* (Carabidae) et *Quedius peregrinus* (Staphylinidae), en août chez *Philonthus blandus* (Staphylinidae), en août-septembre chez *Geotrupes balyi* (Scarabaeidae), enfin en octobre chez *Porrhodites inflatus* (Staphylinidae).

Ainsi, entre le début de mai et la fin de juillet, nous avons capturé la presque totalité des Cucujidae, Curculionidae, Elateridae et Nitidulidae, et la majorité des Carabidae, Cryptophagidae, Leiodidae, Silphidae et Staphylinidae. L'activité maximale des Scarabaeidae a lieu plutôt à la fin de l'été et au début de l'automne.

Donc, la faune coléoptérologique épigée de cette forêt décidue de l'Estrie est caractérisée par une forte proportion d'espèces plus actives entre le début de mai et la fin de juillet, particulièrement en juin, par une faible proportion d'espèces plus actives entre le début de juillet et la fin de septembre, et par une très faible proportion d'espèces plus actives à l'automne comme *Porrhodites inflatus*.

En Angleterre, Dennison & Hodkinson (1984) ont aussi noté la présence de trois groupes dans la succession saisonnière de coléoptères épigés d'une forêt décidue: un premier groupe de Carabidae de forte taille actifs au cours des mois très chauds d'été, un deuxième groupe d'espèces actives en même temps que celles du premier groupe mais ayant une longue période d'activité se poursuivant jusqu'à l'automne, le troisième groupe incluant des petites espèces dont plusieurs Staphylinidae ayant de longues périodes d'activité se prolongeant jusqu'au cours de l'hiver.

Selon Anderson (1982), Dennison & Hodkinson (1984) et Wilson *et al.* (1984), la succession saisonnière reliée à l'activité maximale des principales espèces d'une forêt serait l'une des adaptations apparues au cours de l'évolution de ces espèces ayant pour effet de diminuer la compétition interspécifique pour la nourriture. Par ailleurs, l'avantage principal de la période de reproduction au printemps ou au début de l'été, particulièrement en juin, serait de permettre à la progéniture de bénéficier des conditions estivales plus favorables à la croissance. D'autre part, les espèces actives plus tard dans l'été ou à l'automne auraient évolué de telle sorte que les exigences pour le développement de la progéniture soient partiellement ou totalement différentes de celles des espèces se reproduisant au printemps ou au début de l'été; la compétition interspécifique pour la nourriture serait alors diminuée tant chez les larves que chez les adultes. En d'autres termes, la succession saisonnière des coléoptères résulterait

d'un compromis entre les exigences pour le développement larvaire et la compétition interspécifique pour la nourriture des adultes.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude au Dr J. Juillet (Université de Sherbrooke) pour ses encouragements constants, pour avoir mis à notre disposition les ressources de son laboratoire et pour ses commentaires sur ce manuscrit. M. Pierre Huard a eu l'amabilité de nous permettre d'échantillonner sur les lots des Produits Forestiers Domtar. Nous remercions aussi M. L.-M. Thériault pour la préparation des figures. Cette recherche a été subventionnée par le Fonds F.C.A.C. du Québec.

Références

- AITCHISON, C. W., 1979. Winter-active subnivean invertebrates in southern Canada. II. Coleoptera. — *Pedobiologia*, 19: 121-128.
- ANDERSON, R. S., 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. — *Can. J. Zool.*, 60: 1314-1325.
- BARLOW, C. A., 1970. Phenology and distribution of some *Pterostichus* (Coleoptera: Carabidae) of eastern Canada. — *J. N.Y. ent. Soc.*, 78: 215-236.
- BOUSQUET, Y. & J.-G. PILON, 1977. Activité saisonnière de quelques coléoptères Carabidae du Québec. — *Annls Soc. ent. Qué.*, 22: 40-58.
- CAMPBELL, J. M., 1984. A review of the North American species of the omaline genera *Porrhodites* Kraatz and *Orochares* Kraatz (Coleoptera: Staphylinidae). — *Can. Ent.*, 116: 1227-1249.
- CARTER, A., 1980. *Agonum retractum* (Coleoptera: Carabidae) in an aspen woodland in the Canadian Rockies: population biology and chemical cycling. — *Pedobiologia*, 20: 101-117.
- DENNISON, D. F. & I. D. HODKINSON, 1984. Structure of the predatory beetle community in a woodland soil ecosystem. III. Seasonal activity patterns as revealed by pitfall trapping. — *Pedobiologia*, 26: 45-56.
- ENVIRONNEMENT CANADA, 1983. Sommaires météorologiques mensuels. Aéroport de Sherbrooke.
- FREITAG, R. & F. POULTER, 1970. The effects of the insecticides sumthion and phosphamidon on populations of five species of carabid beetles and two species of lycosid spiders in north-western Ontario. — *Can. Ent.*, 102: 1307-1311.
- GOULET, H., 1974. Biology and relationships of *Pterostichus adstrictus* Eschscholtz and *Pterostichus pennsylvanicus* LeConte (Coleoptera: Carabidae). — *Quaest. Ent.*, 10: 3-33.
- KASULE, F. K., 1968. Field studies on the life-histories of some British Staphylinidae (Coleoptera). — *Trans. Soc. Br. Ent.*, 18: 49-80.
- LAROCHELLE, A., 1975. Les Carabidae du Québec et du Labrador. — *Dépt. Biol. Coll. Bourget (Rigaud, Québec)*, Bull. 1, 255 p.

- LEVESQUE, C. & G.-Y. LEVESQUE, 1980. Activité des taupins (Coleoptera: Elateridae) de biotopes forestiers décidus des Laurentides (Québec). — *Naturaliste can.*, 107: 95-99.
- LEVESQUE, C. & G.-Y. LEVESQUE, 1984. Abondance relative et activité saisonnière de Leiodidae et Staphylinidae (Coleoptera, Staphylinoidea) de biotopes forestiers décidus des Laurentides (Québec). — *Naturaliste can.*, 111: 229-233.
- LEVESQUE, C., J.-G. PILON, J. DUBÉ & G.-Y. LEVESQUE, 1979. Phénologie et activité locomotrice de coléoptères Carabidae des Laurentides (Québec). — *Naturaliste can.*, 106: 355-368.
- LIEBHERR, J. & J. MAHAR, 1979. The carabid fauna of the upland oak forest in Michigan: survey and analysis. — *Coleopt. Bull.*, 33: 183-197.
- LINDROTH, C. H., 1961-1969. The ground-beetles (Carabidae, excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. — *Opusc. Ent. (Lund)*, suppl. no. 20 (1961), 24 (1963), 29 (1966), 33 (1968), 34 et 35 (1969), 1192 p.
- REEVES, R. M., G. A. DUNN & D. T. JENNINGS, 1983. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) associated with the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). — *Can. Ent.*, 115: 453-472.
- ROSE, A. H. & O. H. LINDQUIST, 1982. Insectes des feuillus de l'est du Canada. — *Environnement Canada*, 304 p.
- SMETANA, A., 1971. Revision of the tribe Quediini of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). — *Mem. ent. Soc. Canada*, no. 79, 303 p.
- SMETANA, A., 1973. Revision of the tribe Quediini of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). Supplementum 2. — *Can. Ent.*, 105: 1421-1434.
- SMETANA, A., 1982. Revision of the subfamily Xantholininae of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae). — *Mem. ent. Soc. Canada*, no. 120, 389 p.
- WILSON, D. S., W. G. KNOLLENBERG & J. FUDGE, 1984. Species packing and temperature dependent competition among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). — *Ecol. Ent.*, 9: 205-216.

DÉPLACEMENTS DU PIGEON BISET (*COLUMBA LIVIA*) DANS LE VIEUX-PORT DE MONTRÉAL

H. LÉVESQUE¹ et R. McNEIL

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

Résumé

La dispersion du pigeon biset (*Columba livia*) dans la zone du Vieux-Port du port de Montréal a été étudiée au moyen du repérage de 262 pigeons marqués à l'aide d'étiquettes patagiales. L'âge et le poids des pigeons capturés varient selon les saisons: durant l'hiver, il n'y a pratiquement que des adultes (c'est-à-dire âgés de plus de 6 mois) et ils sont plus lourds que ceux capturés en été; en été, la population compte, selon les sites, de 30 à 50% de jeunes. La répartition des oiseaux marqués montre que la majorité des individus ne se déplacent qu'à l'intérieur d'un rayon de faible amplitude, quelle que soit la saison. Plus de 90% des mentions de pigeons marqués ont été recueillies à moins de 500 mètres du site de capture, et très peu de mélanges surviennent entre les groupes capturés en des sites différents mais peu distants.

Abstract

A study of the dispersion of 262 rock doves (*Columba livia*) wearing patagial tags was conducted in the old section of the Montréal harbour from May 1981 to March 1982. Ages and weights of pigeons vary depending on seasons: in winter, almost all individuals are adult birds (i.e. older than 6 months) and are heavier than those captured in summer; in summer, the proportion of immatures varies from 30 to 50%, depending on sites. The distribution of tagged individuals shows that most pigeons are limited in their movements inside a relatively small area, whatever the season. More than 90% of the sightings of marked individuals were obtained within 500 metres from the capture site, and very little mixing occurs between groups of pigeons captured at different but near-by sites.

Introduction

Le pigeon biset (*Columba livia*), oiseau sédentaire ou non migrateur (Long, 1981), effectue quotidiennement en milieux urbain ou agricole des déplacements entre son nichoir ou son dortoir et ses aires d'alimentation (Goodwin, 1977). Les pigeons de Londres se déplacent sur des distances de quelques kilomètres pour s'alimenter à la campagne (Goodwin, 1954), alors que ceux de Florence s'alimentent en bordure de la ville (Chelazzi & Pineschi, 1974a). Lâchés à une faible distance (12,5 km), les pigeons regagnent leur gîte avec facilité, tandis qu'à une plus grande distance (77,7 km) ils ne reviennent pas. Chelazzi & Pineschi (1974b) prétendent qu'un tel comportement est dû à la faible motivation et à la

piètre condition physique des oiseaux (contrairement aux pigeons de race bien entraînés) plutôt qu'à une faible capacité d'orientation.

Quelles que soient ses capacités, le pigeon biset en milieu urbain limiterait souvent ses déplacements à un rayon de 800 mètres ou d'un peu plus autour de son gîte (Gompertz, 1957; Goodwin, 1960); à partir de leurs observations au port de Manchester, Murton *et al.* (1972a) affirment que le pigeon est très sédentaire.

De mai 1981 à mars 1982, nous avons réalisé une étude du pigeon biset dans la section Vieux-Port du port de Montréal dans le but de juger de la pertinence d'en limiter les effectifs (Lévesque, 1983). Un premier document (Lévesque & McNeil, 1985) traite de son abondance et de ses activités en fonction de la répartition des abris et des sites d'alimentation; le présent porte sur l'ampleur de son domaine vital et de ses déplacements par rapport à des sites de capture.

¹ Adresse actuelle: Service canadien de la faune, 1725 Promenade Woodward, Ottawa (Ontario) K1A 0E7.

Aire d'étude

Le port de Montréal occupe une grande partie de la rive ouest du fleuve Saint-Laurent au sud-est de l'île de Montréal. Deux secteurs servent en prédominance pour le transport des céréales. Le plus ancien (le «Vieux-Port»), qui constitue l'aire de notre étude, situé à l'est de la rue de la Commune, s'étend de l'autoroute Bonaventure au sud jusqu'à la rue Berri vers le nord (fig. 1); le plus récent est situé à quelque 4 km plus au nord.

En 1981-1982, le secteur du Vieux-Port de Montréal comportait deux silos (numéros 1 et 5, voir fig. 1) servant à l'entreposage du grain, différentes structures de chargement (galeries, tours marines, etc.), une dizaine de hangars de transit, deux terrains vagues, ainsi qu'un réseau de chemins de fer et de routes. Les quartiers situés plus au nord (entre les rues Berri et McGill; fig. 1) comprennent le secteur du «Vieux-Montréal» et comportent plusieurs édifices vétustes. La partie sud du Vieux-Port (fig. 1) est dominée par la voie surélevée de l'autoroute Bonaventure et comprend des minoteries, malteries et distilleries. Les édifices vétustes du Vieux-Montréal, les silos, hangars et

galeries, etc. du Vieux-Port, ainsi que les piliers de l'autoroute Bonaventure, à proximité de sources d'alimentation presque intarissables (céréales répandues au sol près des silos, minoteries, etc.), constituent des nichoirs, dortoirs et perchoirs attractifs pour les pigeons. Pour une description plus détaillée du Vieux-Port de Montréal et de son utilisation par le pigeon biset, voir Lévesque & McNeil (1985).

Méthodes

Entre le 2 juillet 1981 et le 1 mars 1982, 262 pigeons ont été capturés et marqués. La capture s'est effectuée aux sites 18 et 7 du Vieux-Port (fig. 1 et 2) en été et sous l'autoroute Bonaventure (fig. 3) en hiver. En été, les pigeons ont été relâchés à leur site de capture (7 ou 18 selon le cas). En hiver, ils ont été relâchés soit au site même de capture sous l'autoroute (fig. 3), soit au parc Norman Bethune au centre-ville à quelque 2000 mètres à l'ouest du site de capture (fig. 4), ou soit au site 7 du Vieux-Port, 1650 mètres au nord-est du site de capture (fig. 4).

Capturés à l'aide de filets japonais en été et d'une cage appâtée (25 kg de céréales réguliè-

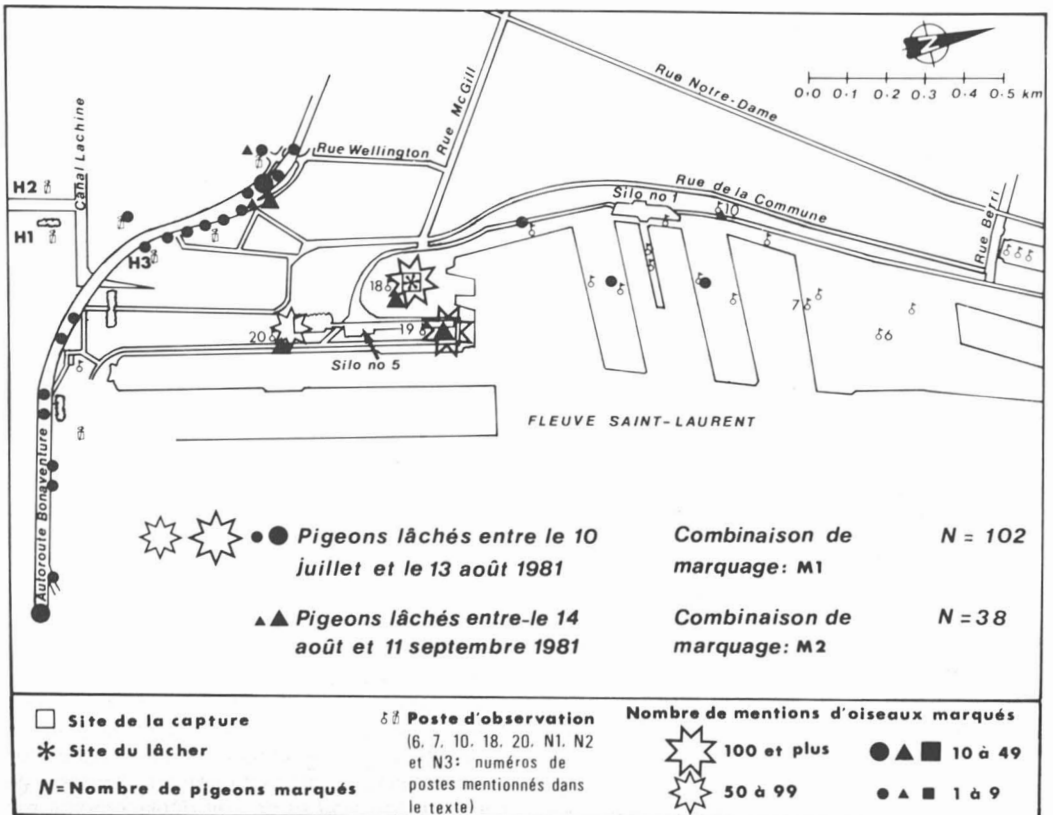


Figure 1. Dispersion de pigeons capturés et lâchés au site n° 18 du Vieux-Port de Montréal.

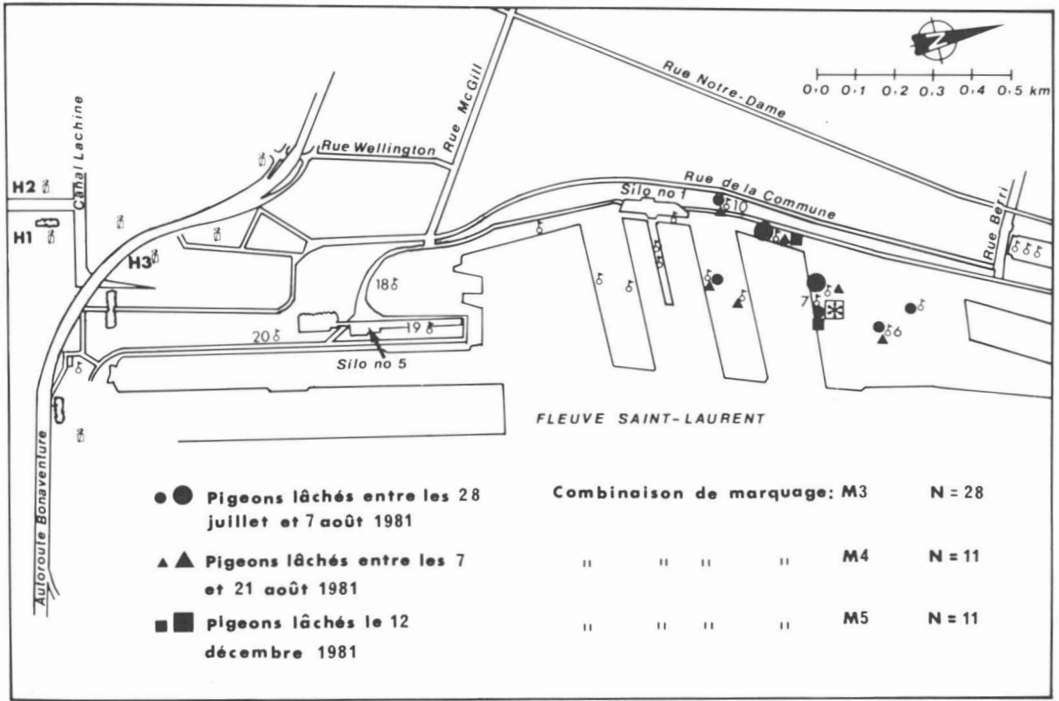


Figure 2. Dispersion de pigeons capturés et lâchés au site n° 7 du Vieux-Port de Montréal (pour explications de la figure, voir figure 1).

rement renouvelées) en hiver, les pigeons ont été pesés (balance à ressort: ± 10 g), classés jeunes (moins de 6 mois) ou adultes par la présence ou l'absence de plumes à extrémité brunâtre (Murton *et al.*, 1972a) et ornés d'étiquettes patagiales.

Ces étiquettes déjà utilisées par Murton *et al.* (1972b) sont faites de plastique de couleur et portent un symbole (forme géométrique) facilement distinguable à distance. La combinaison du symbole et de la couleur de l'étiquette (M1, M2, etc.) varie selon le lieu et le moment de la capture et le site du lâcher. Chaque paire d'étiquettes porte un numéro qui permet de reconnaître individuellement le pigeon s'il est recapturé ou trouvé mort. La durabilité des étiquettes a été satisfaisante; de fait, des pigeons marqués en juillet 1981 ont été vus jusqu'en mars 1982, soit 8 mois plus tard. Cependant, sauf exceptions, les étiquettes ne devraient pas durer plus de 6 mois (Jean Gauthier, comm. pers.); sur l'ensemble des quelque 1146 mentions de pigeons marqués, on compte 55 cas d'étiquettes endommagées ou manquantes sur l'une des ailes:

Le repérage de pigeons marqués a été fait à l'aide de jumelles entre le 10 juillet 1981 (date de la première capture) et le 19 mars 1982, lors de 80 parcours d'un trajet comptant quelque 21

sites (1 à 21, fig. 1) d'observation (toits, corniches, parcs, terrains à découvert, etc.) dans le Vieux-Port et 94 parcours d'un trajet permettant l'observation de 86 piliers de l'autoroute Bonaventure (c'est-à-dire tout le secteur de l'autoroute illustré à la figure 1, jusque vis-à-vis de la rue Wellington) et des édifices, parcs et terrains vagues environnants. À cela s'ajoutent des visites moins systématiques du reste de la région portuaire et de l'intérieur du silo 5. La plupart des observations ont été réalisées à moins de 100 m, mais des individus ont été distingués à des distances allant jusqu'à 300 m. On a tenu compte aussi des rapports fournis par des observateurs occasionnels ainsi que des étiquettes détachées trouvées au sol. Pour de plus amples détails, voir Lévesque & McNeil (1985).

Résultats

ÂGE ET POIDS

Les pigeons capturés en hiver (du 12 décembre 1981 au 1 mars 1982; voir tableau I) sont presque exclusivement des adultes tandis qu'en été (du 10 juillet au 11 septembre), on retrouve significativement plus de jeunes ($\chi^2 = 44,1749$; $df = 1$, $P < 0,001$), soit grossièrement de 30 à 50%.

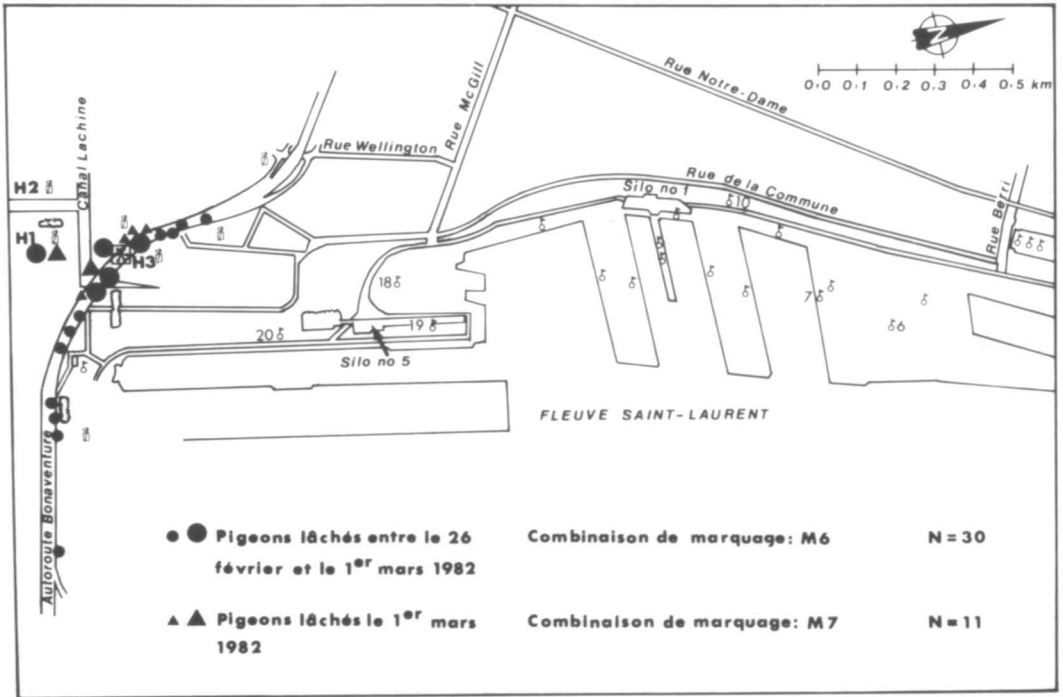


Figure 3. Dispersion de pigeons capturés et lâchés sous l'autoroute Bonaventure (pour explications de la figure, voir fig. 1).

La composition en âge des différents groupes de pigeons capturés en hiver sous l'autoroute Bonaventure et au site 7 du Vieux-Port est semblable ($\chi^2 = 1,098$; dl = 4, $P > 0,05$), mais la proportion de jeunes et d'adultes capturés en été varie selon que l'on considère le site 18 ou le site 7 ($\chi^2 = 4,3272$; dl = 1, $P < 0,05$).

Le poids moyen des adultes est plus élevé en hiver qu'en été (t de Student = 6,4765; dl = 168,47, $P < 0,001$).

DISPERSION DES PIGEONS MARQUÉS

Quelque 1146 mentions de pigeons marqués ont été obtenues; au total, 1125 observations sont utilisables, les autres ayant été rejetées par défaut de détails pertinents (v.g. nature du symbole). Les figures 1 à 4 illustrent leur dispersion en relation avec les sites de capture et du lâcher.

Pigeons capturés et lâchés aux sites de capture

Les oiseaux capturés et lâchés au site 18 entre le 10 juillet et le 13 août (M1) et entre le 14 août et le 11 septembre 1981 (M2) ont été revus en grand nombre à proximité du site de capture, soit aux sites 18, 19 et 20 (480 des 558 mentions de M1 et 73 des 88 mentions de M2; fig. 1). D'autres observations de pigeons marqués au site 18 ont

été faites dans le secteur de l'autoroute Bonaventure, à des distances variant d'environ 325 à 1100 mètres du lieu de capture et de lâcher (fig. 1); cependant, les pigeons portant des étiquettes M1, marqués plus tôt et en plus grand nombre, ont été revus sur un territoire plus vaste que ceux dotés des étiquettes M2. Seulement cinq mentions de pigeons portant des étiquettes M1 ont été obtenues dans la zone industrielle entourant le Vieux-Port et dans le Vieux-Montréal (distances variant de quelque 325 à 875 mètres du lieu de marquage). Finalement, un individu, capturé et marqué au site 18, a été vu près de 6 km plus au sud.

Une cinquantaine de pigeons ont été capturés et lâchés au site 7 du Vieux-Port entre le 28 juillet et le 7 août 1981 (M3), entre les 7 et 21 août 1981 (M4) et le 12 décembre 1981 (M5). Lors des trajets d'observation, les pigeons marqués à ce site qui ont été revus (120 mentions au total) l'ont tous été à quelque 300 mètres ou moins du lieu de capture (fig. 2), contrairement à ceux capturés au site 18 dont certains ont été revus à de plus grandes distances. Un pigeon portant des étiquettes M4 a été vu cependant au silo 3, à 4 km au nord du lieu de capture et de lâcher.

Une quarantaine de pigeons ont été capturés et lâchés sous l'autoroute Bonaventure à proximité

TABLEAU I

Variations du poids (g) et du nombre (pourcentage) d'adultes et de jeunes chez les pigeons capturés

<i>Périodes ou dates</i>	<i>Sites de capture</i>	<i>Nombre de pigeons marqués</i>	<i>Nombre et pourcentage d'adultes</i>	<i>Nombre et pourcentage de jeunes</i>	<i>Poids moyen des adultes ± é.-t.*</i>	<i>Poids moyen des jeunes ± é.-t.</i>
81-07-10 au 81-08-13	18	102	49 (48%)	53 (52%)	317,9 ± 51,1	269,2 ± 47,0
81-08-14 au 81-09-11	18	38	18 (47%)	20 (53%)	317,8 ± 46,5	283,3 ± 38,0
81-07-28 au 81-08-07	7	28	18 (64%)	10 (36%)	326,1 ± 41,0	276,0 ± 30,3
81-08-07 au 81-08-21	7	11	8 (73%)	3 (27%)	330,0 ± 23,9	253,3 ± 40,4
81-12-12	7	11	11 (100%)	0 (0%)	365,4 ± 30,4	—
82-02-26 au 82-03-01	AB**	30	28 (93%)	2 (7%)	372,5 ± 42,0	330,0 ± 42,4
82-03-01	AB	11	10 (91%)	1 (9%)	370,0 ± 36,8	350,0
82-02-26 au 82-03-01	AB	17	16 (94%)	1 (6%)	343,1 ± 34,4	340,0
82-03-01	AB	14	13 (93)	1 (7%)	354,6 ± 29,6	340,0
81-07-10 au 81-09-11	Total été	179	93 (52%)	86 (48%)	350,5 ± 46,2	272,7 ± 47,3
81-12-12 au 82-03-01	Total hiver	83	78 (94%)	5 (6%)	360,1 ± 36,6	338,0 ± 22,8

* é.-t. = écart-type

** AB = autoroute Bonaventure

du site H3 (fig. 3) du 26 février au 1 mars 1982 (M6) et le 1 mars 1982 (M7). Les pigeons marqués à ce site qui ont été revus ont tous été observés sur les piliers de l'autoroute Bonaventure et dans le secteur du site H1 près du silo d'une usine agro-alimentaire (132 des 151 mentions de M6 et l'ensemble des 55 mentions de M7; fig. 3). Aucun pigeon portant des étiquettes M6 ou M7 n'a été revu dans le Vieux-Port.

Pigeons lâchés ailleurs qu'au site de capture

Des pigeons capturés sous l'autoroute Bonaventure à proximité du site H3 (fig. 4) ont été relâchés entre le 26 février et le 1 mars 1982 au parc Norman Bethune (M8), puis le 1 mars 1982 au site 7 du Vieux-Port (M9). La majeure partie des mentions de ces pigeons marqués (45 des 54 mentions de pigeons M8 et 52 des 72 mentions

de pigeons M9; fig. 4) ont été recueillies près de leur lieu d'origine sous l'autoroute Bonaventure et près du silo mentionné plus haut (sites H1 et H2). Le nombre d'individus «déplacés» qui ont été vus (7 sur 54 au parc Norman Bethune et 7 sur 72 au site 7) ou qui se sont établis (v.g. 70 jours après la date du lâcher au parc Norman Bethune) à proximité des sites de lâcher est peu élevé, même si d'autres pigeons, attirés par du pain distribué par des badauds au parc Norman Bethune et du grain répandu au sol au site 7, fréquentent régulièrement ces lieux.

Répartition des pigeons marqués par rapport au site de capture

Les conditions de repérage des pigeons marqués étant à peu près les mêmes à tous les postes d'observation le long des trajets du Vieux-

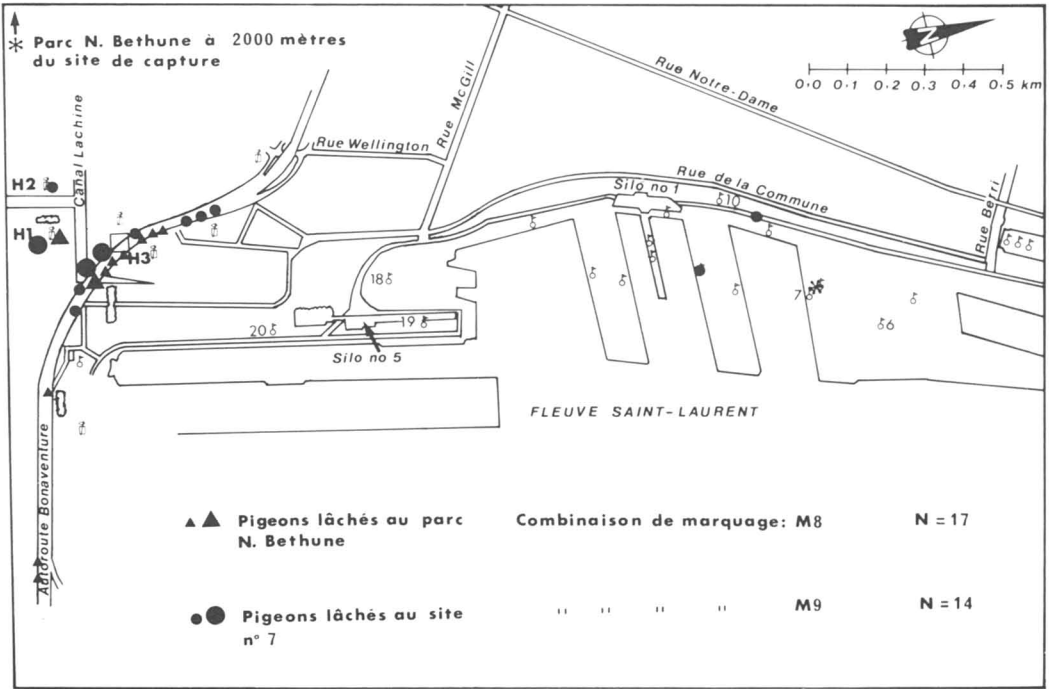


Figure 4. Dispersion de pigeons capturés en hiver sous l'autoroute Bonaventure et lâchés (A) au parc Norman Bethune, (B) au site n° 7 du Vieux-Port de Montréal (pour explications de la figure, voir fig. 1).

Port et de l'autoroute Bonaventure, au-delà de 90% des pigeons marqués revus lors de ces trajets l'ont été à moins de 500 mètres des sites de capture (tableau II).

Discussion

Nos résultats quant à la composition en âge des pigeons du Vieux-Port de Montréal concordent

avec ceux de Murton *et al.* (1972a). Nous ne disposons pas de données en hiver au site 18 alors que les données de l'autoroute ont été recueillies uniquement en hiver. Il faut donc être prudent dans l'interprétation de ces données, mais elles concordent avec le fait que moins de jeunes naissent en septembre et octobre et que les jeunes du printemps et de l'été devraient alors être âgés de 6 mois et plus.

TABLEAU II

Proportion des mentions recueillies à moins de 500 mètres et à plus de 500 mètres du site de capture lors des trajets d'observation du Vieux-Port et de l'autoroute Bonaventure (le nombre réel est mentionné entre parenthèses)

Marqueur	Mentions à moins de 500 mètres	Mentions à plus de 500 mètres	Nombre total
M1	93,9% (524)	6,1% (34)	558
M2	98,9% (87)	1,1% (1)	88
M3	100,0% (89)	0,0% (0)	89
M4	100,0% (24)	0,0% (0)	24
M5	100,0% (7)	0,0% (0)	7
M6	98,7% (149)	1,3% (2)	151
M7	100,0% (55)	0,0% (0)	55
M8	92,6% (50)	7,4% (4)	54
M9	90,3% (65)	9,7% (7)	72
Total	95,6% (1050)	4,4% (48)	1098

Les variations dans la composition en âge de groupe en groupe (v.g. plus de jeunes au site 18 qu'au site 7 en été), aussi observées par Murton *et al.* (1972a), de même que la dispersion des individus marqués par rapport aux sites de capture et de lâcher, s'expliquent vraisemblablement par les différentes utilisations des lieux par les pigeons.

Les principales aires de nidification sont à l'autoroute Bonaventure et aux environs du silo 5 et du site 18. Les piliers de l'autoroute servent de dortoir et de site de nidification; durant le jour, les pigeons qui s'y trouvent occupent un nid ou sont simplement perchés. En plus de servir à la nidification, les endroits à proximité du site 18 constituent une aire de rassemblement et d'alimentation importante à cause des grains répandus au sol. De vastes terrains à découvert permettent aux pigeons de s'y ébattre en toute tranquillité n'étant que rarement dérangés par les activités du port. Les autres aires où du grain est répandu en abondance au sol sont près des sites 6, 7, et 10 dans le Vieux-Port, et près d'une usine agro-alimentaire (sites H1 et H2) à proximité de l'autoroute Bonaventure; c'est à proximité des endroits où il y a de la nourriture en abondance, associée à la présence de bâtiments dont les corniches (perchoirs) surplombent les amas de céréales, que les pigeons se rassemblent. Pour de plus amples détails sur les caractéristiques physiques des lieux fréquentés par les pigeons dans le Vieux-Port et le secteur de l'autoroute Bonaventure, voir Lévesque & McNeil (1985).

Qu'ils aient été capturés et relâchés à l'autoroute Bonaventure ou dans le Vieux-Port (sites 18 et 7), au-delà de 90% des individus revus lors des trajets d'observation l'ont été à moins de 500 mètres des sites de capture. Cela vaut aussi pour les pigeons «déplacés», c'est-à-dire lâchés ailleurs qu'au site de capture et montre que dans l'ensemble les pigeons se déplacent peu et restent confinés à un secteur donné. Ces données concordent avec les observations de Murton *et al.* (1972a) au port de Manchester où 85% des oiseaux marqués revus ont été retrouvés à moins de 100 mètres des lieux de capture. Elles concordent également avec celles de Gomperts (1957) qui affirme que les pigeons de Londres ne se rencontrent que très rarement à plus d'un demi-mille (800 mètres) de leur nid ou de leur dortoir. Quelques individus ont cependant été revus à des distances de 0,5 à 4 et même 6 km; cela met en relief la possibilité de déplacements plus grands (voir Murton *et al.*, 1972a) qui demeurent marginaux.

Les pigeons semblent se déplacer moins en hiver qu'en été; cela est indiqué par le fait que les individus marqués à l'autoroute en hiver n'ont été revus qu'à l'autoroute, alors qu'en été des

pigeons de l'autoroute, capturés et relâchés au site 18, ont été revus par la suite à l'autoroute. Les pigeons du secteur de l'autoroute Bonaventure s'alimentent en hiver de grains répandus au sol à proximité du silo d'une usine agro-alimentaire (site H1; fig. 3) et trouvent sur les piliers de l'autoroute un abri pour la nuit et même un site pour nicher (les signes de nidification n'y étaient pas rares en février 1982). Les exigences de leurs besoins alimentaires semblent en hiver pouvoir être satisfaites dans les environs même de l'autoroute, ce qui expliquerait leurs déplacements restreints par rapport au point de capture. Le fait que les adultes ont un poids plus élevé en hiver qu'en été suggère un emmagasinement de réserves énergétiques (grasses) en prévision des rigueurs (froid, rareté de nourriture, etc.; Lofts *et al.*, 1966) de l'hiver.

L'activité humaine souvent intense qui se déroule dans le Vieux-Port empêche les pigeons d'avoir accès aux amas de grains répandus au sol; les oiseaux ne peuvent s'alimenter que lorsque l'activité ralentit (Lévesque & McNeil, 1985; voir aussi Murton *et al.*, 1972b). En été, plusieurs pigeons, vraisemblablement non reproducteurs (dont des jeunes de moins de 6 mois), certains ayant leur gîte ou dortoir à l'autoroute Bonaventure, ont tendance à se tenir au repos sur des terrains à découvert du Vieux-Port (ce phénomène est rare en hiver; voir Lévesque & McNeil, 1985) ou perchés sur les corniches à proximité d'aires où il y a surabondance de céréales au sol, en particulier dans le secteur du site 18 et du silo 5, en attente d'une «accalmie» pour s'alimenter (voir Lévesque & McNeil, 1985).

En été (v.g. du 10 juillet au 13 août), une fois passé le plus fort des activités reliées à la nidification, on constate que les observations de certains pigeons marqués au site 18 (fig. 1) se répartissent sur un plus vaste territoire que ceux marqués au site 7 (fig. 2); autrement dit, ont été marqués au site 18 des pigeons qui ont leur gîte notamment à l'autoroute Bonaventure. Contrairement au secteur du site 18 où les pigeons nichent en proportion relativement faible mais y viennent d'autres secteurs pour s'y percher, s'y reposer et s'y alimenter, les environs du site 7 constituent un secteur où les ressources alimentaires et le nombre de gîtes (nids et dortoirs) s'équilibrent; on y trouve plusieurs hangars désaffectés ou peu utilisés qui constituent des sites de nidification où les pigeons peuvent jouir d'une tranquillité qu'ils ne peuvent retrouver dans la région du silo 5 où l'activité portuaire est plus intense (Lévesque & McNeil, 1985). D'ailleurs, les pigeons capturés au site 7 présentaient, à des périodes équivalentes en été (tableau I), une plus grande proportion d'adultes que ceux capturés au site 18. Les pi-

geons des environs des sites 7 et 18 ne se mêlent pas: seul un individu marqué M2 capturé au site 18 a été vu à un endroit (site 10, voir fig. 1 et 2) où l'on observe normalement des oiseaux capturés au site 7.

Remerciements

Nous remercions tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation du présent travail, en particulier Louise Desrochers, Elise Mayrand, Johanne Winner, François Lévesque et Hélène Rocheleau pour l'aide fournie lors de la cueillette des données, Jean Gauthier du Service canadien de la faune pour ses informations et conseils au sujet du marquage patagial, Jean Burton, Normand David, Alain Leduc, Claire Léger et Pierre Mousseau du Centre de recherches écologiques de Montréal pour leur aide lors de la conception de l'étude, de l'analyse des données, et lors de la révision de la version finale du manuscrit.

Notre étude n'aurait pas été possible sans la collaboration de G. Heppel, V. Gendron, C. L. Germain et N. Rasmussen de l'administration du port de Montréal qui ont facilité le travail sur le terrain. Elle a été poursuivie grâce à une bourse du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada dont a bénéficié le premier auteur et financée partiellement par le Musée national des sciences naturelles, Musées nationaux du Canada, dans le cadre des programmes d'emploi d'été des jeunes d'Emploi et Immigration Canada.

Références

- CHELAZZI, G. & F. PINESCHI, 1974a. Recoveries after displacement in pigeons belonging to an urban population. — *Monitore zool. ital. (N.S.)*, 8: 151-157.
- CHELAZZI, G. & F. PINESCHI, 1974b. Evidence for a sun compass in city pigeons (*Columba livia*). — *Monitore zool. ital. (N.S.)*, 8: 215-220.
- GOMPERTZ, T., 1957. Some observation on the feral pigeon in London. — *Bird Study*, 4: 2-13.
- GOODWIN, D., 1954. Notes on feral pigeons. — *Avicult. Mag.*, 60: 190-213.
- GOODWIN, D., 1960. Comparative ecology of pigeons in inner London. — *Br. Birds*, 53: 201-212.
- GOODWIN, D., 1977. Pigeons and doves of the world. — Cornell Univ. Press, Ithaca, 446 p.
- LÉVESQUE, H., 1983. Abondance, distribution, activités et déplacements du pigeon biset (*Columba livia*) au port de Montréal. — Mémoire de maîtrise (M. Sc.), Univ. Montréal, 115 p.
- LÉVESQUE, H. & R. McNEIL, 1985. Abondance et activités du pigeon biset, *Columba livia*, dans le port de Montréal, Québec. — *Can. Field Nat.*, 99: 343-355.
- LOFTS, B., R. K. MURTON & N. J. WESTWOOD, 1966. Gonadal cycles and the evolution of breeding seasons in British Columbidae. — *J. Zool. Lond.*, 150: 249-272.
- LONG, J. L., 1981. Introduced birds of the world. — A. H. & A. W. Reed, Sydney et Wellington, 528 p.
- MURTON, R. K., R. J. P. THEARLE & J. THOMPSON, 1972a. Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. I. Population, breeding biology and methods of control. — *J. appl. Ecol.*, 9: 835-874.
- MURTON, R. K., C. F. B. COOMBS & R. J. P. THEARLE, 1972b. Ecological studies of the feral pigeon *Columba livia* var. II. Flock behaviour and social organization. — *J. appl. Ecol.*, 9: 875-889.

AVALAISON DES TACONS (*SALMO SALAR* L.) DANS UNE PETITE RIVIÈRE DE TERRE-NEUVE

E. M. P. CHADWICK et C. E. LÉGER

Direction de la recherche sur les pêches
Pêches et Océans Canada, Région du Golfe
C.P. 5030, Moncton (Nouveau-Brunswick) E1C 9B6

Résumé

Au moyen des données provenant de l'opération pendant 13 années consécutives d'une barrière de dénombrement, nous avons effectué une analyse de la migration printanière des tacons de saumon de l'Atlantique jusqu'à l'estuaire d'une petite rivière de Terre-Neuve. Il a été possible de déceler certaines tendances. Le nombre annuel de tacons migrateurs semble lié au nombre de tacons d'âge 3+ présents dans le cours d'eau au printemps, ainsi qu'à l'intensité de la fraie 3 ½ ans plus tôt. Il y aurait un lien entre la migration des tacons et celle des saumoneaux. La répartition des tailles des tacons migrateurs a varié pour les deux années d'observation (1982-83).

Abstract

Data from thirteen consecutive years operation of a counting fence were used to analyse the annual spring movement of Atlantic salmon parr into the estuary of a small Newfoundland river. Several observations were made: the annual number of migrant parr was related to the estimated number of three year old parr in the stream prior to migration as well as to spawning intensity 3.5 years earlier. There appeared to be a link between parr migration and that of smolts. The size distribution of migrant parr varied over the two years that it was examined (1982-1983).

Introduction

La migration des juvéniles semble être caractéristique des salmonidés. Par exemple, les juvéniles de la truite brune (*Salmo trutta*) et de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) seraient peut-être la principale source de recrutement de ces espèces pour les portions inférieures des cours d'eau (Mills, 1969). Sur la côte ouest de l'Amérique du Nord, l'avalaison de juvéniles de *Oncorhynchus kisutch* est bien connue (Chapman, 1962; Mason, 1974, 1975; Hartman *et al.*, 1982; Tschaplinski, 1982).

La migration vers l'aval des tacons du saumon de l'Atlantique semble avoir été généralement considérée comme étant un phénomène automnal (Meister, 1962; Buck & Youngson, 1982) lié à la reproduction (Saunders, 1976). Toutefois, en Écosse, Mills (1969) a noté une émigration plus ou moins continue de tacons et d'alevins lorsque leur densité devient trop élevée. Il a observé que ces mouvements sont surtout importants au printemps et en automne. Huntsman (1945) a constaté une migration de tacons vers l'aval et jusqu'à l'estuaire de la rivière Margaree pendant l'été,

observant que ces mouvements étaient plus importants lors des crues. Il note également la montée et le peuplement par ces tacons migrateurs de certains tributaires de l'estuaire dépourvus de populations « indigènes » de tacons. Toutefois, Ruggles (1980) affirme que les mouvements de tacons sont sans conséquence pour le cycle vital des populations concernées de *Salmo salar* et représentent plutôt un surplus que l'habitat dulcicole est incapable de supporter. Les causes et donc la signification des mouvements de ces jeunes poissons sont donc demeurées plutôt spéculatives.

Depuis 1971, une barrière de dénombrement a été installée annuellement sur la rivière Western Arm Brook à Terre-Neuve dans le cadre d'une étude à long terme du saumon de l'Atlantique dans ce cours d'eau. Un mouvement annuel de tacons vers l'estuaire concomitant à celui des saumoneaux a été noté. Les buts principaux de cet article sont de décrire l'ampleur et la période de ces mouvements et de démontrer qu'ils sont liés à la densité du stock plutôt qu'à des facteurs du milieu, tel le débit de la rivière.

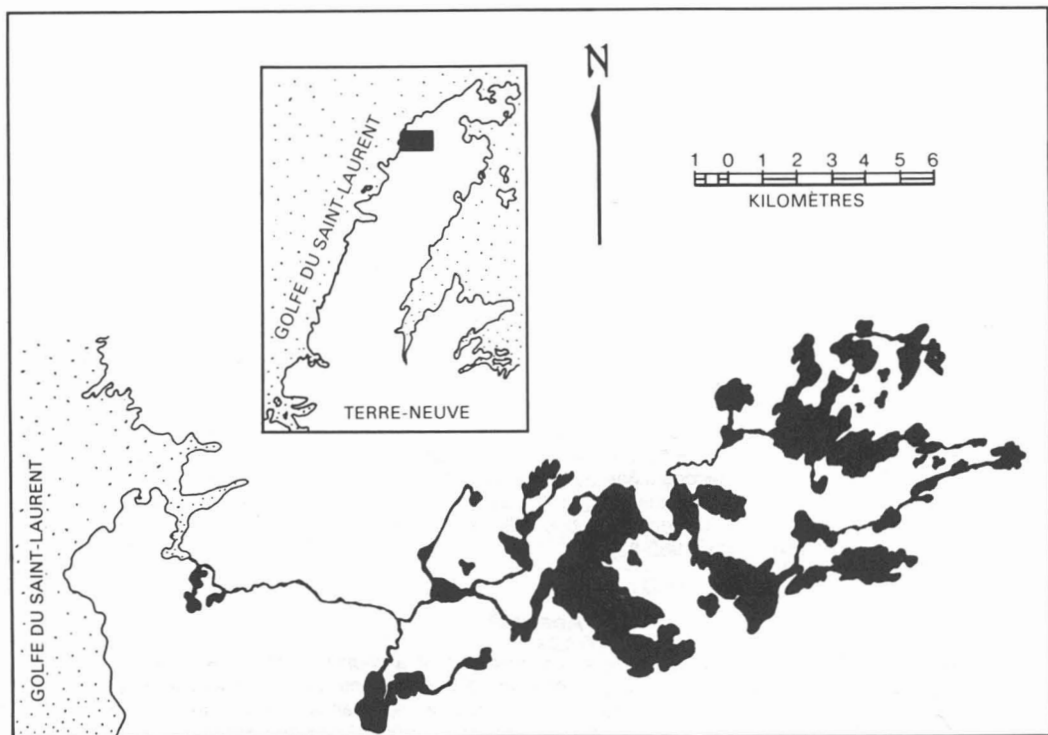


Figure 1. Localisation de Western Arm Brook.

Méthodes

Chadwick (1982a) a fourni une description détaillée de Western Arm Brook et de son bassin versant. Ce ruisseau débouche dans la baie Sainte-Barbe, sur la côte nord-ouest de l'île de Terre-Neuve, $51^{\circ}11'21''N.$, $56^{\circ}45'48''O.$ (fig. 1). Le ruisseau a une longueur axiale de 27 km, une élévation de 108 m, et draine un bassin de 150 km², avec 83 lacs dont la surface totale est de 2 560 hectares.

Chaque année, de 1971 à 1983, une barrière portative (Anderson & MacDonald, 1978) a été érigée près de l'embouchure de la rivière. Elle était généralement en place de la dernière semaine de mai jusqu'à la mi-juillet, ce qui correspond à la période d'avalaison des saumoneaux. En 1982, la barrière est demeurée en place jusqu'à la fin de septembre et en 1983 jusqu'à la fin d'octobre. Une trappe pour les saumons adultes était en place de la mi-juin jusqu'à la fin de septembre afin d'évaluer la montaison.

Tous les poissons retenus dans la trappe à saumoneaux ont été identifiés et dénombrés. Le critère pour séparer les tacons des saumoneaux était la couleur, les saumoneaux étant toujours argentés et les tacons ne l'étant jamais. Si la

barrière était efficace pour la capture des saumoneaux, les plus petits des tacons pouvaient passer entre les barreaux et n'ont pas nécessairement été tous capturés. Nous considérons donc que les totaux annuels de tacons dénombrés sont plutôt relatifs qu'absolus. En 1982 et 1983, en plus d'être dénombrés, tous les tacons capturés ont été mesurés (longueur à la fourche). En 1983, on a prélevé des écailles sur un échantillon aléatoire de 15% des tacons afin de déterminer leur âge. Ceux-ci ont aussi été pesés vivants.

Tout au long de l'étude (1971-1983), des échantillons de saumoneaux ont été choisis au hasard afin d'étudier les caractéristiques biologiques (âge, taille, sexe, poids, etc.). La quantité d'œufs pondus sur les frayères chaque automne a été évaluée d'après les adultes dénombrés en montaison et des données de fécondité (Chadwick, 1981; 1982a, b).

Au moyen d'analyses de régression, nous avons cherché à établir des liens entre les nombres totaux annuels de tacons dénombrés en avalaison printanière (1971-1983) et quatre facteurs, soit l'amplitude de la crue printanière (Huntsman, 1945) et trois indices de densité de la population de saumons juvéniles dans la rivière (Mills, 1969).

Comme indice de la crue printanière, nous avons utilisé le débit quotidien moyen d'une rivière voisine, la Sainte-Geneviève (Anon., 1971-1983), pendant la période d'avalaison, soit de la mi-mai jusqu'à la fin de juin.

Les trois indices de la densité du stock sont: les totaux annuels de saumoneaux dénombrés; le nombre estimé d'œufs déposés trois ans et demi plus tôt (année $i-4$); le nombre estimé de tacons d'âge 3+ dans la population avant la période d'avalaison, calculé d'après le nombre de saumoneaux de la même classe d'âge ayant émigré par la suite et un taux de survie annuel de 0,54 (Chadwick, 1982a) pour les tacons pré-migrateurs.

Pour les années 1980-1983, la progression de la migration des tacons a été comparée à celle des saumoneaux en cumulant les totaux quotidiens respectifs et en effectuant un test Kolmogorov-Smirnov de conformité (Sokal & Rohlf, 1981) sur les courbes respectives des pourcentages cumulés.

Des histogrammes de taille (longueur à la fourche) des tacons et des saumoneaux échantillonnés en 1982 et 1983 furent établis. La répartition des tailles des tacons des deux années fut comparée au moyen d'une analyse de variance.

Pour 1983, les données de taille et de poids furent réparties selon l'âge et la taille moyenne des tacons fut comparée à celle des saumoneaux de même âge au moyen d'une analyse de variance.

Résultats et discussion

Les résultats des analyses de régression sont présentés au tableau I. Seule la relation entre le nombre de tacons migrants et le nombre estimé de tacons d'âge 3+ dans leur population d'origine est statistiquement significative ($r = 0,724$, $P < 0,02$). Notons toutefois que la relation entre le nombre de tacons migrants et le nombre estimé d'œufs pondus trois ans et demi plus tôt ($r = 0,703$) est tout juste en dessous du seuil de signification à 5% de probabilité (soit $r = 0,707$). La relation entre le nombre de tacons migrants et le nombre de saumoneaux dénombrés la même année ($r = 0,526$) est assez près du seuil de signification à 5% de probabilité ($r = 0,556$). Or, si nous éliminons les données pour 1983, cette relation devient significative ($r = 0,722$, $P < 0,01$). Cette élimination est justifiée par les données présentées à la figure 2; le rapport entre les nombres de tacons et les nombres de saumoneaux demeure assez régulier sauf pour l'année

TABLEAU I

Nombre de tacons migrants dans Western Arm Brook, 1971-83, et corrélations avec certains facteurs biologiques et environnementaux

Année de migration des tacons (année i)	No. tacons ayant migré (année i)	Variables indépendantes			
		No. saumoneaux ayant migré (année i)	Débit moyen* (m^3/s)	No. estimé d'œufs ($\times 1000$) (année $i-4$)	No. estimé de tacons d'âge 3+ (année i)
1971	434	5 734	19,78	—	20 366
1972	431	11 906	24,78	—	23 347
1973	250	8 484	17,41	—	16 371
1974	267	12 055	18,19	—	15 170
1975	122	9 636	15,78	—	12 396
1976	148	6 259	13,16	428	11 807
1977	358	9 640	23,67	787	20 991
1978	899	13 071	18,43	667	18 752
1979	237	9 400	9,84	827	23 730
1980	1 292	15 675	16,84	870	30 992
1981	474	13 307	12,47	737	23 061
1982	854	12 467	17,72	572	—
1983	1 599	10 520	11,61	3 024	—
r		0,526	-0,138	0,703	0,724
dl		11	11	6	9
P		0,07	0,10	0,06	<0,02

* Rivière Sainte-Geneviève dans la période d'avalaison (cf. Méthodes)

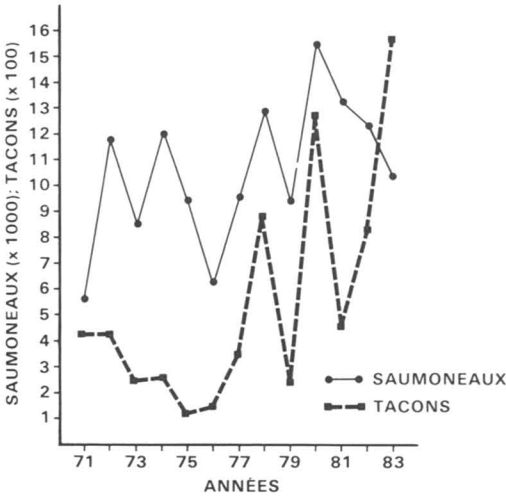


Figure 2. Nombre des tacons migrateurs et de saumoneaux à Western Arm Brook, 1971-83.

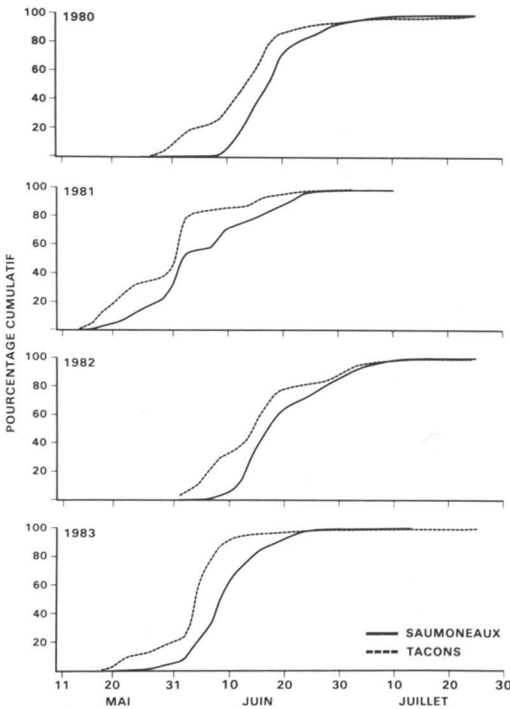


Figure 3. Totaux quotidiens cumulés de migrateurs dénombrés (saumoneaux et tacons) à Western Arm Brook, 1980-83.

1983. Il n'y a aucune corrélation entre le nombre de tacons et le débit de la rivière Sainte-Genève.

Pour les quatre années (1980-1983) où les comparaisons de données quotidiennes ont été effectuées, le début, la progression et la fin de

la migration des tacons ont toujours précédé ceux des saumoneaux (fig. 3). Pour chacune des quatre paires de courbes, les résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov n'indiquent aucune conformité entre les courbes ($P < 0,001$).

Des histogrammes de fréquence de taille des migrateurs (saumoneaux et tacons) en 1982 et 1983 sont présentés à la figure 4. L'allure de la distribution des tailles des tacons est nettement différente ($F = 2,58; P < 0,001$) de 1982 (longueur moyenne de 110 mm; écart-type de 23,7; $n = 234$) à 1983 (longueur moyenne de 97 mm; écart-type de 14,8; $n = 1413$).

Sur le tableau II, les statistiques de longueur (LF) et de poids des saumoneaux et des tacons échantillonnés en 1983 sont ventilées selon l'âge. Pour les âges 3 et 4, la taille des tacons était inférieure à celle des saumoneaux ($P < 0,001$), ce qui indique que le taux de croissance des tacons migrateurs fut inférieur à celui des saumoneaux.

Nos résultats indiquent que le nombre annuel de tacons migrateurs est lié à la densité, surtout au nombre de tacons d'âge 3+ dans le cours d'eau. Cette conclusion est appuyée par le taux de croissance inférieur des tacons comparativement au taux moyen des saumoneaux. Aussi, pendant quatre années consécutives, la migration des tacons s'est déroulée avec une avance de quelques jours par rapport à celle des saumoneaux.

En moyenne, les tacons ont constitué environ 5% du total des migrateurs (tacons et saumoneaux) atteignant l'estuaire (en 1983, 13% des migrateurs étaient des tacons). Certains ont été capturés lors de leur remontée en rivière, dans la trappe pour adultes; en 1983, 59 tacons furent

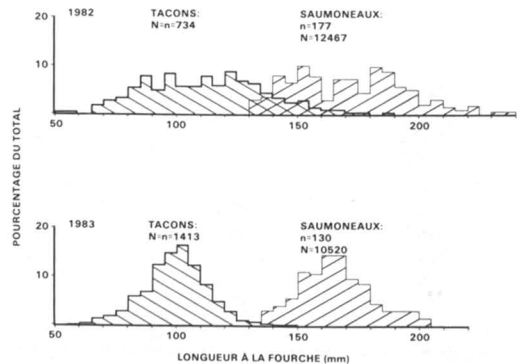


Figure 4. Fréquence de taille (longueur à la fourche) des migrateurs (saumoneaux et tacons) à Western Arm Brook, 1982-83. Les tacons dénombrés après la fin juillet ne sont pas inclus dans ce total. N = nombre de migrants; n = échantillon.

TABLEAU II

Ventilation, selon l'âge, des statistiques de longueur à la fourche et de poids pour les saumoneaux et les tacons échantillonnés en 1983

	Âge	Longueur (cm)			Poids (g)		
		N	Moy.	S*	N	Moy.	S
Saumoneaux	2	—	—	—	—	—	—
	3	44	16,2	1,23	44	37,1	8,08
	4	70	16,7	1,40	70	41,9	10,41
	5	15	17,0	1,92	15	45,0	14,69
	Total	129	16,6	1,42	129	40,7	10,56
Tacons	2	25	8,4	1,17	25	7,1	3,23
	3	160	10,4	1,00	160	12,0	3,02
	4	16	12,5	1,22	16	19,5	5,53
	5	—	—	—	—	—	—
	Total	201	11,7	1,45	201	12,0	4,27

*S = écart-type

capturés dans cette trappe de la fin juin jusqu'à la mi-octobre, dont 30 durant la seule journée du 30 août. Puisque cette barrière n'est pas conçue pour la capture de ces jeunes poissons, il est fort possible que ces chiffres sous-estiment considérablement la remontée des tacons.

Remerciements

Nous remercions Pat et Don Caines et Milton Shears pour leur assistance sur le terrain. Milton Shears a travaillé sur une étude des tacons dans l'estuaire en 1983. Nous sommes reconnaissants à Martin Ahrens et à deux arbitres anonymes qui ont fait une critique de notre manuscrit.

Références

- ANDERSON, T. C. & B. P. McDONALD, 1978. A portable weir for counting migrating fish in rivers. — Fish. mar. Serv. Tech. Rep., no. 733, 13 p.
- ANON., 1971-1983. Données sur les eaux de surface; Provinces de l'Atlantique. — Division des Relevés hydrologiques du Canada, Environnement Canada, Ottawa.
- BUCK, R. J. G. & A. F. YOUNGSON, 1982. The downstream migration of precociously mature Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in autumn; its relation to the spawning migration of mature adult fish. — J. Fish Biol., 20: 279-288.
- CHADWICK, E. M. P., 1981. Biological characteristics of Atlantic salmon smolts in Western Arm Brook, Newfoundland. — Can. Tech. Rep. Fish. aquat. Sci., no. 1024, 45 p.
- CHADWICK, E. M. P., 1982a. Dynamics of an Atlantic salmon (*Salmo salar*) stock in a small Newfoundland river. — Ph.D. thesis, Memorial Univ. Nfld., 267 p.
- CHADWICK, E. M. P., 1982b. Stock-recruitment relationship for Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland rivers. — J. can. Sci. hal. aquat., 39: 1496-1501.
- CHAPMAN, D. W., 1962. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration. — J. Fish. Res. Bd Can., 19: 1047-1080.
- HARTMAN, G. F., B. C. ANDERSON & J. C. SCRIVENNER, 1982. Seaward movement of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry in Carnation Creek, an unstable coastal stream in British Columbia. — J. can. Sci. hal. aquat., 39: 588-597.
- HUNTSMAN, A. G., 1945. Migration of salmon parr. — J. Fish. Res. Bd Can., 6: 399-402.
- MASON, J. C., 1974. Movements of fish populations in Lynn Creek Vancouver Island: A summary from weir operations during 1971 and 1972 including comments on species life histories. — Fish. mar. Serv. Tech. Rep., no. 483, 35 p.
- MASON, J. C., 1975. Seaward movement of juvenile fishes, including lunar periodicity in the movement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry. — J. off. Rech. Pêches Can., 32: 2542-2447.
- MEISTER, A. J., 1962. Atlantic salmon production in Cove Brook, Maine. — Trans. Am. Fish. Soc., 91: 208-212.
- MILLS, D. H., 1969. The survival of juvenile Atlantic salmon and brown trout in some Scottish streams. — Pages 217-228 in T. C. Northcote (ed.). Symposium on salmon and trout in streams. Inst. Fish. UBC, Vancouver, 388 p.

- RUGGLES, C. P., 1980. A review of the downstream migration of Atlantic salmon. — *Can. Tech. Rep. Fish. aquat. Sci.*, no. 952, 39 p.
- SAUNDERS, J. W., 1976. Fate of Atlantic salmon parr and smolts after descending from a small stream, tributary to the Northwest Miramichi River. — *ICES. C. M.* 1976/M: 13.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. *Biometry*, 2nd ed. — W. H. Freeman, San Francisco, 859 p.
- TSCHAPLINSKI, P. J., 1982. Aspects of the population biology of estuary-reared and stream-reared juvenile coho salmon in Carnation Creek: a summary of current research. — *Proc. Carnation Ck. Wksp: 10 yr. Rev.* (G. Hartman, ed.) *Pac. Biol. Stn.*, Nanaimo, B.C., 404 p.

PRESENT STATUS OF WHITE WHALES *DELPHINAPTERUS LEUCAS* IN THE ST. LAWRENCE ESTUARY

D. SERGEANT

Canada Department of Fisheries and Oceans
Arctic Biological Station, 555 Blvd St-Pierre
Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec) H9X 3R4

Résumé

Une population sédentaire de bélugas (*Delphinapterus leucas* Pallas) résidant dans l'estuaire du Saint-Laurent a vu dans le passé ses effectifs considérablement réduits par la chasse, avant d'être complètement protégée en 1979. Cette population fréquente, du printemps à l'automne, une zone d'une longueur de 100 km dans l'Estuaire, entre les régions des îles de Kamouraska et La Malbaie ($\approx 47^{\circ}30'$ N., 70° O.) en amont, et Saint-Simon et Les Escoumins ($\approx 48^{\circ}15'$ N., 69° O.) en aval; en hiver, la limite maritime de la distribution se déplace de 150 km vers l'est. La population a été évaluée en juillet 1982 à 505 individus (360-715, selon l'intervalle de confiance de 95%), en août 1984 à 431 (187-773) et en septembre 1985 à 495 ± 245 , selon trois méthodes différentes. Les jeunes naissent surtout en juillet. Les femelles et les jeunes veaux fréquentent principalement la partie sud-centrale de l'Estuaire, où la couche de mélange atteint une température supérieure à 9°C en juillet. Les mâles adultes habitent le nord-est, où les températures estivales de surface peuvent baisser jusqu'à 3°C durant les marées de vive-eau. On y note peu de veaux. Le taux annuel brut de reproduction est estimé à 0,083-0,09 et le pourcentage des juvéniles de couleur grise à 0,27. En comparaison, les moyennes respectives pour des animaux arctiques sont d'environ 0,145 et 0,38. Ainsi, on constate que le taux de reproduction dans l'estuaire du Saint-Laurent est d'environ un tiers plus bas que celui de l'Arctique. En comparant les taux de reproduction déterminés d'après des dissections de bélugas des deux régions, on observe la même diminution. Puisque les dissections ont été faites dans le Saint-Laurent durant les années 1936-1939, la différence des taux de reproduction doit exister depuis au moins cette période. La distribution des décès, telle qu'établie à partir de la longueur des animaux échoués, a été comparée avec la distribution des longueurs des animaux échantillonnées en 1938-1939. Cette comparaison indique aussi que les taux de mortalité sont plus élevés chez les mâles que chez les femelles, et plus élevés chez les animaux les plus âgés. De plus, les plus vieux animaux échoués sont de même âge que ceux des populations arctiques. Ainsi, le taux actuel de mortalité ne semblerait pas être anormal d'après l'âge ou la mortalité totale. On doit examiner le phénomène des faibles taux de reproduction en analysant l'état reproductif des femelles échouées et par comparaison avec les données obtenues pour les animaux arctiques.

Abstract

A resident population of white whales (*Delphinapterus leucas* Pallas) inhabiting the estuary of the St. Lawrence was greatly reduced in numbers by hunting, before being fully protected in 1979. Between spring and autumn, the great majority of animals inhabit 100 linear km of the Estuary between the regions of the Kamouraska Islands and La Malbaie ($\approx 47^{\circ}30'$ N, 70° W) upstream and Saint-Simon and Les Escoumins ($\approx 48^{\circ}15'$ N, 69° W) downstream. In winter, the seaward boundary of the distribution is displaced eastward about 150 km. The population was assessed in July 1982 at 505 (360-715), in August 1984 at 431 (187-773), and in September 1985 at 495 ± 245 by 3 different methods. Calves are born mainly in July. Females with young calves inhabit principally the south-central part of the Estuary where temperatures of the mixed water layer in July lie above 9°C , and adult males the north-east marginal sector where summer surface temperatures at spring tides can be as low as 3°C ; here calves are almost absent. Gross annual reproductive rate was estimated from direct observations at 0.083-0.09 and the percentage of grey immatures (including calves) at 0.27; comparable mean figures for Arctic animals are about 0.145 and 0.38, thus reproductive rate in the St. Lawrence is about one third lower. When a comparison is made from dissected animals in the St. Lawrence and the Arctic, the same degree of lowering of both rates is found, and since the dissections in the St. Lawrence were made in 1938-39,

the lower reproductive rate must date at least from this time. The distribution of deaths, as determined from length of stranded animals, was compared with the length distribution of the population sampled in 1938-39. This comparison suggests that mortality rates are somewhat higher for males than for females, and for older than for younger animals. Also, the oldest stranded animals show ages as high as those found in Arctic populations. Thus, the mortality rate at the present times does not seem to be abnormal, either in its age distribution, or in total. It would be desirable to test further the finding of a low reproductive rate, by examination of the reproductive state of stranded females, and comparison with published data for Arctic animals.

Introduction

White whales (*Delphinapterus leucas*) in the St. Lawrence Estuary form a relict, postglacial population living at 47°30'-48°30' N Lat. (Fig. 1). The next reproducing animals to the northward are found in Ungava Bay at 59°N. This disjunct distribution is explained by the existence of very cold water in summer at the Saguenay - St. Lawrence confluence, which makes the area unsuitable for more warmly-adapted Cetacea. This water has its origin mainly in the Gulf of St. Lawrence as a result of winter cooling and downward mixing (Dickie & Trites, 1983), and is brought to the surface by intense mixing in the Estuary where the deep Laurentian Channel ends. Here summer surface temperatures can be as low as 3°C. In intervening, less mixed, waters along the Labrador coast and North Shore, summer air temperatures warm the surface water enough to bring in a seasonal cetacean fauna with boreal species. Thus, along the North Shore, going downstream from Tadoussac at the mouth of the Saguenay, it is typical to meet at first *D. leucas*, and then the common porpoise *Phocoena phocoena* where surface temperatures exceed 6°C (Sergeant & Hoek, 1973); the dividing line is generally near Les Escoumins in July or August.

White whales have been at their maximal abundance at this point, the junction of the Saguenay and St. Lawrence, since at least the time of arrival of Jacques Cartier (Reeves & Mitchell, 1984). In the interim their numbers have much declined and their range has shrunk due to three centuries of catching by man (Fig. 2, from Laurin, 1982a; Reeves & Mitchell, 1984), until protection was finally achieved in 1979 (Government of Canada, 1980). In this core of the range they seem to have survived due to the deep water, in spite of hunting which took place here on both sides of the Estuary (Vladykov, 1944; Andrews, 1916). The experienced dolphin collector Capt. W. Gray of Marineland (Florida) accompanied by the biologist K. S. Norris, was unable to collect an animal in this region in October 1958 (Norris, unpubl. MS). Yet, as Reeves & Mitchell (1984) show, hunting at the upstream end of the range using weirs at Ile-aux-Coudres and near Rivière-Ouelle easily exterminated the animals, as did

harpoon hunting on Banc Manicouagan. At both these sets of localities, upstream and down, hunting was in shallow water.

Hunting continued through the second world war up to at least the mid 1960's (Fig. 2). Shooting of, or at, animals must have continued longer, though the practice seems to have been declining through the 1970's (Pippard & Malcolm, 1978) probably due to growth of popular interest in the species.

Three aerial surveys were carried out by the author or his assistant Mr. W. Hoek in May, July and October 1973 in order to delineate the range and roughly estimate numbers, though methods used were not precise (Sergeant, 1978; Fig. 3). A fourth survey in December was unsuccessful due to the presence of water smoke caused by intense cold. Collected observations have shown however that the present winter range extends downstream in the St. Lawrence to approximately 67° W (between Pointe-des-Monts and Cap-Chat). The surveys in 1973 though not precise showed about 500 animals present. Reeves & Mitchell (1984) estimated that the population size was 5000 or more animals in 1885, basing their calculation on cumulative catch statistics from 1886 to 1945, and an assumed net recruitment rate of between 0.05 and 0.075.

Much interest was stimulated in this population by the work of Pippard & Malcolm (1978), leading to its formal protection in 1979. By this time, whale watching, both for the resident white whales and the summering rorquals and other species, had become an important source of summer income along the North Shore between Tadoussac and Les Escoumins. Concerns became expressed about harassment of the animals, especially of the white whales. Other problems were also suggested, such as pollution of various kinds, especially after Sergeant (1980) reported high levels of PCB's in two white whale specimens, higher than in tissues of rorquals from the same area. These concerns led to a full research program on the numbers and dynamics of the population beginning in 1982.

Late in 1982, a collaboration was instituted with a new program at the Centre de Recherche

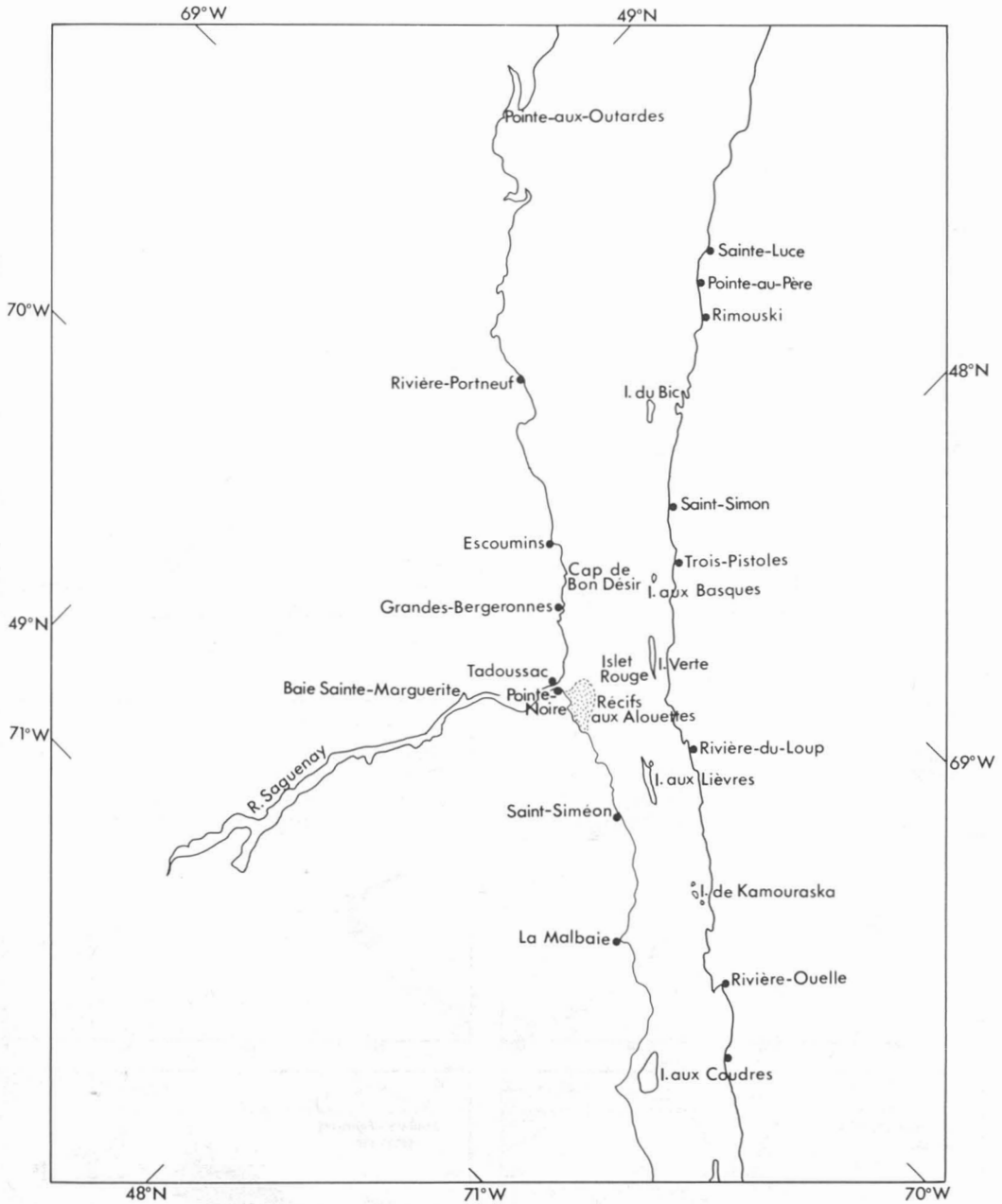


Figure 1. Place names mentioned in the text.

en Écologie des Pêches (CREP) in Rimouski, and the Faculté de Médecine vétérinaire (Univ. Montréal), which began to study the pathology

and toxicology of stranded whales. The data thus obtained was added to those from previous years [see Béland *et al.*¹ (in prep.); Martineau *et al.*² (in prep.)].

¹ Béland, P., A. Vézina & D. Martineau (in prep.). Growth of beluga (*Delphinapterus leucas*) populations based on simulation models.

² Martineau, D., P. Béland, C. Desjardins & R. Masse (in prep.). Toxicology of St. Lawrence belugas.

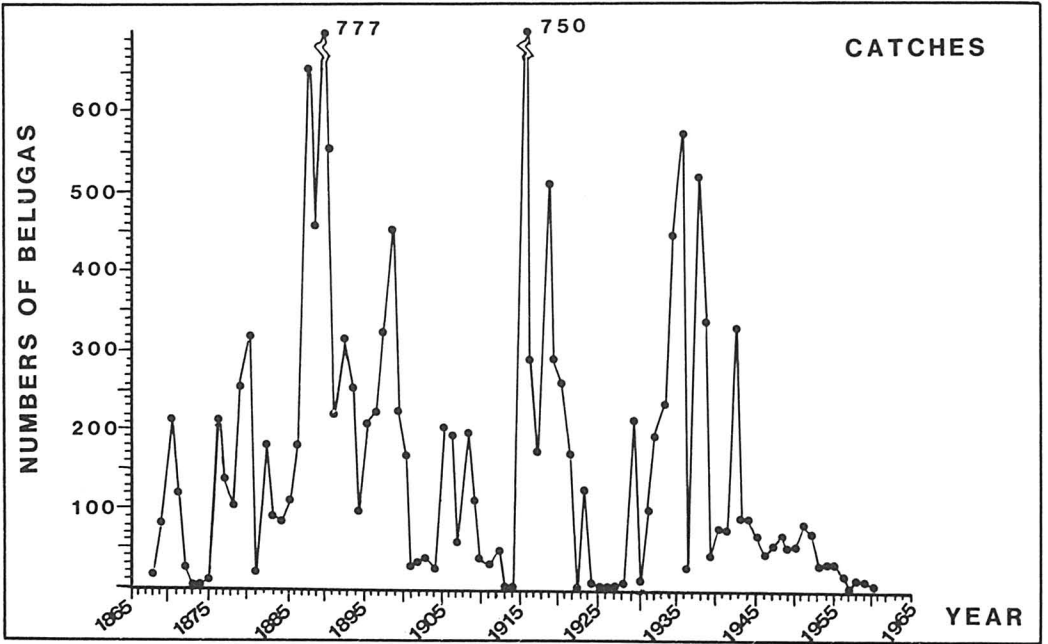


Figure 2. Past catches of white whales in the St. Lawrence Estuary, from Laurin (1982a).

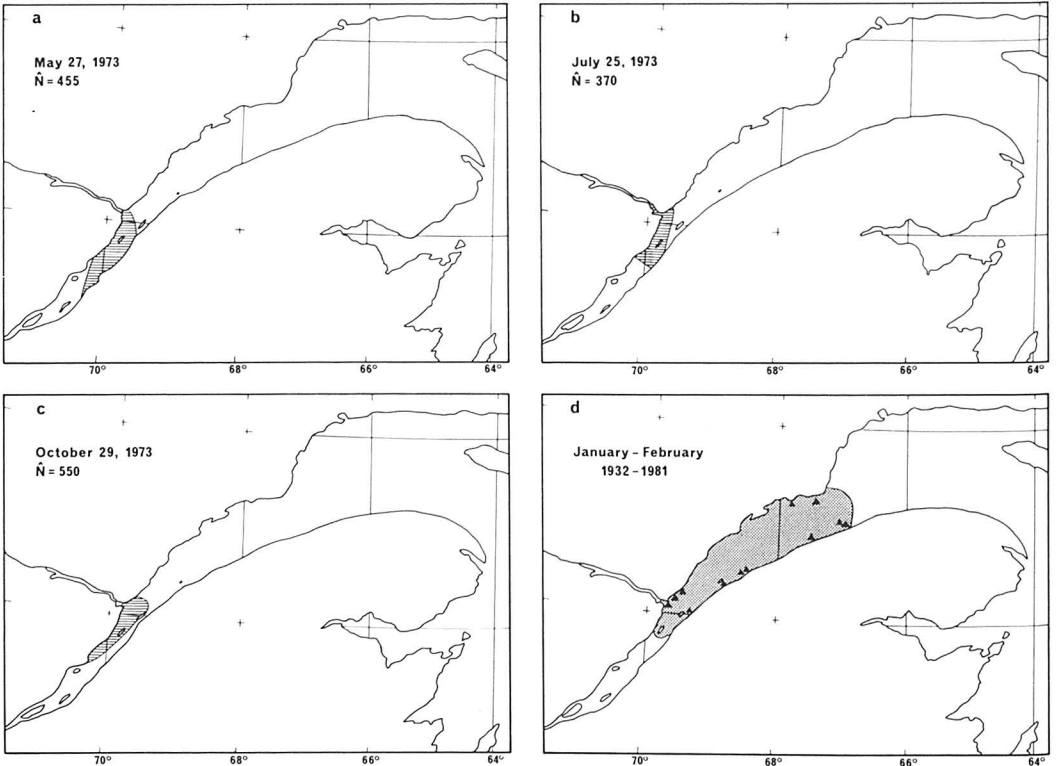


Figure 3. Present seasonal distribution of white whales, mainly based on surveys in 1973. From Sergeant (1978), with winter distribution updated. See also Fig. 6.

Factors important in distribution

PHYSICAL FACTORS

Sea surface temperature was measured regularly in July 1983 at Pointe-Noire on the North Shore, and at Ile aux Lièvres in the centre of the Estuary, and once in a section between Ile aux Lièvres and Rivière-du-Loup on the south shore. At Ile aux Lièvres it varied between 9 and 12°C with increase to 14°C at Rivière-du-Loup, irregular small variations ($\pm 1^\circ\text{C}$) near the mainland being associated with longitudinally produced internal waves visible from the air as strips of muddier and less muddy water. At Pointe-Noire, temperatures fluctuated more markedly with comparable high values of about 12°C but with values as low as 3°C at spring tides (Fig. 4). These differences doubtless contribute strongly to the partial segregation of age classes observed, with calves almost absent from the colder water (see below) and herds of almost exclusively adult, white animals present in the coldest region between the Récifs aux Alouettes and Grandes-Bergeronnes.

Ice is present in the estuary of the St. Lawrence from mid-December to mid-April (Canadian coast Guard ice charts). During this period, white whales move downstream in part (Fig. 3). This is not due to a need for avoidance of ice since all parts of the Estuary may have open water and especially the intensely mixed water of the North Shore between Tadoussac and Les Escoumins. This region is a regular winter feeding ground of harp seals

Phoca groenlandica, taking mainly capelin *Malotus villosus* (Sergeant, 1973a), so it also has plenty of food.

Since emigration of white whales occurs at the exact season when other Cetacea are not present, it is possible that the spread in range in winter is due to relaxation of competition from these other species, not adapted to ice; or it could merely increase the area available for feeding when much of the water is ice-covered.

HUMAN FACTORS

Shooting

Many scars (Fig. 5) testify to past shooting in the life-time of animals now present. These scars give the potential of allowing measurement of the real life-span of many animals. However our attempt to quantify the rate of disappearance of scarred animals (i.e. their mortality rate), between the study of Laurin (1982b) made in 1973-75 and our own in 1982-83, was not successful. This was because we could not accurately identify individual scars without two sets of photographic records. These we did not have, Laurin having employed only drawings, which were found to be insufficiently diagnostic for the rather similar scars observed.

Shipping

The St. Lawrence Seaway is a relatively busy commercial waterway: in 1984 we measured about one large vessel (freighter, barge, etc.) per hour

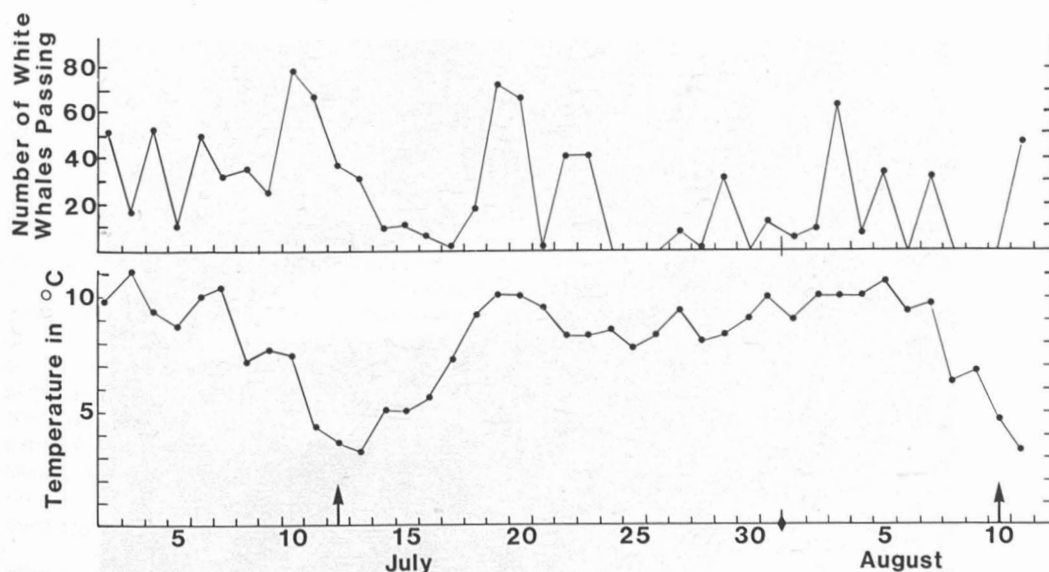


Figure 4. Mean daily surface sea temperature in relation to tidal cycle, and movements upstream and downstream of white whales, Pointe-Noire, 1983. Arrows are the highest spring tides of cycles.

moving upstream or downstream on the main waterway in the north channel of the St. Lawrence, and about 2 ships per day up or down the Saguenay Fjord. These ply predictable routes and the white whales avoid them with little trouble, diving and resurfacing at short distances. The same behaviour is shown to ferries plying transverse routes (Fig. 6). Aerial photos taken in 1984 showed that a fast motor boat may be avoided by crash-diving at a distance of about 1 km, while a slow-moving, large yacht under sail is avoided at ca. 100 m with a simple dive. Guidelines are now in force for whale-watching vessels with the aim of preventing the fast approach and repeated too-close approach which together constitute harassment. Such harassment, in a growing whale-watching trade, could replace the pot-shooting of the past as a stress on the animals.

In July-August 1984 a study was made of the effect of the passage of ships, including whale-watching vessels, on the animals passing Pointe-Noire up and down the Saguenay. No simple conclusions could be drawn, principally because, although the passage of white whales decreased during late July and August; it increased again late in August while the whale-watching industry was still active. Moreover no method had been devised to study the passage of animals in darkness. Although individual examples of reactions of white whales to ship passage continued to be observed, the problem of the degree to which white whales are disturbed by ship traffic remained unclear. Even more difficult to ascertain is the effect that such disturbance might have on the

animals' welfare, due to interruption of feeding and so on.

Pollution

Quite high levels (10's to high 100's of ppm) of polychlorinated biphenyls (PCB's) have been detected in the blubber of these long-lived animals (Sergeant, 1980) and of mercury in their livers. Fears have therefore been expressed that they might be suffering from such substances, especially since PCB's have been found to cause stillbirths through foetotoxicity in mink *Mustela vison* (Ringer, 1981).

As a result of these expressed fears, it was decided to investigate not only numbers but also the dynamics of the population: fecundity, survival to maturity, and mortality. For controls, much information was available on these features of the life history from a variety of Arctic populations of white whales, assumed to be free of indirect disturbance by man, although all are hunted to some degree in some portion of their annual range.

Methods

OBSERVATIONS

Observations were made from fixed points on shore, in 1982 at Pointe-Noire at the mouth of the Saguenay opposite Tadoussac, in 1983 additionally at the eastern extremity of Ile aux Lièvres in the centre of the main St. Lawrence (Fig. 1),

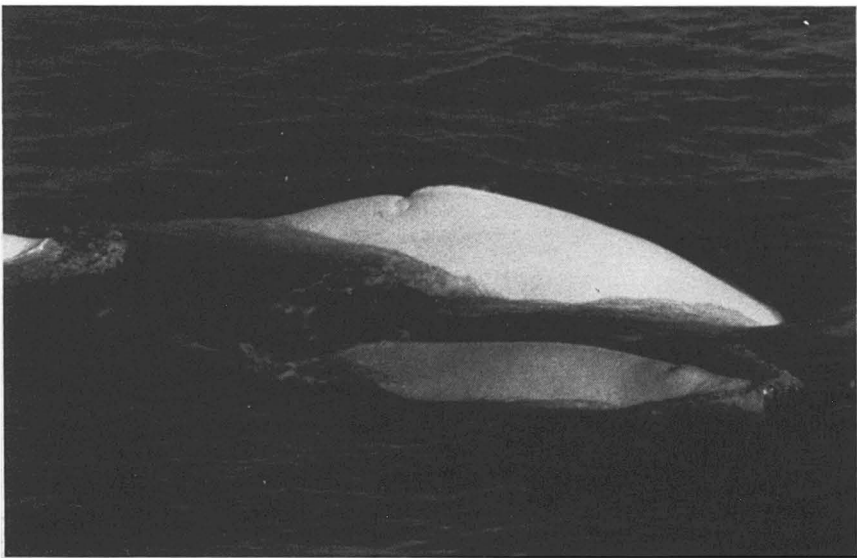


Figure 5. A scarred animal, Pointe-Noire, 7 July, 1983.

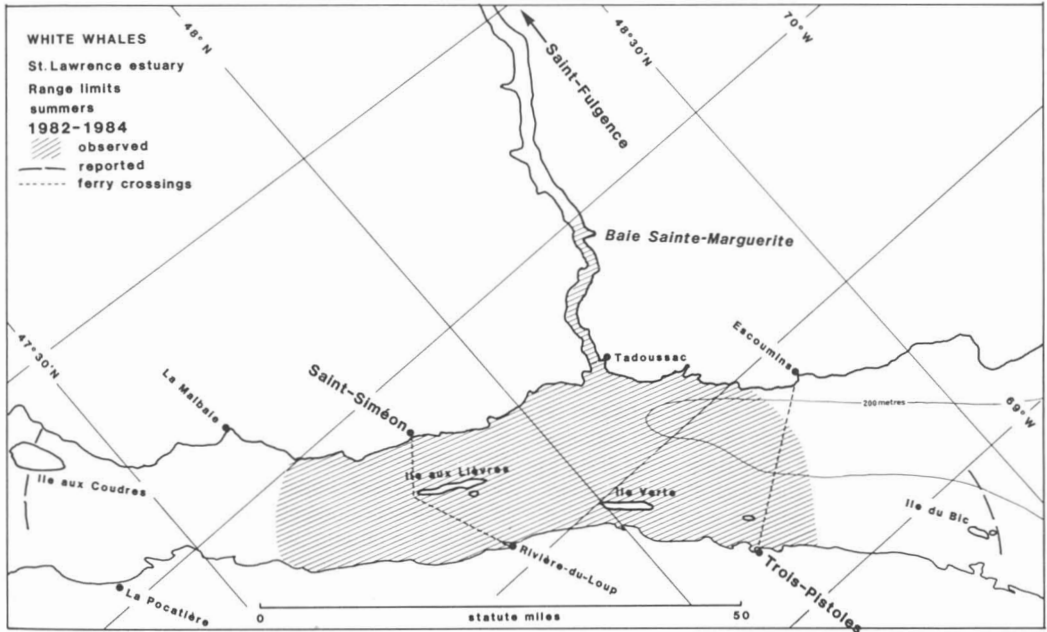


Figure 6. Distribution of white whales in summers 1982-1984.

and in 1984 additionally at Baie Sainte-Marguerite 30 km up the Saguenay. Observations were made by teams of two to four observers during daylight hours from late June through August and included counting animals, with notes on colour, size, individual marks, etc. The tidal range in this area is about 4 m at spring tides, and the semidiurnal tides prompt considerable movements of white whales. Laurin (1982b) for example followed a group over 16 hours in the region of Pointe-Noire. These spent low tide around the Récifs aux Alouettes (Fig. 1), ascended the Saguenay on a rising tide, and spent high tide in the Saguenay before descending on a falling tide. Pippard & Malcolm (1978, Chart 8) documented a similar movement, again over 15.5 h, involving 20-30 adults and calves, but did not relate this to the tidal cycle. There was one short and one major ascent of the Saguenay, with upstream limits separated in time by 12.5 h, and 4.5 h spent at the southern extremity of the reef. Since the Saguenay is food-poor³ but has a higher surface temperature in summer (ca. 10°C) than the region of the reef (3-9°C), this pattern probably produces some reduction of heat loss with minimal energy expenditure. There are however large daily variations in number of animals passing Pointe-Noire (Fig. 4), and in regularity of passage, probably because animals are attracted to the mouths of

small affluents of the Saguenay, such as Baie Sainte-Marguerite, where they remain for varying times.

At the east end of Ile aux Lièvres, we found a relatively regular upstream movement from the south channel of the St. Lawrence to the north channel on the flood tide, which increased with tidal amplitude, and a less regular downstream movement by the same route on the ebb. At both sites, animals could be studied as they passed, regularly to about 100 m distance at Pointe-Noire and 500 m at Ile aux Lièvres. The maximum number of animals passing in both directions in a day at either site was about 100.

We were able to recognize neonates not only by their small size, variable light or dark colour⁴ and blunt head but also by characteristic surfacing behaviour; instead of a smooth roll they lifted the head clear of the water with a jump. We have assumed that these characteristics, in late July and early August, separate all neonates from all young of older ages, but if this is not true, then we have under-estimated the number of neonates. For all older ages, we separated only animals which retain a varying degree of grey skin colour from those which are white.

³ Based on decreasing density of echo-traces from Tadoussac up the Saguenay (P. Brunel, pers. comm.).

⁴ S. I. Hewlett (pers. comm.) observed that a neonate born in the Vancouver Aquarium changed from grey to brown and back with a 10-day rhythm. The colour variation must reflect a periodic change in the structure of the skin.

Dead, stranded animals were aged from sagittal sections of one of the teeth, taking into account apical wear, infilling of the pulp cavity, and the number of growth layers in dentine and/or cement (Khuzin, 1963). Both ovaries of freshly-dead females were sectioned serially by hand in order to estimate the total number of corpora albicantia of past ovulations present.

NUMBERS

A visual census was carried out by helicopter on July 5 and 6, 1982. Design and analysis of this aerial survey used the same methods as described by Smith *et al.* (1985). The Estuary was divided into three zones or strata, based on the knowledge of white whale distribution acquired in 1973, and extending from Baie Saint-Paul to Hauterive. However in the upstream and downstream strata no white whales were found at all. In the central stratum, lines were run at approximately right angles to the coast, randomly between 1 and 9 exact nautical miles apart (Fig. 7), and the strip counted was one-half mile (805 m) wide, being read by two observers, one on each side (in the co-pilot's seat and in the back). One hundred and forty one animals were counted in the sample. The rear observer read 9 (6%) more whales than the forward observer, but this is accounted for by some distraction to the front observer when giving the pilot instructions.

In 1984, a photographic aerial survey was carried out from a fixed-wing aircraft, over the same area as stratum 2 in 1982 (Fig. 7), a 100 km (60 miles) length of the Estuary. This time, seven lines were run along the long axis of the Estuary, at regular 3.2 km (2 mile) intervals; of these, five extended the entire selected length, the other two ending at the coastline. The survey was carried out at 915 m (3000 ft), in order to obtain a sample large enough to estimate population size; and

repeated at 305 m (1000 ft), in order to count calves. However, as expected, the subsample at 305 m (1000 ft) using the same lines as for the 915 m (3000 ft) survey was too small to estimate accurately the calf percentage, and increasing photographic coverage to obtain an adequate sample size was judged not cost-effective. A survey of the Saguenay was carried out at 1525 m (5000 ft) which allowed coverage of the whole fjord in one photographic line. The film used throughout was a positive colour film (Kodak Aerochrome MS 2448) and the roll of exposures was examined over a light table using a binocular microscope up to 10 × magnification.

Observations were made in the period August 2-20, 1984 from a 5 m long Boston whaler some kilometres off Tadoussac of the diving and surfacing times of white whales singly or in groups. It had been hoped that these could be used to correct the counts of whales seen at the surface in order to calculate the true number in the photographs. However the diving times proved to be very highly variable, so that another method had to be used. This was to examine adjacent photographs, which had about 20% overlap at 915 m (3000 ft). Animals appearing in both photographs were counted. The ratio of higher to lower count in the summed photo pairs used as a multiplier gave a minimal correction for animals diving and invisible; minimal, because some few animals not seen in the higher count appeared in the lower, showing that not all animals were necessarily accounted for.

The programme used to analyse the 1984 surveys, at 915 m (3000 ft), was based on Jolly's (1969) method. The total number, with confidence limits, counted on the survey lines was corrected for invisible animals and multiplied up for the total area of the Estuary within the limits of the survey calculated from the low tide line seaward. Animals observed in the Saguenay were added.

A third, independent survey of numbers and also a survey of calf production were carried out by Mr. E. M. Lynas in September 1984 using vessel transects in three out of four segments of the same part of the Estuary as the author's stratum II (Lynas, 1984a and pers. comm.). Lynas employed 3 observers to scan an arc of 180° centred on the bow of the vessel to a range of 200 m, and used Doi's (1974) equations of whale-sighting theory to calculate total population.

REPRODUCTION

Reproductive success could be measured in three ways: from a study of ovulation rates; by counts of calves soon after the season of birth, so measuring the birth rate; and by examination

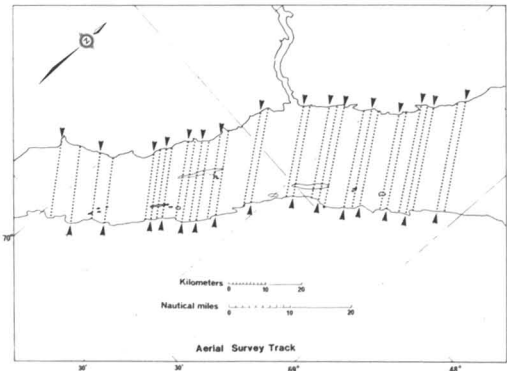


Figure 7. Aerial survey track in central stratum, July 5 and 6, 1982.

of dead females to determine reproductive condition. The third method requires a larger sample of stranded animals in a fresh condition than has yet become available for study. Lastly, a study of the total percentage of animals in the grey or immature stages allows an assessment of production together with survival of calves to adulthood.

Ovulation rates

Corpora luteal counts were made from the ovaries of seven freshly stranded females (Table I). These were then compared with similar counts from an Arctic population having animals of the same size range as the St. Lawrence population. Should the St. Lawrence population show sub-normal ovulation rates, the length-specific numbers of corpora lutea (corpora albicantia) would be low.

For comparison, the data of Khuzin (1963, Table 2) for female white whales from the Kara and Barents seas were used. These have the same size range as females from the St. Lawrence Estuary (Sergeant & Brodie, 1969; Fig. 8).

Birth rate

Information about the season of births is available from the data of Vladykov (1944, Table XX), here reproduced as a graph (Fig. 9). Although only one near-term foetus was found, together with 8 calves smaller than 175 cm body length, these all fit closely a curve which indicates a birth season occupying mainly the month of July. To these data we have added four stranded neonates (solid circles) examined from 1981 to 1983 inclusive. These extend the season of births from late June to early August. Consequently we carried out counts of calves in July and early August, in order to measure the birth rate.

Vladykov's (1944) data make improbable or rare the possibility of births later than August but not births earlier than June, when his collecting began. Laurin (1982b) himself sighted 3 neonates in May, 1974 and obtained second-hand reports of further neonates in May and early June. Locations of these were around the reefs upstream from Tadoussac (at water temperatures of 3 to 4°C), and near Rivière-du-Loup. Lynas (1984b) observed a birth at Baie Sainte-Marguerite in the Saguenay Fjord on August 24, 1978. So perhaps the birth curve is symmetrical with about 95% of births included in the period May to August, and a peak in end June-early July.

Results

DISTRIBUTION

The aerial survey of 5 and 6 July 1982 found white whales distributed between Cap de Bon-Désir and Saint-Simon downstream in the St. Lawrence, and Saint-Siméon and Iles de Kamouraska upstream. This is very similar to the distribution reported by Sergeant (1978) from surveys on 27 May, 25 July and 29 October 1973 (Fig. 3).

As reported in Sergeant (1978), winter distribution extends further down-river. This is confirmed by observations made in 1979, 1980 and 1981 by staff of Fisheries and Oceans Canada in Québec, as follows: (1) 4-5 white whales on 22 March 1979, 13 km off Les Méchins; (2) 12 white whales on 23 March 1979, 6 km off Mont-Joli; (3) 15 white whales on 29 March 1979, off Pointe-au-Père; (4) 20 white whales on 5 February 1980, 8 km offshore Pointe-à-la-Croix, between Baie-Comeau and Pointe-des-Monts; (5) 30 white whales on 7 February 1980, at oceanographic station 22 (49°06' N, 67°06' W) off Les Méchins; (6) a total of 67 animals, 52 white and 15 grey

TABLE I

Corpora luteal counts in female white whales from the St. Lawrence Estuary
[Includes data from P. Béland and D. Martineau (pers. comm.), analysed by author]

Date	Locality	Body length (cm)	Status	Age (GLGs)	Corpora lutea		
					L.	R.	Total
26-VIII-79	Grandes-Bergeronnes	340	Lactating	ca. 25	4	2	6
16-VII-81	Trois-Pistoles	389	Lact. rec. calved	—	5	3	8
21-VII-82	Sainte-Luce	372	Lact. rec. calved	ca. 40	5	—	5
14-XII-82	Saint-Fabien	371	Late lactation?	58	11	2	13
24-VII-84	Grand-Métis	374	Full term pregnant	36	6	2	8
3-IX-84	Rimouski	249	Immature	4½	—	—	—
2-X-84	Port-Cartier	376	Lactating	30	2	3	5

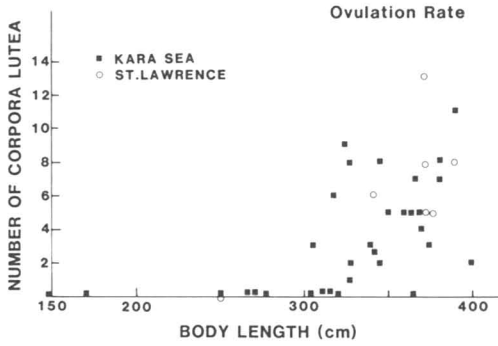


Figure 8. Ovulation rates. Numbers of corpora lutea albicantia plotted against body length for animals from the Kara Sea (Khuzin, 1963 — squares), and from the St. Lawrence Estuary (circles).

or brown, located by helicopter: 34, 5 km off Pointe-au-Père; 17,1 km off Ile Saint-Barnabé, Rimouski; 13,3 km off Baie du Bic; 3,7 km SW of Ile aux Basques, on 19 February 1981.

These observations are included in Figure 3. Figure 7 shows the regular distribution as observed in the summers of 1982 to 1984, and the extreme distribution reported by other observers in the same period.

A new sighting, at Grande-Rivière in February 1984, and 2 recent strandings, at Petit Gaspé in May and at Chandler in June, 1983 (Table II) extend the winter range to Gaspé as shown by Vladykov (1944) and suggest that the spring retreat up-river is gradual. However, on May 1, 1984 we found that animals were passing up the Saguenay in the manner seen in the summer months.

NUMBERS

The number of white whales observed in the July, 1982 survey was 141 and the computed total population was 505 with 95% confidence limits 360-715 animals.

The 1984 survey at 915 or 1525 m (3000 or 5000 ft) altitude covered about the same area as in 1982, with 0.39 of the total area surveyed, and counted about the same number of animals: 135 observed, corrected for invisible, diving animals to 151. The computed total population was 401, to which were added 30 observed in the Saguenay at Baie Sainte-Marguerite for a total of 431 (95% c.f. 187-773). The survey at 305 m (1000 ft) sampled only 30 animals but the density of animals observed was about the same as at the higher altitude: 0.63·km⁻² as compared with 0.60·km⁻².

Simultaneously and independently, Lynas (1984a) using boat transects in the St. Lawrence, and in the Saguenay, calculated the population in 1984 to be 495 ± 245 animals.

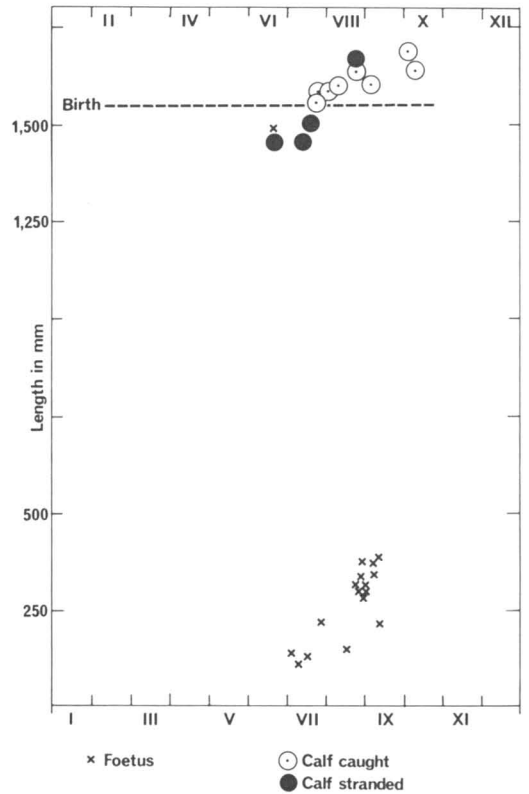


Figure 9. Season of births. Lengths of foetuses (crosses) and calves (open circles) by date from the data of Vladykov (1944), with stranded calves in 1979-1984 added (closed circles).

Thus three recent surveys, in 1982 and 1984, gave mean estimates of between 430 and 505 animals. Critical scrutiny of techniques in February 1985, by Dr. W. W. Bowen and others, suggested that the first and third estimates could have been biased upward by double-counting due to their survey designs, the second an under-estimate due to its inability to detect all diving animals.

OVULATION RATE

Data on accumulated corpora albicantia in seven female white whales from the St. Lawrence Estuary, obtained between 1979 and 1984, are shown in Table I. Figure 8 shows that the data points for the St. Lawrence Estuary females fall within the range of those from the selected Arctic population, and close to its median line. Thus, ovulation rates of St. Lawrence Estuary white whales appear to be normal.

BIRTH RATE

At Pointe-Noire in 1982/84, the accumulated number of sightings in July and August was 2,403

TABLE II

Details of stranded white whales, July 1979 to December 1984
 [Strandings 14 to 41, ex 17 and 36, from Béland *et al.*¹ (in prep.); Martineau *et al.*² (in prep.)]

No.	Date	Location	Sex	Length (m)	No.	Date	Location	Sex	Length (m)
1	26-VIII-79	Grandes-Bergeronnes	F	3.4	21	8- VI-83	Sainte-Luce	F, lact.	3.77
2	7- VI-80	Île aux Lièvres	—	3.5	22	16- VI-83	Chandler (Gaspé)	—	4.3
3	28- VII-80	Pointe-aux-Outardes	—	3.8	23	20- VI-83	Saint-Ulric	M	1.45
4	13- VI-81	Rivière Portneuf 48°49', 68°53'	M	4.57	24	20- VII-83	Anse-au-Persil	—	ca. 1.5
5	12- VII-81	Trois-Pistoles	F	1.45	25	18- VII-83	Saint-Denis (Kamouraska)	F	ca. 3.9
6	16- VII-81	Trois-Pistoles	F	3.89	26	21-VIII-83	Anse-au-Persil	M	4.60
7	18- VII-81	Rimouski	—	—	27	15-VIII-83	Baie Sainte-Catherine	M	4.00
8	31- VII-81	Pointe-au-Père	M	4.57	28	23-VIII-83	Les Escoumins	—	3.56
9	22-VIII-81	Rivière Ouelle 47°26', 70°03'	M	1.68	29	16- X-83	Baie des Sables	M	2.60
10	— IV-82	Rimouski	—	—	30	5- XI-83	Sainte-Luce	F	3.74
11	(18- V-82)	Saint-Roch-des-Aulnaies	—	—	31	30- IX-83	Matane	M	3.57
	(21- VI-82)	Rivière-Ouelle	—	—	32	17- IV-84	Notre-Dame-du-Portage	M	3.84
12	— V-82	Bergeronnes	—	—	33	26- V-84	Rivière-Ouelle	M	3.68
13	21- VII-82	Sainte-Luce	F	3.82	34	20- VI-84	Les Capucins	M	4.14
14	15- IX-82	Pointe-au-Père	M	4.1	35	24- VII-84	Grand-Métis	F	3.74
15	11- XII-82	Petite-Matane	M	4.2	36	13-VIII-84	Grandes-Bergeronnes	M	4.25
16	15- XII-82	Saint-Fabien	F	3.71	37	6-VIII-84	Rivière Madeleine (Gaspésie)	M	2.74
17	17- IV-83	Trois-Pistoles	M	4.57	38	3- IX-84	Rimouski	F	2.49
18	6- V-83	Petit-Gaspé 48°48', 64°15'	F	2.39	39	27- IX-84	Port-Cartier	F	3.76
19	— V-83	Hauterive	—	ca.4	40	16- XI-84	Rimouski-est	F	3.69
20	23- V-83	Bic	—	ca.4	41	3- XII-84	Rimouski Matane	M	4.05

identified as to colour or age stage, of which only 12 (0.005) were neonates (Table III). At Ile aux Lièvres, the percent of neonates averaged 0.09 (Table III), increasing from 0.076 in the first half of July to 0.104 in the second half. On 4 August 1983, the overall percent of calves was 0.083 as judged from a helicopter flight over as many concentrations of the population as could be found. This represents a drop of 20% from the figure obtained at Ile aux Lièvres, and would therefore correspond with an area of negligible calf presence of one fifth of the total distributional area of the population.

Lynas (1984a) divided whales observed from ship transects into 4 categories: white adults, light grey immatures, dark grey juveniles, and small, dark grey calves, "swimming close to the flank of an adult whale". The percentage of calves, censused between Aug. 27 and Sept. 13, in the North Channel and Saguenay mouth, was 0.09 (n of all animals = 134).

One can compare this percentage with those found by the same method — by direct count — for Arctic herds (Table IV). If one restricts oneself to estimates in summer, at or near the end of calving, as in the St. Lawrence, estimates are available for herds in western Hudson Bay and Cunningham Inlet, Somerset Island. The range of estimates is from 0.12 to 0.18, with a mean of 0.145. The rate measured in the St. Lawrence is therefore about $0.145 - 0.09/0.145$ or 38% lower than in the Arctic.

Birth rate can also be calculated from the percentage of small fetuses in dissected females, multiplied by the percentage of adult females in the population (Sergeant, 1973b). One may make the same calculation using large fetuses and calves judged to have been born in the same year. A comparison is then possible between the Arctic and the St. Lawrence, using historical data.

Vladykov (1944, Table XX) recorded 16 early fetuses (Fig. 9), conceived in the current year, and (Tables XX and XXVII) 1 full-term fetus and 13 calves less than 213 cm (7 ft) in length, in comparison with 161 total post-natal animals (Tables XXIV to XXVII). These were examined between June and September, 1938 and 1939. Two estimates of calf production can therefore be made from these data: from early fetuses — 0.099; from full-term fetuses and young calves — 0.081.

For western Hudson Bay, an estimate of birth rate based on the percentage of pregnant females and on the sex ratio was 0.143 (Sergeant, 1973). The reduction in reproductive rate in the St. Lawrence Estuary based on this method is therefore $0.143 - 0.099/0.143 = 31\%$.

HETEROGENEITY OF HERD COMPOSITION

Table III shows the percentage of white, grey and neonate animals in summer from four localities. Three sets of observations were made from land, at or near sea-level, or from water, i.e. horizontally. One set was made from the air, i.e. vertically. Observations from the air reduce the apparent number of grey animals, a finding made previously and commented upon by Braham *et al.* (1984, p. 30), working in Alaska. Presumably land and water counts assigning colour patterns vary only with the observer's capacity to distinguish white from lightest grey.

Table III shows that the percentage of white and of grey animals varied considerably between different regions. At Pointe-Noire at the mouth of the Saguenay, about 0.74 of white animals were seen annually in summer. [This aggregate masks significant variations by two-week periods, which will not be discussed here]. This figure increased to 0.79 in observations made offshore from Tadoussac. On the south side of Ile aux Lièvres, it

TABLE III

Number and percent of animals by colour or age category in the St. Lawrence, from direct counts

Locality	Dates	Year	Percent of			Number of animals observed
			White	Grey	Calves	
Pointe-Noire	June 25-Aug. 31	1982	0.748	0.249	0.003	683
Pointe-Noire	July 1 -Aug. 31	1983	0.731	0.262	0.007	1,273
Pointe-Noire	July 3 -Aug. 22	1984	0.743	0.255	0.002	447
Pointe-Noire	Overall		0.734	0.261	0.002	2,403
At sea off Tadoussac	Aug. 2 -Aug. 24	1984	0.79	0.21	—	105
Ile aux Lièvres	July 7 -Aug. 1	1983	0.671	0.237	0.09	1,082
Aerial Survey	Aug. 4	1983	0.828	0.089	0.083	169

TABLE IV

Percentages of calves and of grey immatures in the Arctic, from direct counts

Location	Month	Total number	Percent			Observer	Site of observation
			Calves	Grey	White		
Western Hudson Bay	VI	192	0.12	—	—	Sergeant (1973) & field notes	Air
Western Hudson Bay	VIII	48	0.12	—	—	Sergeant (1973) & field notes	Ground
Hudson Strait	XI	1,113	0.14	0.36	0.50	Finley <i>et al.</i> (1982)	Cliff-top
Cunningham Inlet, Somerset Island	VII	1,724	0.12	—	—	Heyland (1974)	Air, photo
Cunningham Inlet, Somerset Island	VII	134	0.17	0.23	0.60	R. McClung & K. Hay (MS 1974)	Tower
Cunningham Inlet, Somerset Island	VII	937	0.16	0.26	0.58	Sleno & Mansfield (1974), analysed DES	Air, photo
West Alaska	V	627	0.10	0.20	0.70	Braham (1984)	Air
North Alaska	V	507	0.05	0.33	0.66	Braham <i>et al.</i> (1984)	Air

decreased to 0.67. Since many calves occurred at Ile aux Lièvres, few at Pointe-Noire, and none off Tadoussac, I believe that this heterogeneity is due to a segregation of calves with lactating females in the Ile aux Lièvres area, and a corresponding partial segregation of adult males in the area east of Tadoussac. As well as the greater proportion of white animals in the latter area, very large animals are seen only here in summer, which must be adult males.

SURVIVAL TO ADULTHOOD

The skin colour of white whales gradually lightens with age from dark grey through light grey to white. The two categories "grey" and "white" are readily separable in the field. Attainment of a white colour is achieved at an age of about 18-22 tooth growth layer groups or GLG's (Sergeant, 1973b), as compared with extreme ages obtained of about 60 GLG's.

If production or survival of calves or both should be reduced, the number of grey animals would decline relative to the number of white adult animals.

Table III also shows the proportion of newborn plus grey immature animals observed in this study. They were as follows: for Pointe-Noire, 0.266; for Ile aux Lièvres, 0.246; for the aerial survey, 0.172. It is possible that the criteria from grey to white changed between land-based and aerial observations. On July 29, 1981, Mr. R. G. Green-dale flew the length of the Estuary inhabited by white whales and counted 241 animals in all, of which 180 were white, 61 grey or calves, that is, 0.253 grey. Lynas (1984a) obtained 0.69 whites,

0.22 greys, and 0.09 young calves in summer 1984 on ship transects throughout the Estuary. Excluding the 1983 aerial count, the unweighted mean estimate for newborn and immature animals is 0.269 of the total.

For comparison, Table IV shows analyses of the frequencies of white and grey animals as well as calves observed directly in Arctic populations of white whales. The percentage of calves and grey immatures combined varies from 0.30 to 0.50 with a mean of 0.40.

As with calves, one can make a comparison of the percentage of grey animals (including calves) in caught samples for the St. Lawrence and Hudson Bay.

Vladykov (1944) for the St. Lawrence examined a sample of 161 animals of which 0.47 of females, 0.31 of males, and a mean for both sexes of 0.38, were grey animals or calves. I have included, as white, animals described by Vladykov as white-bodied with grey appendages.

In Hudson Bay, Sergeant (1973b) had two samples. From Churchill, with a sample size of 207, 0.38 were not white. From Whale Cove, with a sample size of 262, 0.73 were not white. At Churchill there was considerable hunting selection towards large animals (Sergeant, 1981), decreasing the frequency of immatures and calves. At Whale Cove, netting inshore was believed to have had the reverse effect, on the supposition that large animals i.e. especially adult males, could pass along the coast at depths outside the spread of the nets. Neither selection can be well-quantified, but the mean of the two sets of observations is 0.56.

TABLE V

Calf production and frequency of immatures
in the St. Lawrence and in the Arctic

Frequency	Arctic	St. Lawrence	Decrease in St. Lawrence (%)
Calves			
observed	0.145	0.09	0.38
examined	0.143	0.09	0.31
Immatures			
observed	0.40	0.27	0.33
examined	>0.38 <0.73 (0.56)	0.38	(0.32)

The result of all comparisons of calf production and frequency of immatures (including calves) in the St. Lawrence and in the Arctic is presented in Table V. Although many of these data are imprecise, they are consistent in showing that the reproductive rate of the St. Lawrence population lies below that of Arctic populations by about one third, and that the reduction in numbers of calves leads to about the same percentage reduction in numbers of immature animals. Moreover, this state of affairs has existed since at least 1938-39 when Vladykov carried out his studies. It is not entirely clear why the percentage of grey animals is greater when dead animals are examined than when living animals are observed, but it is certain that the skin of white whales darkens after death.

MORTALITY

In 1979 researchers in the St. Lawrence Estuary began a collection of data and specimens from stranded white whales. Since 1982, the number of reports has been greatly increased, largely through the work of CREP [Béland *et al.*¹ (in prep.); Martineau *et al.*² (in prep.)]. Between July 1979 and December 1984 we have some details of strandings of 41 white whales from the Estuary (Table II). There is no evidence that recent strandings have been the result of shooting or accidents which would be reflected in wounds (with the exception of an animal collected in 1979 which died as the result of an earlier injury to the tail stock). Measurements of stranded adult animals show that they have a dorsal blubber thickness of about 6-8 cm, whereas Vladykov's (1944) killed adults shows a dorsal blubber thickness of about 13-17 cm. Stranded animals are therefore very emaciated.

The distribution of strandings in space (Fig. 10) corresponds to the distribution of living animals with some displacement up-and downstream,

either due to wanderings or to currents. Reported strandings are nearly four times as frequent on the south shore of the Estuary as on the north shore, but there are many more gently-shelving coastlines on the south shore, and many more human settlements and summer houses, making both stranding and detection more probable. Reported strandings by months (Table VI) show an absence of strandings in January to March, months when the coasts are icebound. They occur in all other months with a peak in June to August. While this peak could be real, it is more probably due to a seasonal increase in number of observers, especially those with holiday homes along the shore of the Estuary. This supposition is supported by the fact that the more intensive observations of 1983 and 1984 show a reduced summer peak (Table VI).

Length, sex and body colour of 161 white whales from the St. Lawrence Estuary were given by Vladykov (1944, Tables XXIV and XXV). From these data it is possible to calculate the mean length at change to a white body colour; this change occurs quite sharply in males at 350 cm, and in females between 305 and 345, mean 325 cm. From Table II we have 29 measured and sexed animals (Table VII). Twenty-three of these, or 0.80, would have been white in colour — a feature that cannot always be determined from a carcass. Now the frequency of white animals in the St. Lawrence population as a whole has been determined (Table III) as 0.67 to 0.79, with a mean of about 0.73. The two figures are not significantly different ($P = 0.90$). The number of large, white animals stranded at the present time therefore reflects their present abundance in the population; there is no selection for them (a statement qualified below).

Table VIII shows ages, from dentinal or cemental growth layers, of stranded animals for which teeth were collected. The oldest ages attained,

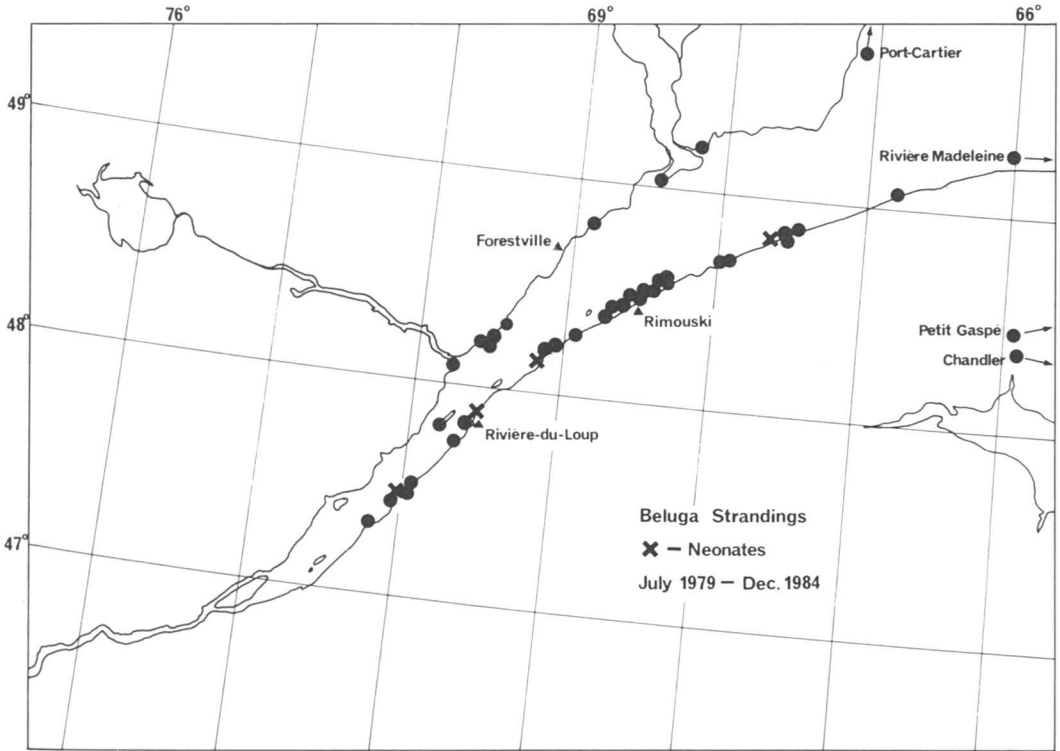


Figure 10. Location of strandings from July 1979 to December 1984. Crosses = neonates (Data from Table II).

up to 52 growth layers in males and 67 in females, are comparable with the oldest obtained for white whales in other populations; Sergeant (1973b) for example obtained up to 53 layers in a sample of 94 males (Sergeant & Brodie, 1969) from the Beaufort Sea, and up to 50 layers from a sample of 124 males from Churchill, Hudson Bay. Both

these were hunted populations, with a selective catching of large males (Sergeant, 1981) which would tend to remove the oldest examples. The longevity of white animals in the St. Lawrence population is therefore equal to that found in Arctic populations. Figure 11 compares a length frequency for each sex obtained from Vladykov's

TABLE VI

Strandings by months (Data from Table II)

Month	1979-82	1983	1984	Total
I	—	—	—	—
II	—	—	—	—
III	—	—	—	—
IV	1	1	1	3
V	2	2	1	5
VI	3	3	1	7
VII	6	2	1	9
VIII	2	3	2	7
IX	1	—	3	4
X	—	1	—	1
XI	—	2	1	3
XII	2	—	2	4
	17	14	12	43

(1944) sample with the length-distribution of stranded animals. The same peaks of full-grown animals are found in both sexes in the two samples.

Vladykov's sample was not selective of large animals, since the sex ratio was almost equal (76♀♀, 86♂♂ or 0.53 males). In a hunt for white whales in western Hudson Bay which selected large animals, and thus mostly males, the sex ratio was consistently about 0.66 males (Sergeant, 1981).

If the animals are classified into 4 groups: males and females, and adult (351 cm and up for males, 326 cm for females) and juvenile and adolescent (smaller animals), the comparison of stranded with killed animals is as seen in Table IX. The ratios suggest that male mortality is higher than that of females throughout life, and that the mortality of adults is higher than that of juveniles.

Discussion

REPRODUCTION VS. MORTALITY

The population of white whales in the St. Lawrence at the present time is relatively constant.

However, since this population has been protected for some years from hunting, one would expect it to be increasing in the absence of a man-made disturbance.

If it is not increasing, this can only be due, either to a lowered birth rate, or to a raised death rate, or death plus emigration rate.

The crude birth rate (gross annual reproductive rate or GARR in International Whaling Commission parlance) is 0.083 to 0.09, at the lower end of the spectrum of birth rates seen in the Arctic. Probably this is a real difference, and not an artefact due to the accumulation of unhunted adults, not seen in Arctic populations, since it occurred in 1938-1939 when hunting took place. Unfortunately, production (ratio of pregnant to total adult females) cannot yet be re-calculated for the St. Lawrence, since insufficient data exist on the pregnancy rate of stranded females. Present numbers of females for which at least one ovary was obtained are one immature, one full-term pregnant and six lactating.

The distribution of deaths is close to that found in Vladykov's hunted population structure, with the likelihood of mortality being higher in males

TABLE VII

Length and sex distribution of stranded white whales, from Table II, and known or inferred body colour, from Vladykov's (1944) data (B = blue, G = grey, W = white)

<i>Males</i>		<i>Females</i>		<i>Total</i>
<i>Length</i> (cm)	<i>Colour</i>	<i>Length</i> (cm)	<i>Colour</i>	
457	W	340	W ¹	
457	W	145	B	
168	B	389	W	
410	W	382	W	
420	W	371	W	
457	W	377	W	
145	B	ca. 390	W	
460	W	374	W	
400	W			
250	G			
357	W			
274	G			
384	W	374	W	
414	W	249	G	
425	W	376	W	
368	W	369	W	
405	W			
Total number	17		12	29
White, number	13		10	23
White, percent	76		83	80

¹ 0.6 chance

than in females, and higher at old than at young ages. Both features would be expected in a normal odontocete population (Sergeant, 1962).

Of possible anthropogenic factors restraining population growth, most often considered are human disturbance and toxic chemicals.

Human disturbance by boats increases in summer, the season when young calves are present. This could act to lower calf survival rate, for instance by separating females and calves. We have one documented and photographed instance of a calf (either of age 0 or 1 year) which attached itself to a boat, was captured by the observers, and died. One can only say that, if such mortality is large, it does not show in the statistics of strandings, which presently record only 3 dead neonates in 6 years (Table II). Some neonatal mortality can be expected in any mammal population.

Polychlorinated biphenyls (PCB's) are considered toxic, with a known effect in decreasing reproduction in mammals (Ringer, 1981). Their levels are very high in St. Lawrence white whales (Sergeant, 1980), increase with age [Martineau

*et al.*² (in prep.)] and show a feature now well-known in marine mammals (Addison & Brodie, 1977; Tanabe *et al.*, 1982), that they increase through life in males but decrease during lactation in females, so that females have lower values than males. It is not clear from this schedule where PCB-induced mortality might be expected, in the young or in the adults. As stated in the preceding analysis, I cannot detect an abnormal calf mortality, and if mortality due to PCB's should occur at old age, it would surely result in a truncated age distribution, whereas I detect normally old individuals in the St. Lawrence population.

One can suggest little to answer these problems other than continued sampling, especially of the reproductive condition of females, and continued monitoring of population and calf numbers.

EMIGRATION

So far, I have assumed that the St. Lawrence population is a closed system. There is unfortunately no evidence one way or the other on this question, in the absence so far of suitable means of conspicuously marking white whales in this

TABLE VIII

Lengths and ages of stranded white whales, St. Lawrence, 1979 to 1984 (Data from Table II)

Number	Date	Sex	Body length (m)	Dentinal or cemental growth layers
—	26-VIII-79	F	3.4	25
DLS 1-82	21-VII-82	F	3.42	40
DLS 2-82	15-IX-82	M	4.1	45
DLS 3-82	10-XII-82	M	4.2	43
DLS 4-82	20-XII-82	F	3.71	58
DL 1-83	8-VI-83	F	3.77	60+
DL 4-83	20-VI-83	M	1.45	(neonate)
DL 7-83	18-VII-83	F	ca. 3.9	67
DL 113-83	23-VII-83	?	(1.55)	(neonate)
DL 13-83	16-VIII-83	M	4.00	24-26
DL 14-83	21-VIII-83	M	4.6	ca. 40
DL 112-83	23-VIII-83	F?	3.56	35
DL 114-83	16-X-83	M	2.6	2½
DL 115-83	5-XI-83	F	3.74	28
DL 18-83	30-XI-83	M	3.57	33
DL 102-84	26-V-84	M	3.68	40
DL 1-84	?	M	3.84	52
DL 2-84	20-VI-84	M	4.14	48-49
DL 4-84	24-VII-84	F	3.74	ca. 36
DL 5-84	13-VIII-84	M	4.25	25-30
DL 6-84	6-VIII-84	M	2.74	7
DL 9-84	3-IX-84	F	2.49	4½
3407-84	27-IX-84	F	3.76	30-35
DL 11-84	16-XI-84	F	3.69	46
DL 13-84	3-XII-84	M	4.05	42
DL 100-85	30-XII-84	M	3.37	42

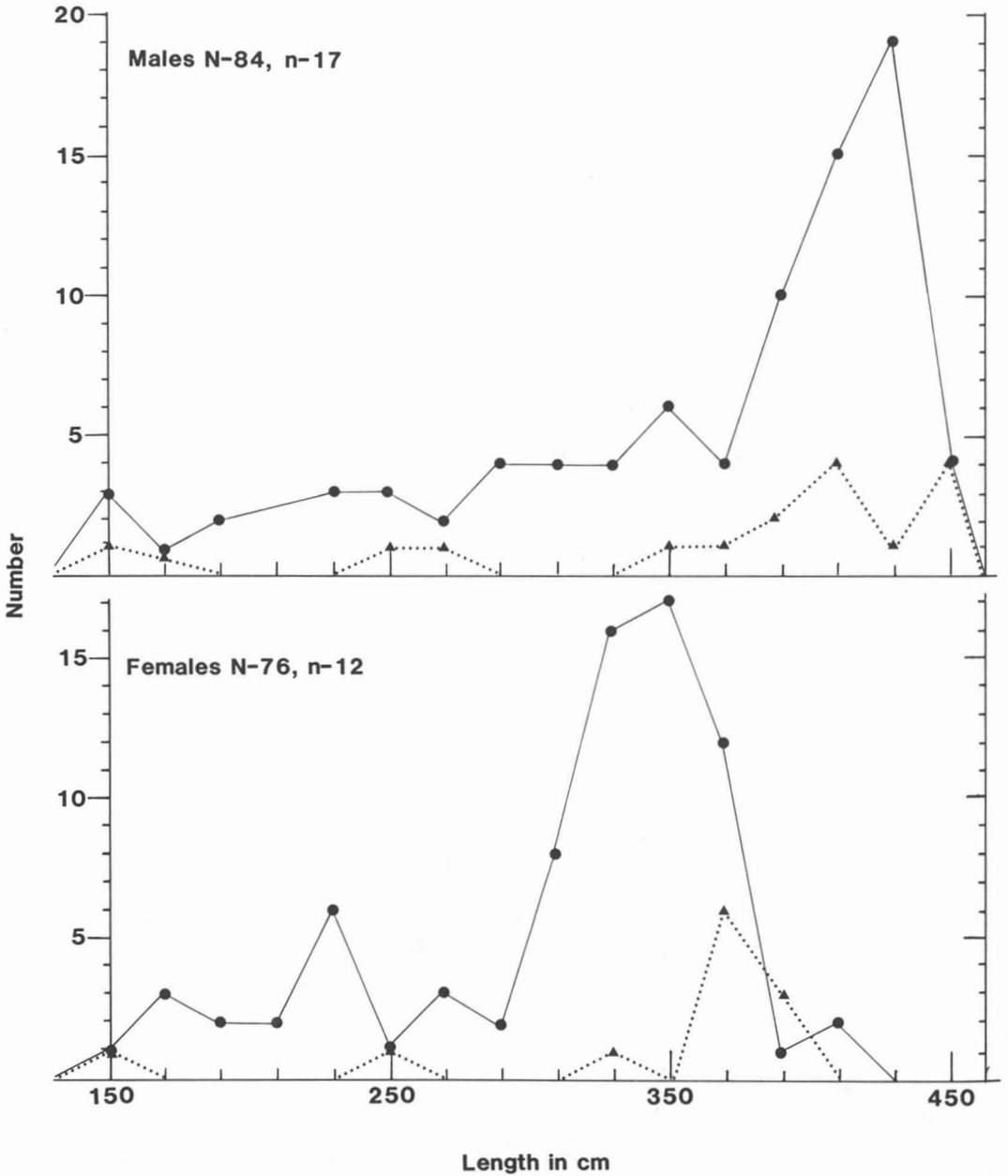


Figure 11. Length frequencies, in 20 cm groups, of St. Lawrence white whales sampled by Vladykov (1944 — continuous line), and of recent strandings, from Table VII (pecked line).

and Arctic populations. Sergeant & Brodie (1969) noted that St. Lawrence animals have the same size range as animals occurring immediately to the north in the Arctic — that is at southern Baffin Island — which supports the null hypothesis that

the two groups are not genetically separated. There is, so far, not enough observation on the lower North Shore of Québec and in the Strait of Belle Isle to assess the frequency with which white whales might pass into the St. Lawrence

Estuary from the Arctic, following the southward net drift of the coastal branch of the Labrador Current and keeping close to the coastline.

Emigration from the St. Lawrence population is easier to demonstrate, however, since the coasts south of the St. Lawrence are more densely peopled. Sergeant & Brodie (1969) showed that stray white whales could be documented from south Gaspésie, noted above as within the normal wintering range, through Northumberland Strait and around Nova Scotia into the Bay of Fundy. Such emigration is more likely to come from the St. Lawrence than from further to the northward. Moreover the majority of records in the Bay of Fundy and southward come from the early summer months (Table X), agreeing with a displacement of animals from the estuary of the St. Lawrence in winter and a hypothesized displacement of a few of them southward in early spring. Emigration was apparently more extensive in the past, as indicated to me by a finding by Dr. J. Sherman Bleakney of Acadia University, Wolfville, Nova Scotia (*in litt.*, 18 November 1982), who sent extracts of an unpublished manuscript (Eagles, 1975). Eagles reports that in the 17th or early 18th century, the Acadians living at Grand Pré caught "white porpoises up to 17 feet long and yielding three barrels of oil" in Minas Basin, at the head of the Bay of Fundy. These could scarcely have been anything but white whales. Dr. Bleakney's information was elicited by my enquiry to him for further details about a living white whale observed in Annapolis Basin at Annapolis Royal in June and July, 1982, as reported in press accounts. Reeves & Katona (1980) show that white whales are now of unusual occurrence in the Bay of Fundy. They also document the recent occurrence of occasional white whales through the region of Cape Cod and as far south as New Jersey. Indeed, in December 1984, I was informed by Mr. Sam S. Sadove that a living white whale re-

mained in a tidal inlet at Fire Island, Long Island, New York, at risk from the propellers of sport fishing boats. Table X shows the occurrence of at least 13 extralimital southern white whales in 32 years.

We might thus conceive of the St. Lawrence white whale population as in a state of dynamic equilibrium, receiving occasional immigrants from an Arctic population to the northward, and itself sending occasional emigrants to the southward. The set of coastal currents throughout the area is in general to the southward, assisting such a postulated pattern of net movement (Sergeant & Brodie, 1969). However at the present time the Arctic populations of white whales nearest to that of the St. Lawrence — those summering in Cumberland Sound, Baffin Island and in Ungava Bay — are themselves depleted (Brodie *et al.*, 1982; Finley *et al.*, 1982). Although large numbers of white whales from a population summering in western Hudson Bay pass the winter in Hudson Strait (Finley *et al.*, 1982), the more oceanic, depleted summering populations might be supposed to winter further to seaward and southward along the Labrador coast where white whales certainly winter. As such, they would be the readiest to be displaced southward.

The St. Lawrence population too is depleted as compared with earlier centuries. Any emigration of individuals from it not balanced by immigration has an effect on its population dynamics. Present production is estimated at 42 calves (with 95% confidence limits 30 to 59); known deaths, from the rate of strandings observed in 1983 and 1984, lie between 10 and 15 animals per year and some strandings without doubt are still missed. Thus emigrants, lost southward in the Gaspé current, could make a crucial difference as to whether the population increases or not. Such a hypothesis requires testing by some totally innocuous form

TABLE IX

Stranding rate (1981-84) by age and sex group, from Table VII, compared with population composition, from Vladykov (1944). Juveniles and adolescents 290 cm or less in length; adults 350 cm or more (M) 325 cm (F) (in 20 cm groups).

Category	Number		Ratio		
	Caught	Stranded	S/C		
Female	young	30	2	0.067	0.158
	adult	46	10	0.217	
Male	young	28	4	0.143	0.198
	adult	58	13	0.224	
Male ratio	0.53	0.59			

TABLE X

Month of first sighting of white whales in Bay of Fundy or southward, 1952 to 1983.
From Reeves & Katona (1980) and other documented strandings and sightings

Month	Number
III	1
IV	1
V	3
VI	5
VII	3
Total	13

of visible marking, both in the Arctic and in the St. Lawrence, but we dare not at present experiment with an endangered population in ways that might further jeopardise its survival.

Acknowledgments

Members of the Arctic Biological Station who contributed to this study by field work, analysis, drafting or photography were Wyb Hoek, Gary Sleno and Shirley Leach; visitors Didier Marchessaux and Koenraad van Waerebeek; students Michel Verburg, Marie-Thérèse Voutsinos, Selma Low and Johanne Ouellet. This study would not have been possible without their acuteness of observation and careful recording. Among people who contributed observations of sightings or strandings were: Leone Pippard, Paul Montreuil, Ronald Greendale, Jean Boulva, Réjean De La Durantaye, Denis Tremblay, Daniel Banville, Howard Powles, Pierre Richard, Richard Sears, Francine Hone, Jean Laurin, Danielle Messier. Dr. D. Martineau, D.V.M., Dr. P. Béland and the staff of CREP in Rimouski are responsible for the significant increase in the number of reported strandings in recent years, and the information obtained from them. These data have been invaluable in this study. Thomas Smith and Michael Hammill greatly assisted with design and analysis of aerial surveys, as also did Keith Hay, while Douglas Heyland kindly loaned a light table designed for study of aerographic film. R. H. Defran gave useful advice on a visit from San Diego. Rod Morin gave linguistic aid.

As well as the Editors and two referees of this Journal, Pierre Béland, Daniel Martineau and Hal Whitehead made valuable critical comments on earlier versions of the paper. All errors or imperfections of fact or interpretation are however due solely to the author.

References

ADDISON, R. F. & P. F. BRODIE, 1977. Organochlorine residues in maternal blubber, milk, and pup blubber from grey seals (*Halichoerus grypus*) from Sable Island, Nova Scotia. — J. Fish. Res. Bd Can., 34: 937-941.

- ANDREWS, R. C., 1916. Whale hunting with gun and camera. Ch XXIII. Hunting white whales in the St. Lawrence River. — D. Appleton Co., New York and London, 333 p.
- BRAHAM, H. W., 1984. Review of reproduction in the white whale (*Delphinapterus leucas*)... with comments on stock assessment. — Rep. int. Whal. Commn. Special Issue no. 6, p. 81-89.
- BRAHAM, H. W., B. D. KROGMAN & G. M. CARROLL, 1984. Bowhead and white whale migration, distribution and abundance in the Bering, Chukchi and Beaufort Seas, 1975-78. — U.S. NOAA techn. Rept. NMFS. SSRF-778, 39 p.
- BRODIE, P. F., J. L. PARSONS & D. E. SERGEANT, 1981. Present status of the white whale (*Delphinapterus leucas*) in Cumberland Sound, Baffin Island. — Rep. int. Whal. Comm., 31: 579-582.
- DICKIE, L. M. & R. W. TRITES, 1983. The Gulf of St. Lawrence. — Pages 403-425 in B. H. Ketchum (ed.). Estuaries and enclosed seas. Elsevier, Amsterdam, 500 p.
- DOI, T., 1974. Further development of whale sighting theory. — Pages 359-368 in W. E. Schevill (ed.). The whale problem. A status report. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 419 p.
- EAGLES, D., 1975. A history of Horton township. — Privately mimeographed, Feb. 1975. Acadia University Library, Wolfville, Nova Scotia.
- FINLEY, K. J., G. W. MILLER, M. ALLARD, R. A. DAVIS & C. R. EVANS, 1982. The belugas (*Delphinapterus leucas*) of northern Québec: distribution, abundance, stock identity, catch history and management. — Can. tech. Rep. Fish. aquat. Sci., no. 1123, 57 p.
- GOVERNMENT OF CANADA, FISHERIES AND OCEANS, 1980. Beluga protection regulations made under the Fisheries Act. Regulations established by P.C. 1980-1355 and amended by P.C. 1980-2939, 12 November 1980.
- HEYLAND, J. D., 1974. Aspects of the biology of beluga (*Delphinapterus leucas* Pallas) interpreted from vertical aerial photographs. — 2nd Can. Symp. on Remote Sensing, Univ. Guelph, Guelph, (Ontario) Proc., p. 373-390.
- JOLLY, G. M., 1969. Sampling methods for aerial censuses of wildlife populations. — E. African Agric. & Forestry J. special Issue, p. 46-55.
- KHUZIN, R. S., 1963. Materialy po Opredeleniyu Vozrasta i Razmnozheniya Belukhi (*Delphinapterus leucas* Pal.). [Materials on determination of age and reproduction of beluga.] — Trudy Polyarnogo Nauchno-Issledovatel'skogo i Proektnogo Inst. Morsk. Rybn. Khoz'yarstva i Okeanografii (PINRO) 15: 263-269. Murmansk.
- LAURIN, J., 1982a. La chasse au béluga, *Delphinapterus leucas*, du Saint-Laurent et statut actuel de la population. — Carnets Zool., 42: 23-27.
- LAURIN, J., 1982b. Étude écologique et éthologique de la population de bélugas (*Delphinapterus leucas*) du fjord du Saguenay, Québec. — Thèse M. Sc., Univ. Montréal, 145 p.
- LYNAS, E. M., 1984a. Notes on the St. Lawrence River white whale population. — Oceanotec (Ocean Re-

- search Information Society) Field Report, no. 8401, 3 p.
- LYNAS, E. M., 1984b. Birth of a wild white whale. — Whales Etcetera (Connecticut Cetacean Society, Hartford), 1: 10-11.
- PIPPARD, L. & H. MALCOLM, 1978. White whales (*Delphinapterus leucas*). Observations on their distribution, population and critical habitats in the St. Lawrence and Saguenay rivers. — Canada, Dept. of Indian and Northern Affairs, Parks Canada, Project C 1632 — Contract 76-190, Nov. 1978, 160 p., processed.
- REEVES, R. R. & S. K. KATONA, 1980. Extralimital records of white whales (*Delphinapterus leucas*) in eastern North American waters. — Can. Field-Nat., 94: 239-247.
- REEVES, R. R. & E. MITCHELL, 1984. Catch history and initial population of white whales *Delphinapterus leucas* in the River and Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. — Naturaliste can., 111: 63-121.
- RINGER, R. K., 1981. The effects of environmental contaminants on reproduction in the mink (*Mustela vison*). — Pages 232-237 in D. Gilmore & B. Cook (eds.). Environmental factors in mammal reproduction. Univ. Park Press Baltimore.
- SERGEANT, D. E., 1973a. Feeding, growth and productivity of northwest Atlantic harp seals (*Pagophilus groenlandicus*). — J. Fish. Res. Bd Can., 30: 17-29.
- SERGEANT, D. E., 1973b. Biology of white whales (*Delphinapterus leucas*) in western Hudson Bay. — J. Fish. Res. Bd Can., 30: 1065-1090.
- SERGEANT, D. E., 1978. Ekologicheskaya Izolyatsiya Nekotorykh Kitoobraznykh (Ecological isolation in some cetacea). — Pages 20-33 in A. V. Yablokov & W. E. Evans (eds.). Novoe v Izuchenii Kitoobraznykh i Lastonogykh (Advances in the study of whales and seals). Academy of sciences of the USSR. A. N. Severtsov Institute of evolutionary morphology and ecology of animals. Izdatel'stvo Nauka, Moskva.
- SERGEANT, D. E., 1980. Levels of mercury and organochlorine residues in tissues of sea mammals from the St. Lawrence Estuary. — Int. Council Expl. Sea., Mar. Env. Quality Ctee, C. M. 1980/E: 55, 10 p., processed.
- SERGEANT, D. E., 1981. On permissible exploitation rates of Monodontidae. — Rep. int. Whal. Commn., 31: 583-586.
- SERGEANT, D. E. & P. F. BRODIE, 1969. Body size in white whales *Delphinapterus leucas*. — J. Fish. Res. Bd Can., 26: 2561-2580.
- SERGEANT, D. E. & W. HOEK, 1973. Whale-watching. — Nature Canada (Ottawa), 2: 27-30.
- SERGEANT, D. E. & G. A. WILLIAMS, 1983. Two recent entrapments of narwhals, *Monodon monoceros*, in arctic Canada. — Canadian Field-Nat., 97: 459-460.
- SLENO, G. A. & A. W. MANSFIELD, 1978. Aerial photography of marine mammals using a radio-controlled model aircraft. — Fisheries and Environment Canada, Fisheries and Marine Service, MS Rep. no. 1457, 7 p. Arctic Biol. Sta., Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec).
- SMITH, T. G., M. O. HAMMILL, D. J. BURRAGE & G. A. SLENO (1985). Distribution and abundance of belugas, *Delphinapterus leucas* and narwhals *Monodon monoceros* in the Canadian High Arctic. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 42: 676-684.
- TANABE, S., R. TATSUKAWA, K. MARUYAMA & N. MIYAZAKI, 1982. Transplacental transfer of PCBs and chlorinated hydrocarbon pesticides from the pregnant striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) to her foetus. — Agric. Biol. Chem. (Tokyo), 46: 1249-1254.
- VLADYKOV, V. D., 1944. Études sur les mammifères aquatiques. III. Chasse, biologie et valeur économique du marsouin blanc ou béluga (*Delphinapterus leucas*) du fleuve et du golfe Saint-Laurent. — Contrib. Inst. Biol., Univ. Montréal, n° 15, 194 p.

SHALLOW WATER MARINE BENTHIC MOLLUSCS (BIVALVIA, GASTROPODA, AMPHINEURA) COLLECTED IN THE VICINITY OF THE NUVUK ISLANDS, NORTHWEST TERRITORIES, CANADA¹

K. D. GILKINSON², J. M. GREEN and D. W. KEATS

*Department of Biology, and Marine Sciences Research
Laboratory, Memorial University of Newfoundland, St. John's,
Newfoundland, A1B 3X9*

Résumé

Un inventaire des mollusques des fonds marins d'eau peu profonde de la région des îles Nuvuk près de l'embouchure sud-ouest du détroit d'Hudson a été réalisé à l'aide d'un SCUBA en août 1983. Vingt-deux gastéropodes, onze bivalves et deux espèces d'amphineures ont été récoltés. Les gastéropodes étaient surtout abondants sur les macrophytes des chenaux parmi les îles. Les bivalves épibenthiques utilisent les macrophytes comme substrat de colonisation. Il y a concordance entre les aires de répartition géographique des bivalves observées et celles que permettraient de prédire le rôle de frontière joué par le détroit d'Hudson entre les eaux arctiques et subarctiques. L'on considère que les gastéropodes et amphineures récoltés ont une vaste répartition dans l'Arctique canadien ou sont à répartition arctique-atlantique, alors que les bivalves appartiennent à des provinces fauniques distinctes. Ceux qui ont une vaste répartition peuvent appartenir à des provinces subarctiques.

Abstract

A survey of the shallow water marine benthic molluscs, from the Nuvuk Islands region near the southwestern entrance to Hudson Strait, was conducted using SCUBA in August 1983. Twenty-two gastropod, eleven bivalve and two amphineuran species were collected. Gastropods were most numerous on macrophytes in channels among the islands. Epibenthic bivalves utilized macrophytes as settlement substrates. Bivalve species recorded in the present study are consistent with expectations based upon the role which Hudson Strait plays as a boundary, with intermixing, between polar (arctic) and mixed faunal zones. Gastropod and amphineuran species collected in the study area are considered to be widespread in arctic Canada or have extensive arctic-atlantic distributions, whereas bivalves belong to distinct faunal provinces although extensive species ranges can be associated with certain subarctic provinces.

Introduction

The first incidental collections of molluscs from Canadian Arctic waters were made in the nineteenth century by explorers seeking the Northwest Passage or the North Pole (Macpherson, 1971). Whalers, geologists and biologists also made incidental collections. Lubinsky (1980) has reviewed the literature pertaining to Canadian eastern Arctic bivalve collections. Whiteaves' (1901) list of marine invertebrates from eastern Canada includes a few Arctic records. Stimpson (1861, cited in Lu-

binsky, 1980) was the first to provide data on the bivalves of the Hudson Bay, Hudson Strait, and Ungava Bay regions.

The marine Canadian Arctic encompasses a central (Archipelago) and an eastern Arctic, the latter formed by Foxe Basin, Hudson Bay, Hudson Strait, and the coastal waters of Labrador. This large area has been subdivided into Arctic and Subarctic zones on the basis of faunal composition (Lubinsky, 1980). Dunbar (1968) classified areas of polar water masses as the marine Arctic zone and areas of mixed water as the Subarctic zone. Additional regional mollusc collections are required to fill gaps in our knowledge of Arctic zoogeography, including postglacial movements of molluscs. Descriptions of habitat and species associations are lacking, since most benthic col-

¹ Contributions of the Marine Sciences Research Laboratory no. 622.

² Present address: Newfoundland Environmental Consultants Limited, 36 Pippy Place, St. John's, Nfld. A1B 3X4.

lections have been made by dredging. The present study involved the use of SCUBA to provide more data on the molluscan fauna in an area at the southwestern entrance to Hudson Strait. The following information is the result of specimens and data obtained during 23 dives in the Nuvuk Islands region. Habitat descriptions at collection sites are included.

Materials and methods

STUDY AREA

The study area lies in southwestern Hudson Strait, in the vicinity of the Nuvuk Islands (Fig. 1) and this region consists of small islands interspersed with narrow, generally shallow marine channels, approximately 100 m in width and < 10 m in depth. The channels experience relatively strong semidiurnal tidal currents, and polar water (via Foxe Channel) mixes with eastern Hudson Strait water (Lubinsky, 1980). The maximum tidal amplitude is approximately 2 m. Substrates are silty with mid-channel regions of unsorted gravel, cobble and scattered small and large boulders. The sides of channels consist of exposed bedrock,

gravel, or in certain cases, soft mud. A significant feature of these channels is dense subtidal algal vegetation, predominantly *Laminaria longicruris*, with *Alaria esculenta*, *Agarum cribrosum*, *Chorda filum*, *Desmarestia aculeata*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Laminaria digitata*, *L. solidungula* and *Saccorhiza dermatodea*.

FIELD COLLECTIONS

Benthic molluscs were collected during August, 1983 on twenty-three SCUBA dives at four sites (Fig. 1). Abundance (highest to lowest: abundant, numerous, scarce) and spatial distribution (i.e. common throughout the dive site, localized in distribution and rare) was noted for each species. The area covered at each dive site varied (e.g. 100-200 m²), but because dives lasted for a minimum period of fifty minutes, we consider that sufficient area was covered to permit the assessment of species distributions. Species lists from sites 2, 3 and 4 are not complete, since these sites were visited less frequently than site 1. Specimens were categorized as live (L) or empty shell (E) collections.

The type of substrate and vegetation were noted at each site. Specimens were initially pre-

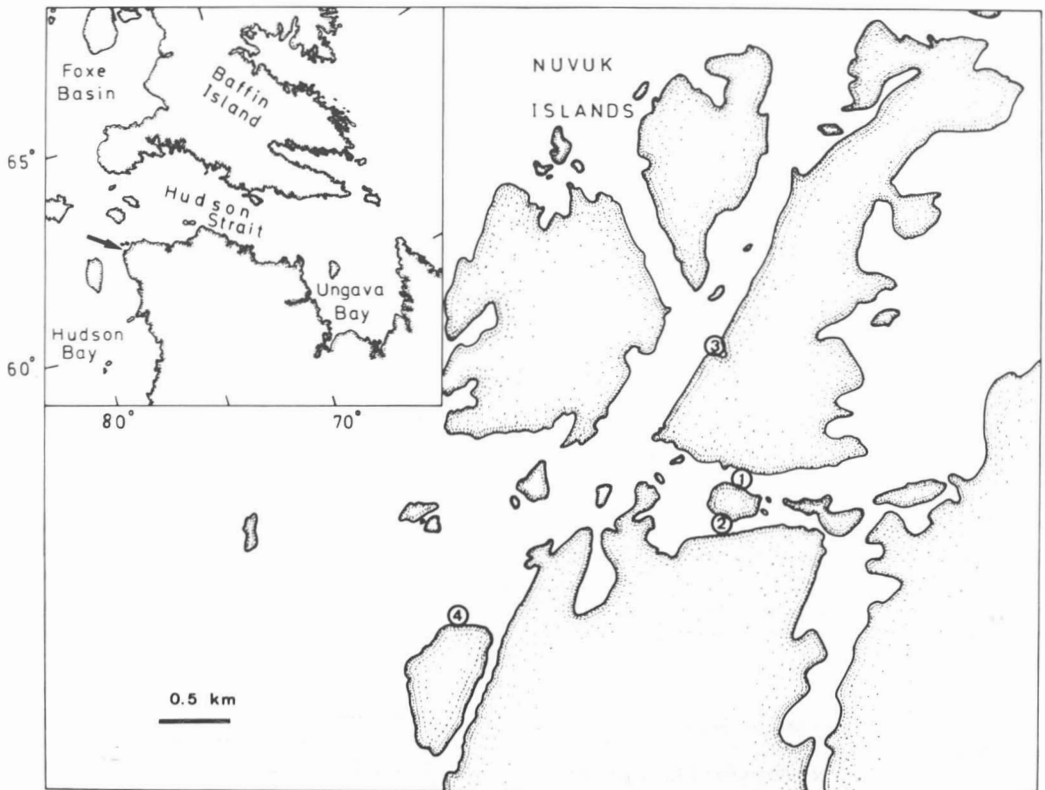


Figure 1. Study sites in the Nuvuk Islands region.

served in formalin and later transferred to 80% ethanol, or were preserved dry. Representative specimens of all gastropod and amphineuran species were deposited in the National Museum of Natural Sciences of Canada, Ottawa (catalogue numbers 86728 through 86749).

Results

SITE 1

Mollusc species collected at this site are listed in Table I. The substrate was largely muddy with numerous small boulders and patches of gravel and cobbles. The upper intertidal zone was devoid of large algae; only *Ullothrix* sp. and other microalgae were present. The lower intertidal zone

had ca. 100% coverage of suitable substrate by *Fucus distichus* ssp. *evanescens*. The immediate subtidal to ca. 3 m was heavily populated by the large filamentous brown alga *Dictyosiphon foeniculaceus*. Algal cover in the remainder of the subtidal exceeded 80%, and consisted mainly of the kelps *Laminaria longicruris* which formed dense forests, with a rich flora of associated species such as *Agarum cribrosum*, *Alaria esculenta*, *Laminaria solidungula* and *Saccorhiza dermatodea*. *Agarum cribrosum* (> 80% cover) formed a dense association on rocks on the south side of the channel.

The gastropod *Margarites helicinus*, the most abundant mollusc, was found primarily on the surfaces of macrophyte thalli and usually co-occurred with the less common *M. costalis* and *M.*

TABLE I

Benthic molluscs collected in the vicinity of the Nuvuk Islands, N.W.T. during August, 1983

Species	Distribution	Abundance	Cond.*	Hab.**	Site
BIVALVIA					
Astartidae					
<i>Astarte warhami</i> (Hancock, 1846)	Common	Numerous	L,E	s	1
<i>A. borealis</i> (Schumaker, 1817) var. <i>withami</i> (Wood)	Common	Numerous	L,E	s	1,3
Cardiidae					
<i>Clinocardium ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	Localized	Numerous	L,E	s	1,3
Hiatellidae					
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1758)	Common	Numerous	L,E	c,b,a	1,3
Myidae					
<i>Mya truncata</i> (Linnaeus, 1758)	Common	Abundant	L,E	s	1,3,4
Mytilidae					
<i>Mytilus edulis</i> (Linnaeus, 1758)	Localized	Abundant	L,E	s,c,a	1,2
<i>Crenella faba</i> (Muller, 1776)	Localized	Numerous	L	a	1
<i>Musculus discors</i> (Linnaeus, 1767) var. <i>substriata</i> (Gray, 1824)	Single specimen		E	a	1
Pectinidae					
<i>Chlamys islandica</i> (Muller, 1776)	Localized	Numerous	L,E	g,c,s	1
Tellinidae					
<i>Macoma balthica</i> (Linnaeus, 1758)	Common	Numerous	L,E	s	1,2
Thyasiridae					
<i>Axinopsida orbiculata</i> (G.O. Sars, 1878)	Single specimen		L	s	1
GASTROPODA					
Acmaeidae					
<i>Acmaea testudinalis</i> (Muller, 1776)	Common	Abundant	L,E	c,b,a	1,2
<i>A. rubella</i> (Fabricius, 1780)	Common	Numerous	L	c,b,a	1,2
Buccinidae					
<i>Buccinum undatum</i> (Linnaeus, 1758)	Common	Numerous	L	a,s	1
<i>B. ciliatum</i> (Fabricius, 1780)	Common	Numerous	L	a,s	1
<i>B. cyaneum</i> (Bruguiere, 1792)	Common	Numerous	L	a,s	1
<i>B. cf. totteni</i> (Stimpson, 1865)	Common	Numerous	L	a,s	1
Rissoidae					
<i>Cingula castanea</i> (Moller, 1842)	Common	Numerous	L,E	g	1
<i>C. cf. globula</i> (Moller)	Common	Numerous	L,E	g	1
<i>Alvania cf. mighelsi</i> (Stimpson)	Common	Numerous	L	a	1
Lepetidae					
<i>Lepeta caeca</i> (Muller, 1776)	Localized	Scarce	L	c,b	1

TABLE I (continued)

Species	Distribution	Abundance	Cond.*	Hab.**	Site
Littorinidae					
<i>Littorina obtusata</i> (Linnaeus, 1758)	Localized	Scarce	L	l	1
<i>L. saxatilis</i> (Olivi, 1792)	Common	Abundant	L	l	1
Naticidae					
<i>Lunatia pallida</i> (Broderip and Sowerby, 1829)	Single specimen		E	s	1
Muricidae					
<i>Boreotrophon fabricii</i> (Moller, 1842)	Localized	Scarce	L,E	g,s	1
Trochidae					
<i>Margarites costalis</i> (Gould, 1841)	Localized	Numerous	L	a	1,2
<i>M. groenlandicus</i> (Gmelin, 1791)	Localized	Numerous	L	a	1,2
<i>M. helycinus</i> (Phipps, 1774)	Common	Abundant	L	a	1,2,3,4
Turridae					
<i>Oenopota pyramidalis</i> (Strom, 1788)	Common	Numerous	L	a	1
<i>O. reticulata</i> (Brown, 1827)	Common	Numerous	L	a	1
<i>O. turricula</i> (Montagu, 1803)	Common	Numerous	L	a	1
Scaphandridae					
<i>Cylichna occulta</i> (Mighels and Adams, 1842)	Single specimen		L	?	1
<i>C. sp.</i>	Single specimen		L	?	1
AMPHINEURA					
Lepidochitonidae					
<i>Tonicella marmorea</i> (Fabricius, 1780)	Common	Abundant	L	c,b	1
Ischnochitonidae					
<i>Stenosemus</i> (= <i>Lophyochiton</i>) <i>albus</i> (Linnaeus, 1767)	Common	Numerous	L	c,b	1

* L: live specimens; E: empty shell (s)

** a: algal surfaces; b: boulder; c: cobble; g: gravel; l: intertidal rock and algal surfaces; s: soft sediment (silt or mud)

groenlandicus. Egg masses (of *Margarites* spp.) were common on the same algal surfaces. Adult and juvenile *Buccinum* spp. were common on seaweeds but were never abundant. Limpets were abundant on rock surfaces. *Acmaea testudinalis* was more abundant than *A. rubella*. Most specimens of *A. testudinalis* were small (< 10 mm) except in the low intertidal adjacent to site 1 where several large specimens (20-25 mm) were found under *Fucus distichus* ssp. *evanescens*. Large (20-25 mm) *Tonicella marmorea* and small (approximately 10 mm) *Stenosemus* (= *Lophyochiton*) *albus* were common but not abundant on rock surfaces. *Stenosemus albus* was less frequently observed than *T. marmorea*. Several live specimens and empty shells of the rare *Boreotrophon fabricii* were found on the substrate surface.

In shallow water, the dense populations of the filamentous brown algae *Dictyosiphon* provided cover for juvenile fish and invertebrates. *Mytilus edulis* spat and small individuals of the gastropod genus *Oenopota* were abundant on the *Dictyosiphon*. Towards the mid-channel, *Cingula* spp. occurred on patches of fine gravel (< 5 mm grain diameter). *Littorina saxatilis* (ranging from 5 to 14 mm in shell height) was very abundant in the intertidal, on rock, sediment and *Fucus* plants.

Littorina obtusata was found (rarely) on low intertidal *Fucus*. *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* were not observed in the subtidal zone.

Infaunal *Mya truncata* were abundant and common in soft substrates. *Hiatella arctica* were common in crevices between rocks, and in algal holdfasts. Empty shells of both species were abundant on the substrate. The presence of infaunal *Mya truncata* was indicated by a slightly protruding siphon which would be quickly retracted when touched. *Macoma balthica* shells (mostly empty) were common on coarse substrates. Both small and large individuals of *Astarte borealis* and *A. warhami* were found on coarse substrates. *Chlamys islandica* was numerous on coarse substrates and occurred mostly as empty shells. It was not possible to estimate the abundance of adult *Axinopsida orbiculata* because of their small size (< 6 mm). Juveniles of an unidentified species of bivalve were also collected. They were about 2 mm in shell length, opaque in colour with a small centrally located orange "spot", complete with a byssal attachment.

Large (40-50 mm) *Mytilus edulis* formed beds in the low intertidal along the channel on a soft mud substrate. Shells were glossy, dark blue to black, thin, and generally displayed little erosion

except at the umbones. Several specimens were of the variety *M. edulis pellucidus*. Subtidal mussels were rare in this region, in which predators such as *Leptasterias polaris* and *Hyas* sp. were common.

SITE 2

This site was located in another narrow marine channel, situated between a small island and the Québec mainland (Fig. 1). The substrate was silt with scattered cobble and boulders. The *Fucus* band was present in the low intertidal on large rocks. *Dictyosiphon foeniculaceus* dominated in shallow water with *Desmarestia aculeata* and *D. viridis* being very abundant slightly deeper. Below that dense kelp beds occurred, and were dominated by *Laminaria longicruris* with abundant *Agarum cribrosum*, *Alaria esculenta*, *Chorda filum*, *C. tomentosa*, *Laminaria digitata*, *L. solidungula* and *Saccorhiza dermatodea*. Most molluscs encountered were gastropods, primarily *Margarites* spp. as well as limpets (see Table I). Bivalves were rare except for scattered empty shells of *Macoma balthica*.

SITE 3

This site was situated in a small cove on the west side of Nuvuk Islands. Substrate was largely sandy with small rocks on which algal growth was dense. *Laminaria digitata* and *L. longicruris* were the predominant species in shallow water, and *L. solidungula* with *Agarum cribrosum* predominated in deeper water. *Margarites* spp. were again numerous to abundant on kelp fronds. One large unidentified *Buccinum* was found on a kelp frond. *Astarte borealis*, *Clinocardium ciliatum* and *Mya truncata* were numerous. In shallow water empty *H. arctica* shells were numerous. Many of these shells, as well as above sea-level accumulations, were of glacial origin.

SITE 4

This site was situated off an island, and did not lie within a shallow marine channel. The *Fucus* band was present in the low intertidal. In the immediate subtidal zone (< 3 m) *Fucus distichus*, *Agarum cribrosum*, *Alaria esculenta*, *Laminaria digitata*, *L. longicruris*, *L. solidungula*, and *Saccorhiza dermatodea* formed a dense assemblage. Below that, to ca. 10 m *Laminaria longicruris* (up to 5-6 m in length) formed a forest-like canopy. At a depth of about 15 m *Laminaria solidungula* and *Agarum cribrosum* were the dominant vegetation. Substrate at these depths consisted of an unconsolidated coarse sand mixture. At depths greater than 15 m the substrate consisted of hard-packed sand with no rocks and little or no algal

cover. In shallow water (< 15 m) *M. helicinus* was abundant on algal thalli. The molluscan fauna was quite sparse in deeper water. At 20 m visibility was poor due to suspended sediment. Siltation at this depth might exclude epifaunal organisms; however, this remains to be assessed. One infaunal *Mya truncata* was dug up but the abundance of this species was not assessed. No empty shells were seen on the substrate.

At another location at the western end of Hudson Strait snorkeling observations in shallow water (< 2 m) revealed a dense subtidal population of small (< 35 mm) *M. edulis* attached to dense growths of *Fucus distichus* ssp. *evanescens*. Here, two empty shells of *Musculus discors* were collected and appeared to be *M. discors* var. *substriata* Gray as described by Lubinsky (1980).

Discussion

ZOOGEOGRAPHY

Bivalves

Past glacial events in the Canadian Arctic have carved a complex zoogeographic mosaic in which biogeographers have delineated Arctic and Subarctic zones, subzones and provinces on the basis of bivalve assemblages (see Lubinsky, 1980). Hudson Strait is an important boundary between the zones of polar and mixed faunas, experiencing a strong influence from polar waters. Littoral regions are essentially subarctic due to solar heating, but arctic species occur in deeper, polar water. The bivalve species collected in this study support this classification of Hudson Strait. *Astarte warhami* was described by Lubinsky (1980) as a high arctic circumpolar species characterizing waters of polar origin, although it occurs as far south as Labrador. *Crenella faba* is classified as a Northwest Atlantic subarctic species which enters the Canadian eastern Arctic with currents of mixed waters. The water mass properties and/or current patterns, resulting from the mixing of polar water (via Foxe Channel) with Atlantic water in Hudson Strait would account for the presence of both of these species in the study area.

Astarte borealis, *Clinocardium ciliatum* and *Musculus discors* are classified as arctic species with boreal outposts. Both *A. borealis* and *M. discors* have panarctic circumpolar distributions. *Axinopsida orbiculata* is a panarctic species but its distribution remains to be elucidated for two reasons: it has a small adult size, and it is confused with *Thyasira gouldi* (Lubinsky, 1980). *Mya truncata* is a circumpolar, boreal-arctic species. Lubinsky (1980) stated that both elongated and shortened forms occur in the Canadian Arctic.

She suggested that the shortened form, *M. truncata* (Linné) var. *uddevalensis* (Forbes, 1846) is the most common form in collections from this region, but she does not provide descriptions. Foster (1946) considered the form *uddevalensis* to be an extreme variant of the typical *truncata* "characterized by having a very obliquely truncated posterior margin which sloped anteriorly toward the base to a point almost under the umbones." Specimens of *Mya truncata* collected from the vicinity of the Nuvuk Islands, although definitely truncate, do not fit this description. They closely resemble Foster's Maine specimens (Foster, 1946, Fig. 1-4).

Chlamys islandica and *M. edulis* are both described as boreal-subarctic species (Lubinsky, 1980). *Mytilus edulis*, however, extends into those arctic regions where there is surficial water layer warming. *Chlamys islandica* was found in shallow water in this study but because it requires cold water it submerges into deep water at boreal latitudes. *Macoma balthica* is classified as a boreal, shallow water species with outposts in the Subarctic. Specimens collected in this study were all small, characteristic of the dwarfing which occurs in this species as one proceeds northwards (Lubinsky, 1980). Despite its specific epithet *H. arctica* is circumpolar and considered cosmopolitan.

Lubinsky (1980) stated that the southern ranges of arctic bivalves differ; some only occur north of Hudson Strait while others extend south to the Labrador shelf. Some species have outposts as far south as Cape Cod but they are confined to deep water towards the south. Subarctic bivalves occur mainly in the Canadian eastern Arctic and coastal Labrador with southern ranges extending to Cape Cod. Northern limits of distribution vary. In terms of the bivalve fauna it is appropriate to consider the Canadian Subarctic zone as extending south from Hudson Strait/southern Baffin Island. Dunbar (1968) has placed the southern boundary of the Subarctic zone at the southern shores of Newfoundland. Steele (1975) concludes that the nearshore fauna of coastal Newfoundland is predominantly boreal although offshore deeper water communities are subarctic.

The general trend of the bivalve fauna of the Canadian Arctic is the southward replacement of arctic species by subarctic species. Within Hudson Strait, taken as a whole, there is roughly an even composition of arctic and subarctic species (Lubinsky, 1980). Consistent with this (excluding boreal-arctic and boreal-subarctic species) two arctic species (*Astarte warhami* and *Axinopsida orbiculata*) and one subarctic species (*C. faba*) were collected during this study.

Lubinsky (1980) records several bivalve species collected from the vicinity of the southwestern entrance to Hudson Strait; species which were not observed in the present study. These are: *Cyclocardia borealis* (generally at depths > 25 m), *Macoma calcarea*, *Pandora glacialis* (rare), *Yoldia hyperborea*, and *Yoldiella lenticula*.

Gastropods and amphineurans

Faunal provinces have not been demonstrated for arctic gastropods and chitons. Macpherson (1968) stated that approximately 80% of arctic species of gastropods, chitons and scaphopods have extensive ranges, evidence of their high tolerance of environmental variation. Species have been placed into broad zoogeographic categories (Macpherson, 1971). Species collected in this study: *Acmaea testudinalis*, *Buccinum ciliatum*, *Lepeta caeca*, *Lunatia pallida*, *Margarites costalis*, *M. helycinus*, *Oenopota* spp., *Stenosemus albus*, and *Tonicella marmorea* are considered widespread in arctic Canada. Species with an arctic-atlantic distribution but which may prove to be widespread in the Arctic also, include: *Acmaea rubella*, *Boreotrophon fabricii*, *Buccinum cyaneum*, *B. totteni*, *Cingula castanea*, *Littorina saxatilis*, and *Margarites groenlandicus*. *Lepeta caeca*, *Stenosemus albus* and *Margarites helycinus* are also found in Atlantic waters surrounding Newfoundland (K. Gilkinson, pers. observ.). *Littorina obtusata* is considered a boreal species. Its main region of distribution extends from Labrador to New Jersey (Abbott, 1974) although it is apparently rare north of the Strait of Belle Isle (B. Hooper, pers. comm.). In the Nuvuk Islands region, *L. obtusata* was relatively rare. This species was previously recorded as *Littorina palliata* by Halkett (1898). He reported its occurrence in Hudson Strait as extending from western Ungava Bay to King George Sound.

The following species were reported by Macpherson (1971) to occur in the vicinity of the southwestern entrance to Hudson Strait but were not observed in the present study: *Apporhais occidentalis*, *Boreotrophon truncatus*, *Buccinum glaciale*, all as empty shells, and *B. moerchi*. *Boreotrophon fabricii* and *Margarites costalis* have only previously been collected in this region as empty shells.

HABITAT

Lubinsky (1980) states that within the northern Subarctic province which includes Hudson Strait, tidal mixing is intensive and the vegetation rich. This is true for the present study area; available substrates were 80-100% covered with algae which are important as habitat for gastropods and

bivalves. The dense algal vegetation in these marine channels provides extensive surface area for gastropods, a substrate for egg deposition, and food for herbivorous species such as *Margarites* species. The abundant macroalgae increase the surface area available to gastropods, and this is important in view of the predominance of soft, one-dimensional substrate. Gastropods are often the numerically dominant invertebrate on algal surfaces in the Arctic, despite the fact that they represent a small contribution to overall biomass (Thorson, 1933). Filamentous algae supported primary settlement of *Mytilus edulis*. At one locality *Fucus* supported adult *M. edulis*, and in the low intertidal at site 1, populations of *Crenella faba*. Holdfasts of the Laminariales supported *Hiatella arctica* populations. Rock surfaces also provided habitat for gastropod and amphineuran species.

Acknowledgments

The authors would like to thank Dr. Irene Lubinsky (University of Manitoba) and Muriel Smith (National Museum of Natural Sciences, Ottawa) for identifying or verifying bivalves, and gastropods/amphineurans, respectively. We are grateful to Bob Hooper and Ian Emerson for critically reviewing the manuscript. We especially thank Tony Gaston, Canadian Wildlife Service and David Cairns, Memorial University for logistical and field services. We are grateful to the Canadian Coastguard for transportation and to personnel at Akaluit Research Laboratory, Frobisher Bay for logistical support. Guy Martel's assistance in diving and collecting is gratefully acknowledged.

Funding was provided through the Canadian Wildlife Service, from Northern Science Training Grants and an operating NSERC grant awarded to J.M.G.

References

- ABBOTT, R. T., 1974. American seashells. 2nd ed. — Van Nostrand Reinhold Company, New York, 663 p.
- DUNBAR, M. J., 1968. Ecological development in polar regions. A study in evolution. — Prentice-Hall Inc., New Jersey, 119 p.
- FOSTER, R. W., 1946. The genus *Mya* in the Western Atlantic. Monographs of the marine mollusks of the Western Atlantic. — Johnsonia, 2: 28-35.
- HALKETT, A., 1898. List of zoological specimens etc., collected by Dr. Wakeham and Mr. Low at various points in Hudson Bay and Strait during season of 1897, in Report of the Expedition to Hudson Bay and Cumberland Gulf in the Steamship "Diana" in the year 1897. — Mar. and Fish., Sess. Pap., 11b: 80-83.
- LUBINSKY, I., 1980. Marine bivalve molluscs of the Canadian central and eastern arctic: faunal composition and zoogeography. — Can. Bull. Fish. aquat. Sci. no. 207, 111 p.
- MACPHERSON, E., 1968. Distribution of Canadian Arctic marine Gastropoda. — Ann. Repts. for 1967. Amer. Malac. Union: 19-21.
- MACPHERSON, E., 1971. The marine molluscs of arctic Canada. Prosobranch gastropods, chitons and scaphopods. — Publ. biol. Oceanogr. natn. Mus. nat. Sci. Canada, no. 3, 149 p.
- STEELE, D. H., 1975. Marine climate and the biogeography of the surface waters in the Northwest Atlantic. — Naturaliste can., 102: 189-198.
- STIMPSON, W., 1861. On the marine shells brought by Mr. Drexla from Hudson Bay. — Proc. Acad. nat. Sci., 13: 1-97.
- THORSON, G., 1933. Investigations on shallow water animal communities in the Franz Joseph Fiord (East Greenland) and adjacent waters. — Medd. Om Gron., 100(2), 68 p.
- WHITEAVES, J. F., 1901. Catalogue of the marine invertebrata of eastern Canada. — Publ. Geol. Surv. Can., 772: 271.

MODÉLISATION DE LA MARÉE ET DES VAGUES DE TEMPÊTE DANS L'ESTUAIRE ET LE GOLFE DU SAINT-LAURENT¹

Y. OUELLET

*Département de génie civil, Université Laval
Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4*

et

D. MALTAIS

*Groupe Conseil Harold Sohier & Associés
6499 boul. des Gradins, Québec (Québec) G2J 1B1*

Résumé

Nous avons élaboré un modèle numérique pour décrire le comportement des vagues de tempête (ondes longues) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Les données d'entrée sont tirées de cartes synoptiques, représentant des tempêtes caractéristiques. Le modèle utilise trois limites ouvertes, soit: le détroit de Cabot, le détroit de Belle-Isle et l'estuaire du Saint-Laurent. Six stations marégraphiques servent à l'excitation du modèle et onze autres pour la vérification des résultats. L'étalonnage du modèle s'effectue à partir d'une période calme, c'est-à-dire une période où les différences entre les niveaux prédits et mesurés sont minimales. On néglige alors l'effet du vent et de la pression atmosphérique. Par la suite, nous introduisons ces deux composantes dans le modèle et nous faisons des séries d'essais avec et sans la marée aux trois limites. Les résultats nous permettent de voir comment ces deux excitations agissent indépendamment l'une de l'autre et d'examiner l'influence de la topographie locale sur la propagation des ondes de tempêtes. Nous présentons enfin une discussion sur les particularités de cette approche pour la description de ce phénomène.

Abstract

A numerical model has been developed to study the storm surges (long waves) in the estuary and the gulf of St. Lawrence. The input data were taken from synoptic charts. Three open boundaries were used: the Cabot and Belle-Isle straits, and the estuary of the St. Lawrence. Six tidal stations were used to run the model, and eleven other to verify the results. The model's fine tuning was done during a calm period, i.e. a period when the differences between predicted and measured levels are minimum. The effects of wind and atmospheric pressure were then neglected. Subsequently these two factors were introduced in the model and a series of tests was done at the boundaries, with and without the tide. The results obtained show how the winds and atmospheric pressure act independently on one another. These results were also used to study the influence of the local topography on storm surges. A discussion on the use of a numerical model to describe storm surges in the estuary and the gulf of St. Lawrence is also presented in regard to other methods.

Introduction

Les études d'océanographie physique portent sur de nombreux phénomènes: propagation de la marée, intrusion saline, érosion, courants, vagues de tempête, etc. L'onde de tempête ou vague de tempête («storm surge»), qui fait l'objet de cette étude, se définit comme un mouvement transitoire, de longue période, du niveau d'eau,

déplacé de son point d'équilibre par les perturbations atmosphériques (Lacombe, 1965; Le Méhauté, 1976). L'étude de ce phénomène s'impose surtout à cause de l'impact des vagues de tempête sur les zones littorales résidentielles, industrielles ou agricoles, sur l'érosion et l'inondation des terrains et sur la navigation. Par conséquent, la fréquence et l'amplitude de ces vagues constituent des paramètres importants pour le dimensionnement des ouvrages de protection.

Les ondes de tempête de grande amplitude peuvent être générées par des systèmes météo-

¹ Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

rologiques tropicaux tels que les ouragans (tempêtes tropicales où la vitesse maximale des vents atteint au moins 120 km/h). Ces systèmes météorologiques sont assez bien définis (symétrie) et génèrent des vents qui circulent autour du centre ou «œil» de la tempête, lieu de plus basse pression et vents légers (Harris, 1958; U.S. Army Corps of Engineers, 1977). Cependant, de tels systèmes ne s'observent pas au Canada où, ce sont les cyclones extra-tropicaux résultant de la rencontre d'un front froid et d'un front chaud qui causent les ondes de tempête. La circulation des vents associée à ces systèmes météorologiques est moins symétrique que celle générée par les ouragans.

En pratique, il existe deux approches principales pour déterminer l'amplitude de l'onde de tempête selon que l'on fait appel aux données météorologiques ou aux enregistrements du niveau d'eau. Dans le premier cas, on fait généralement appel à un modèle numérique aux différences finies ou aux éléments finis pour résoudre le système d'équations régissant le mouvement (Welande, 1961). Dans le second cas, on y arrive soit en filtrant les données horaires par un filtre passe-bas qui élimine les oscillations diurnes et semi-diurnes, soit en soustrayant des valeurs horaires de la valeur prédite de la marée (Godin, 1975; Ouellet *et al.*, 1982). Chacune de ces méthodes a ses avantages et ses inconvénients en fonction des résultats recherchés.

Plusieurs nappes d'eau ont déjà été étudiées à l'aide d'un traitement numérique (Briand, 1980; Murty, 1984). La région des Grands Lacs a été examinée par plusieurs chercheurs: Ewing *et al.* (1954); Platzman (1958); Donn (1959); Mortimer (1965); Rockwell (1966); Freeman & Murty (1972); Murty & Polavarapu (1975); Tsai & Chang (1977). La baie James l'a été par Godin (1975); la baie d'Hudson, par Yuen & Murty (1972); la baie de Galveston, par Reid & Bodine (1968); la côte nord-est des États-Unis, par Pore & Richardson (1972); la mer de Beaufort, par Henry & Heaps (1976); la mer du Nord, par Corkan (1948, 1950), Welande (1961) et Prandle & Wolf (1978). On ne retrouve pas ce type d'étude pour l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, si ce n'est une description statistique (Briand, 1980; El-Sabh *et al.*, 1984).

Cette étude vise à décrire la propagation des vagues de tempête dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent à l'aide d'une modélisation numérique. Elle comporte deux volets: d'abord simuler la marée dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (fig. 1) en période calme, puis introduire dans ce modèle les forces générées par le passage d'une perturbation atmosphérique. Les ob-

jectifs spécifiques poursuivis sont de déterminer l'influence du frottement, du pas de discrétisation dans l'espace Δs et de l'intervalle de temps Δt du modèle hydrodynamique décrivant la propagation de la marée en période calme, c'est-à-dire en l'absence de tempête; de comparer les influences respectives de la pression atmosphérique et du vent exercées à la surface de l'eau sur les variations du niveau d'eau par rapport à la marée; d'étudier l'influence de la topographie locale sur la génération des ondes de tempête et les conditions de l'utilisation de cette approche numérique pour la description de ce phénomène.

Méthodes

ÉQUATIONS DE BASE DU MODÈLE MATHÉMATIQUE

À partir des équations du mouvement et en respectant le principe de la conservation de la masse dans le temps, on obtient les équations bidimensionnelles suivantes d'après la théorie classique de la propagation des ondes longues dans un milieu peu profond. Le système de coordonnées cartésiennes utilisé est pris dans le plan comme étant la surface d'eau au repos. Les directions est, nord et verticale correspondent respectivement aux directions x , y et z .

$$\frac{\partial U}{\partial t} + U \frac{\partial U}{\partial x} + V \frac{\partial U}{\partial y} - fV + g \frac{\partial \eta}{\partial x} +$$

$$g \frac{U(U^2 + V^2)^{1/2}}{C^2(h + \eta)} = \frac{1}{\rho} \left[\frac{\tau_x^s}{(h + \eta)} - \frac{\partial p_o}{\partial x} \right] \quad (1)$$

$$\frac{\partial V}{\partial t} + U \frac{\partial V}{\partial x} + V \frac{\partial V}{\partial y} - fU + g \frac{\partial \eta}{\partial y} +$$

$$g \frac{V(U^2 + V^2)^{1/2}}{C^2(h + \eta)} = \frac{1}{\rho} \left[\frac{\tau_y^s}{(h + \eta)} - \frac{\partial p_o}{\partial y} \right] \quad (2)$$

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} + \frac{\partial [(h + \eta) U]}{\partial x} + \frac{\partial [(h + \eta) V]}{\partial y} = 0 \quad (3)$$

dans lesquelles

U, V : composantes de la vitesse moyenne dans les directions est et nord (m/s),

f : paramètre relié à la force de Coriolis et égal à $2\Omega \sin \phi$, Ω étant la vitesse de rotation de la terre ($7,29 \times 10^{-5}$ rad/s) et ϕ la latitude en degrés,

g : accélération gravitationnelle (m/s^2),

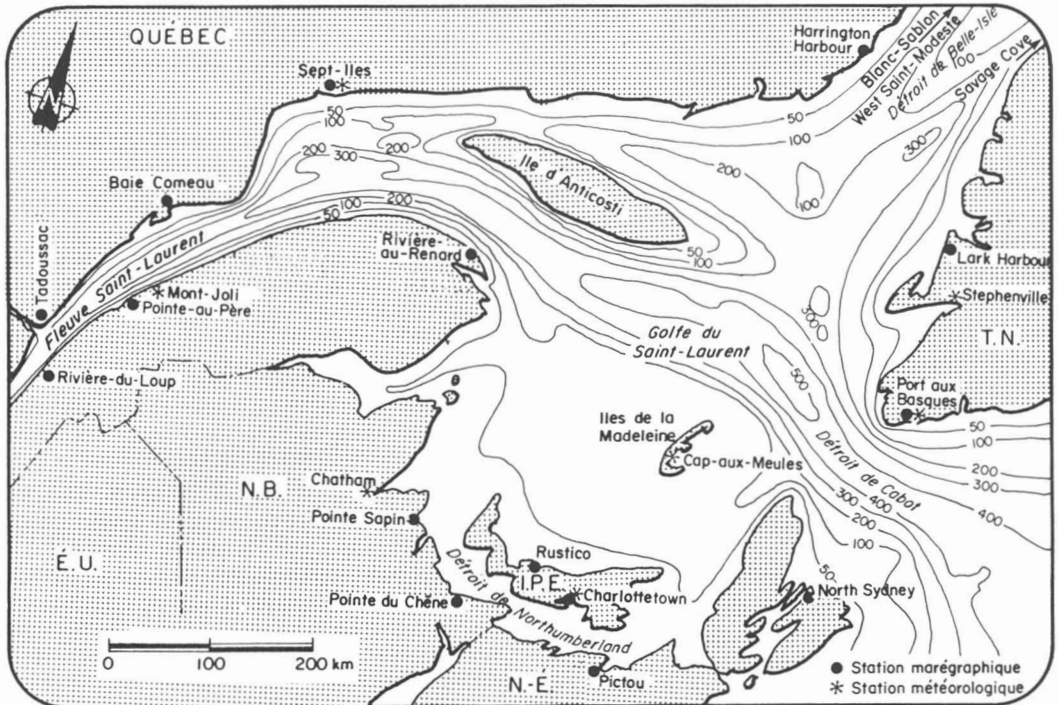


Figure 1. Estuaire du golfe du Saint-Laurent.

- h : cote du niveau moyen du plan d'eau (m),
- η : position de la surface par rapport au niveau moyen du plan d'eau (m),
- C : coefficient de Chézy ($m^{1/2}/s$),
- τ_x^s, τ_y^s : contraintes en surface dues au vent (N/m^2),
- P_o : pression atmosphérique (N/m^2),
- ρ : masse volumique de l'eau (kg/m^3).

Il y a lieu de rappeler que, pour la dérivation de ces équations, nous n'avons pas tenu compte des écoulements dus aux gradients de densité.

On a utilisé pour le calcul des vagues de tempête dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent un modèle numérique aux différences finies mis au point par la Rand Corporation (Leendertse, 1967). Le programme a cependant été adapté et reformulé de façon modulaire pour en faciliter le traitement et pour augmenter sa capacité (Maltais, 1984).

Essentiellement la solution des équations aux dérivées partielles est obtenue par le remplacement des dérivées par des expressions ap-

proximatives correspondantes à l'aide des séries de Taylor. L'intégration dans le temps est effectuée en séparant chaque intervalle de temps en deux, soit de n à $n + 1/2$, ensuite de $n + 1/2$ à $n + 1$. Ainsi, les valeurs au temps $n + 1/2$ de η , U et V proviennent des valeurs de l'état du système au temps n par le calcul d'une expression implicite en η et U et explicite en V. Pour les valeurs au temps $n + 1$, nous utilisons les valeurs au temps $n + 1/2$ dans une expression implicite en η et V et explicite en U.

DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES

Les données de pression atmosphérique utilisées ici sont tirées de cartes synoptiques déterminées à des intervalles de six heures, fournies par Environnement Canada. Comme les données fournies au modèle ont une base horaire, on a effectué une interpolation linéaire entre deux cartes successives pour obtenir ainsi cinq matrices intermédiaires de données de pression. Cette façon de procéder entraîne, bien sûr, une erreur sur la trajectoire de la dépression ainsi que sur sa valeur de pointe. Cependant, nous avons obtenu des coefficients de corrélation linéaire de l'ordre de 0,98 entre les valeurs horaires de pression atmosphérique mesurées aux huit stations météo-

rologiques montrées sur la figure 1 et celles lues sur les cartes synoptiques.

Les matrices des données de vent sont ensuite déduites des matrices de données de pression. On a déterminé le vent géostrophique qui est basé sur les deux hypothèses que le mouvement s'effectue dans l'atmosphère libre et que les particules se déplacent en ligne droite à vitesse constante. Il se traduit mathématiquement par l'équation suivante (Lepas & Roche, 1965):

$$V_g = \frac{G}{f \rho_a} \quad (4)$$

- où V_g : vent géostrophique (m/s),
 G : gradient de pression mesuré sur une distance quelconque (N/m^3),
 f : paramètre de Coriolis (rad / s),
 ρ_a : masse volumique de l'air (kg/m^3).

L'application des principes géostrophiques conduit à surestimer la force du vent dans les situations dépressionnaires et à les sous-estimer dans les situations anticycloniques. Ainsi dans la plupart des études on suggère un rapport de 0,6 entre la vitesse du vent à la surface (W) et celle en atmosphère libre (V_g). De plus, le frottement a pour conséquence de faire souffler le vent avec un certain angle avec les isobares vers les zones de basses pressions (Harris, 1958). En mer, cet angle est de l'ordre de 15° .

Nous pouvons donc exprimer la valeur de la contrainte de surface exercée par le vent définie aux équations (1) et (2):

$$\frac{\tau_x^s}{\rho} = kW^2 \cos \Theta \quad (5)$$

$$\frac{\tau_y^s}{\rho} = kW^2 \sin \Theta \quad (6)$$

où W et Θ sont respectivement la vitesse et la direction du vent à la surface. La valeur de k , un coefficient adimensionnel de frottement, est déterminée à partir de la relation de Van Dorn (U.S. Army Corps of Engineers, 1977):

$$k = K_1 \quad (W \leq W_c) \quad (7)$$

$$k = K_1 + K_2 \left(1 - \frac{W_c}{W}\right)^2 \quad (W \geq W_c)$$

où les constantes K_1 et K_2 sont respectivement égales à $1,21 \times 10^{-6}$ et $2,25 \times 10^{-6}$ et W_c , la vitesse critique du vent 5,6 m/s (Sorensen, 1978).

DISCRÉTISATION PHYSIQUE

La surface du golfe du Saint-Laurent couvre une région de $214 \times 10^3 \text{ km}^2$ (Forester & Vandall, 1968). La figure 1 en montre la bathymétrie. Les données bathymétriques utilisées dans le modèle numérique ont été relevées sur les cartes marines D9-1225, L/C 4002 et L-4021 du service hydrographique canadien.

La grande étendue du Golfe et un souci d'économie au niveau des coûts d'exploitation nous ont amené à choisir une grille ayant un pas de discrétisation dans l'espace de 10 km, donnant environ 2 350 points de calcul des niveaux d'eau et des vitesses.

Modèle en période calme

Avant de pouvoir étudier et prédire certains phénomènes à l'aide de modèles physiques ou mathématiques, il faut d'abord les étalonner. Ici, le modèle numérique a été mis au point en période calme, c'est-à-dire en ne tenant pas compte de la pression atmosphérique et du vent. Durant cette période calme, les différences entre les niveaux prédits et mesurés sont minimales. Ces niveaux peuvent être obtenus dans les tables de marées et courants du Canada (Environnement Canada, 1982).

Les conditions aux limites se composent des limites naturelles et des limites artificielles aux embouchures ou limites ouvertes. Les limites naturelles sont définies par le contour physique du Golfe sur lequel on pose un écoulement normal nul. Aux limites ouvertes, on introduit les fluctuations des niveaux d'eau marégraphiques. Les stations choisies pour les limites du modèle sont: North Sydney et Port-aux-Basques pour le détroit de Cabot, West Saint-Modeste et Savage Cove pour le détroit de Belle-Isle et Rivière-du-Loup et Tadoussac pour l'estuaire du Saint-Laurent (fig. 1). Une interpolation de Lagrange du troisième degré détermine les hauteurs d'eau comprises entre deux valeurs prédites ou mesurées. Quant aux valeurs entre deux stations, elles sont déterminées à l'aide d'une interpolation linéaire. Des résultats représentatifs du modèle sont présentés à la figure 2 respectivement pour deux stations dans le détroit de Northumberland (Pictou et Charlottetown) et deux stations de l'estuaire du Saint-Laurent (Sept-Îles et Baie-Comeau).

INFLUENCE DU FROTTEMENT

Ne disposant pas de valeurs du coefficient de frottement de Chézy dans le Golfe, il est par conséquent difficile d'utiliser autre chose qu'une valeur constante sur l'ensemble du domaine. Pour tenir compte de la variation de la profondeur d'eau,

nous avons préféré avoir recours au coefficient de Manning n , lequel est relié au coefficient de Chézy par la relation suivante:

$$C = \frac{1,0}{n} H^{1/6} \quad (8)$$

dans laquelle H est la profondeur d'eau en mètres et C est en $m^{1/2}/s$. Nous avons fait des essais avec trois coefficients de Manning différents (0,025, 0,030 et 0,040) avec un maximum de C de 65 tel que suggéré par Bonnefille (1963) et un intervalle de temps Δt de 300 s.

Les résultats obtenus des hauteurs d'eau et des vitesses ne varient pratiquement pas d'un essai à l'autre. Ceux-ci nous démontrent ainsi que le terme de frottement a très peu d'influence dans les régions d'eau profonde.

INFLUENCE DU PAS DE TEMPS Δt

Avec un aussi grand nombre de variables (environ 6 900) à traiter à chaque intervalle de temps,

il devient très avantageux d'augmenter le pas de temps $\Delta t = 100$ s, donné par la condition de stabilité de Courant, Friedrichs et Lewy (C.F.L.), sans toutefois trop sacrifier la précision des résultats. Cette opération est d'autant plus possible que Leendertse (1967) a démontré qu'avec un schéma explicite-implicite nous pouvons nous permettre d'utiliser un Δt beaucoup plus grand que la condition C.F.L. Nous avons donc fait des essais avec un Δt de 200, 300, 450 et 600 s, le coefficient de Manning étant de 0,025 avec un coefficient de Chézy maximum de 65.

Les résultats obtenus pour $\Delta t = 300$ et 600 s sont montrés à la figure 2 pour les quatre stations mentionnées précédemment. À la lumière des résultats, il apparaît que l'intervalle de temps a très peu d'influence sur le déphasage de la marée, mais beaucoup plus sur sa hauteur. Les résultats obtenus avec $\Delta t = 450$ et 600 s exagèrent trop les valeurs extrêmes et l'amélioration de la précision obtenue avec $\Delta t = 200$ s par rapport à $\Delta t = 300$ s n'est pas justifiée du point de vue des coûts d'exploitation. Un intervalle de temps Δt de

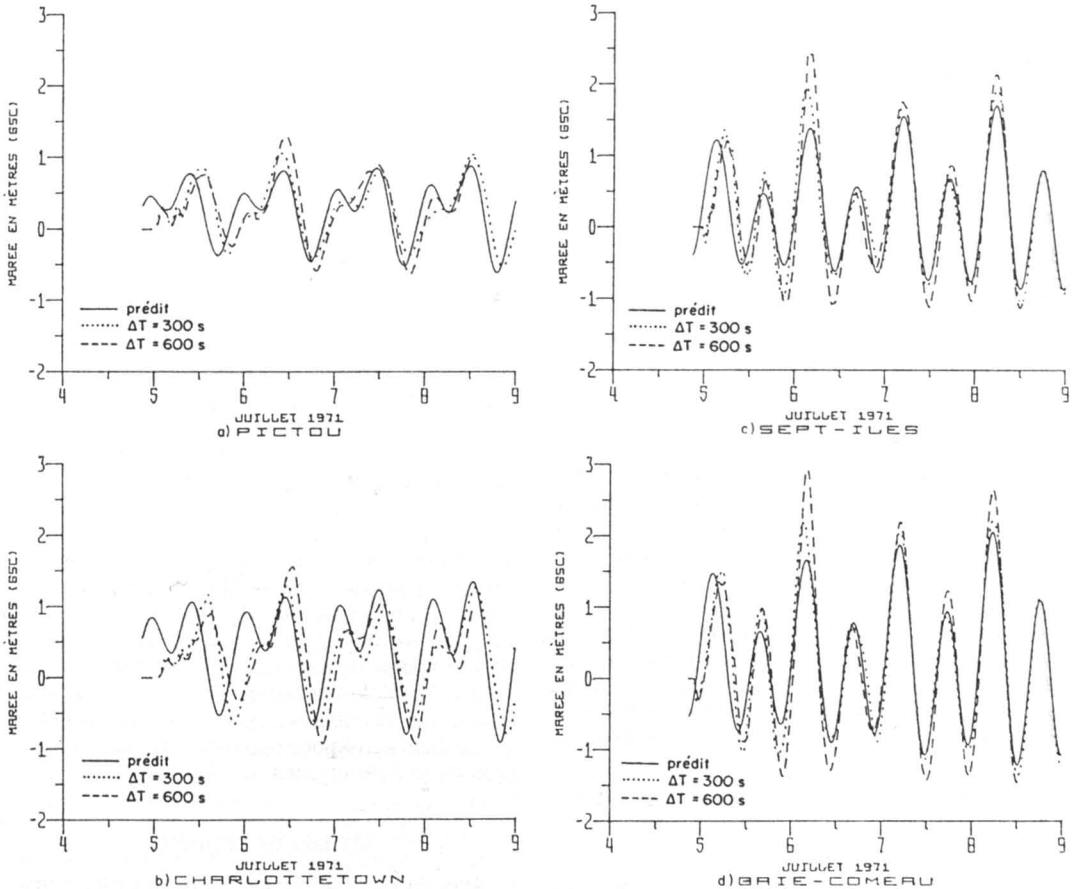


Figure 2. Modèle en période calme — hauteur d'eau.

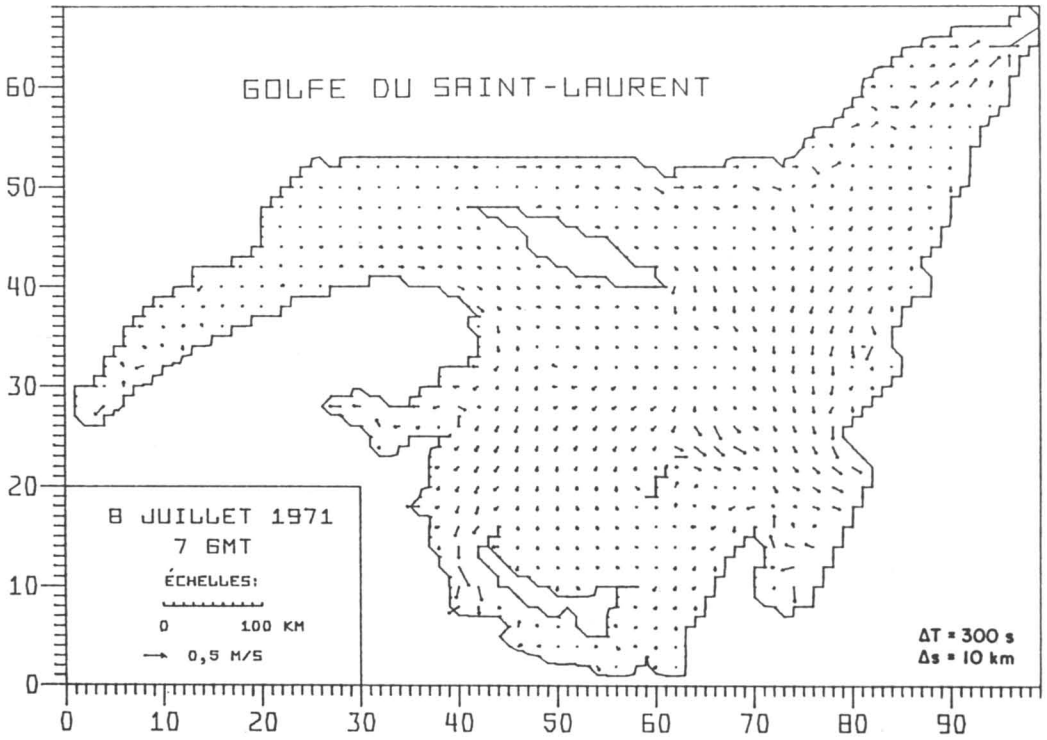


Figure 3. Modèle en période calme — circulation.

300 s a donc été retenu dans la poursuite de cette étude.

INFLUENCE DU PAS D'ESPACE Δs

Avec un pas de discrétisation dans l'espace de 10 km, il est évident que le modèle ne peut reproduire avec exactitude les hauteurs d'eau aux stations marégraphiques, surtout lorsque celles-ci sont localisées dans des petites baies et qu'elles subissent l'influence d'affluents. Nous avons fait un essai avec un pas de discrétisation Δs de 5 km et un intervalle de temps Δt de 150 s. Dans l'ensemble, les résultats ne semblent pas meilleurs que ceux obtenus avec la grille de 10 km (Maltais, 1984). Cette discrétisation n'est pas encore suffisamment fine pour représenter les régions côtières peu profondes. Nous notons cependant une légère amélioration au niveau des valeurs extrêmes calculées. L'amélioration des résultats ne justifiait pas alors de réduire le pas d'espace, compte tenu des coûts informatiques plus élevés pour une région de cette étendue.

CIRCULATION

La circulation hydrodynamique dans le Golfe ne peut être représentée adéquatement par notre

modèle. En effet, la majorité des courants rencontrés dans le Golfe sont dus à des gradients de densité (Lauzier *et al.*, 1957) et ces derniers sont négligés dans le modèle. Malgré cela, la circulation calculée par le modèle (fig. 3) nous a été d'un grand secours dans le rattachement des stations marégraphiques. En effet, le niveau géodésique n'est fourni qu'à 11 des 17 stations marégraphiques (Department of Energy, Mines and Resources, 1968). Nous l'avons déterminé aux six stations manquantes à partir du niveau moyen de la mer. Finalement, de petites corrections ont été apportées à ces niveaux géodésiques à partir des résultats (hauteur d'eau calculée versus prédite et circulation) obtenus du modèle en période calme. Nous obtenons des résultats similaires à ceux du modèle de Pingree & Griffiths (1980) pour la marée M_2 avec des vitesses des courants de marée faibles et dans l'ensemble inférieures à 20 cm/s. On observe aussi une augmentation locale dans les régions peu profondes accidentées près de la côte et dans les détroits.

Modèle de tempête

Avec le modèle hydrodynamique bien réglé, nous pouvons introduire les termes de vent et de

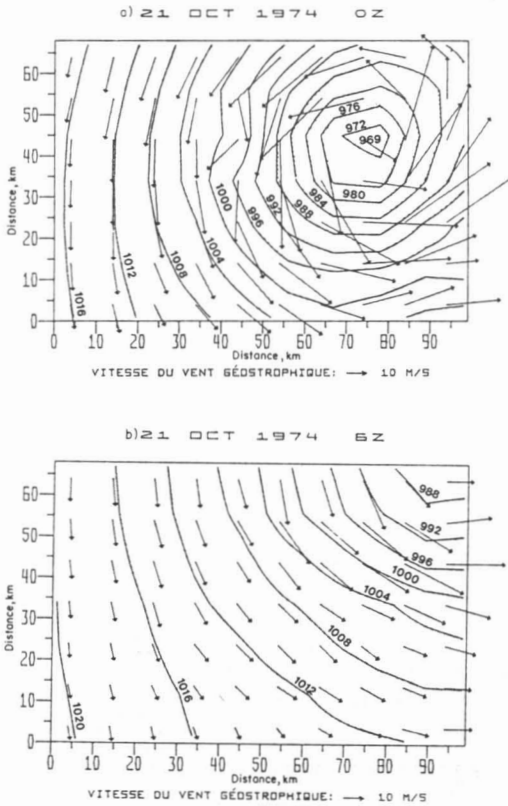


Figure 4. Cartes synoptiques.

pression atmosphérique. La tempête choisie est celle d'octobre 1974. Un exemple des valeurs de pressions atmosphériques ainsi que des vitesses de vent géostrophique calculées à partir de l'équation 4 est montré à la figure 4. Pour reproduire de façon la plus fidèle possible l'effet du vent et de la pression atmosphérique, il faut dans ce cas que la circulation dans le modèle soit déjà établie et que les niveaux d'eau aux trois limites correspondent à ceux mesurés au début de chacune des deux tempêtes.

Les résultats sont présentés aux mêmes stations que pour le modèle en période calme (fig. 5). Les résultats obtenus aux stations de la région du détroit de Northumberland (fig. 5a et b) ne sont pas satisfaisants, mais ils permettent de déterminer avec assez d'exactitude la période où la tempête est la plus intense, soit du 20 octobre à 15 heures jusqu'au 21 à 6 heures. Cette perturbation est plus visible à la station de Pictou qu'à celle de Charlottetown, cette dernière étant située dans une baie. On attribue à la pauvre qualité des données météorologiques les écarts importants entre les valeurs observées et calculées pour la période entre 0 et 12 heures du 22 octobre.

Les valeurs obtenues pour les stations de l'estuaire du Saint-Laurent (fig. 5c, d) sont meilleures que pour les autres stations. Cependant, tout comme pour les résultats du modèle en période calme, il semble que les valeurs extrêmes soient un peu exagérées. Ces résultats font voir que la force de la tempête, du fait de sa trajectoire, se fait moins sentir dans l'Estuaire que dans le Golfe.

Même si dans l'ensemble les résultats obtenus sont plus ou moins satisfaisants, il se dégage quand même un point positif. En effet, ces résultats nous montrent hors de tout doute que les termes de vent et de pression atmosphérique peuvent avoir un très grand effet sur les niveaux mesurés à une station quelconque. Par exemple, on a obtenu une différence supérieure à 1 m sur les niveaux calculés à la station Rustico selon que l'on inclut ou non les termes de vent et de pression atmosphérique.

Des résultats obtenus avec une tempête simulée en présence de glace en janvier 1972 (Maltais, 1984) nous ont conduit à des remarques similaires. Tout comme pour Murty & Polavarapu (1979), nous n'avons pu dégager l'influence du système de glace sur les vagues de tempête, c'est-à-dire la réduction de leur amplitude en présence d'un couvert de glace. À moins d'une amélioration dans la qualité des données du modèle, ces résultats sont difficilement atteignables.

PRESSION ATMOSPHÉRIQUE ET VENT

La méthode utilisée pour déterminer l'influence de la pression atmosphérique et du vent sur toute la surface du Golfe est d'utiliser le modèle sans marée. Pour ce faire, nous fermons les trois limites ouvertes et la surface du Golfe est ainsi transformée en un grand bassin fermé.

Les résultats sont présentés à la figure 6 pour l'influence de la pression et à la figure 7 pour celle du vent. D'une part, ces résultats nous permettent de confirmer la loi du « baromètre inversé » qui stipule que le niveau de l'eau monte d'environ 1 cm pour chaque mb de chute de pression. Par exemple, la figure 6 montre une différence d'environ 40 cm tandis que la figure 4 montre une différence de pression d'environ 44 mb. Dans l'ensemble, les courbes de niveau (isohypses) associées à la pression atmosphérique sont un portrait grossier des cartes synoptiques qui s'y rattachent.

D'autre part, les résultats obtenus avec la composante du vent nous montrent une agitation du plan d'eau beaucoup plus grande que celle provenant de la pression atmosphérique. Les isohypses indiquent assez clairement (fig. 7) que l'effet du vent se fait surtout sentir dans les régions

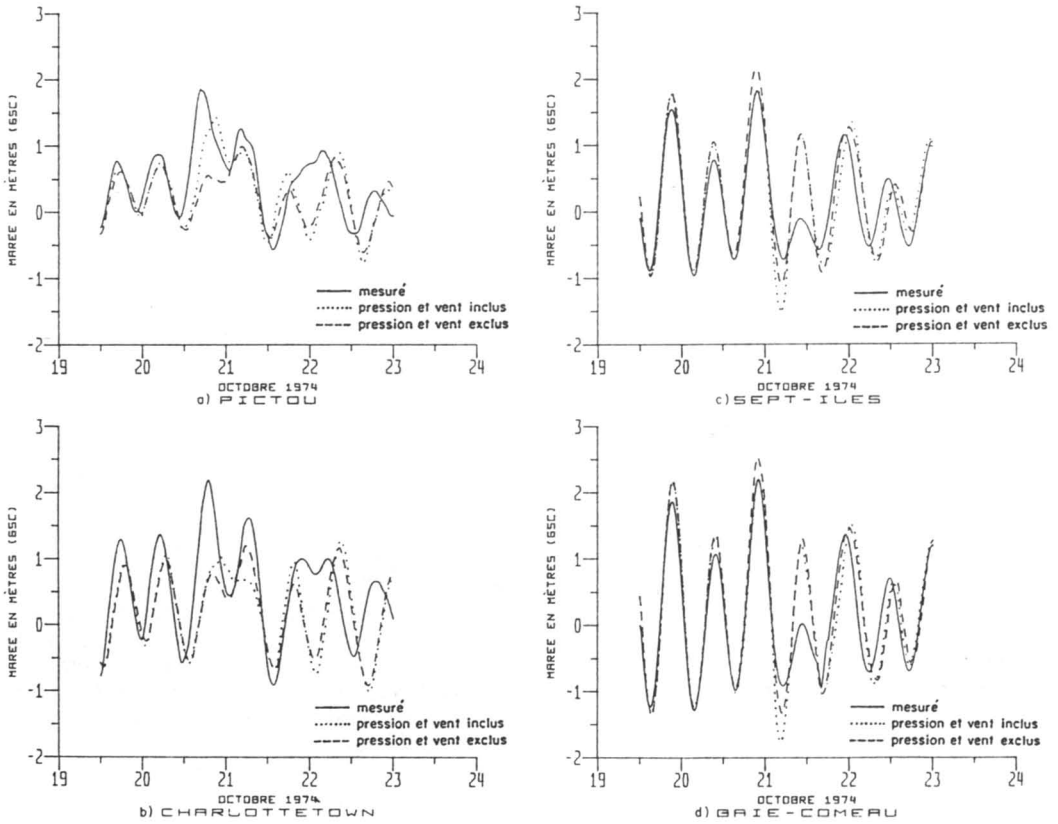


Figure 5. Modèle de tempête — hauteur d'eau.

d'eau peu profonde (déroit de Northumberland). À la lumière de ces résultats, il se dégage que la composante du vent a plus d'influence que la pression atmosphérique pour la génération des ondes de tempête. Comme celle-ci exerce surtout son influence en eau peu profonde, elle vient ainsi mettre en question l'utilisation d'un modèle à petite échelle pour la prédiction des ondes de tempête. Par exemple, avec notre modèle ayant un pas de discrétisation dans l'espace de 10 km, le découpage de la côte se fait grossièrement et les petites baies, endroits très propices à la génération des ondes de tempête positives ou négatives avec des conditions de vent favorables, sont à toutes fins pratiques inexistantes.

MODÈLE DE TEMPÊTE À GRANDE ÉCHELLE

Nous avons choisi d'étudier le modèle à grande échelle sur la baie d'Hillsborough à Charlottetown. Les données de vent proviennent de la station météorologique de Charlottetown située à environ 5 km au nord de la station marégraphique et les valeurs aux limites sont celles calculées par le

modèle à petite échelle. Les résultats obtenus (Maltais, 1984) montrent que le vent n'a à peu près pas d'influence sur les valeurs calculées même si la région est relativement peu profonde. La petite dimension de la région étudiée (25×20 km) est probablement en cause. La contrainte de vent s'exerce sur une surface trop petite pour que son effet soit notable.

Conclusion

Dans l'ensemble, les résultats donnés par le modèle en période calme sont bons sauf peut-être pour les stations de la région du déroit de Northumberland. La difficulté d'obtenir de bons résultats dans cette région origine probablement de la discrétisation ($\Delta s = 10$ km) du milieu à étudier. Le modèle a été utilisé pour simuler une tempête durant une période d'eau libre. Malgré la faible qualité des résultats obtenus, on a pu dégager l'importance du passage d'un système météorologique sur la variation des niveaux d'eau. Puis en l'absence des marées, il a été possible de

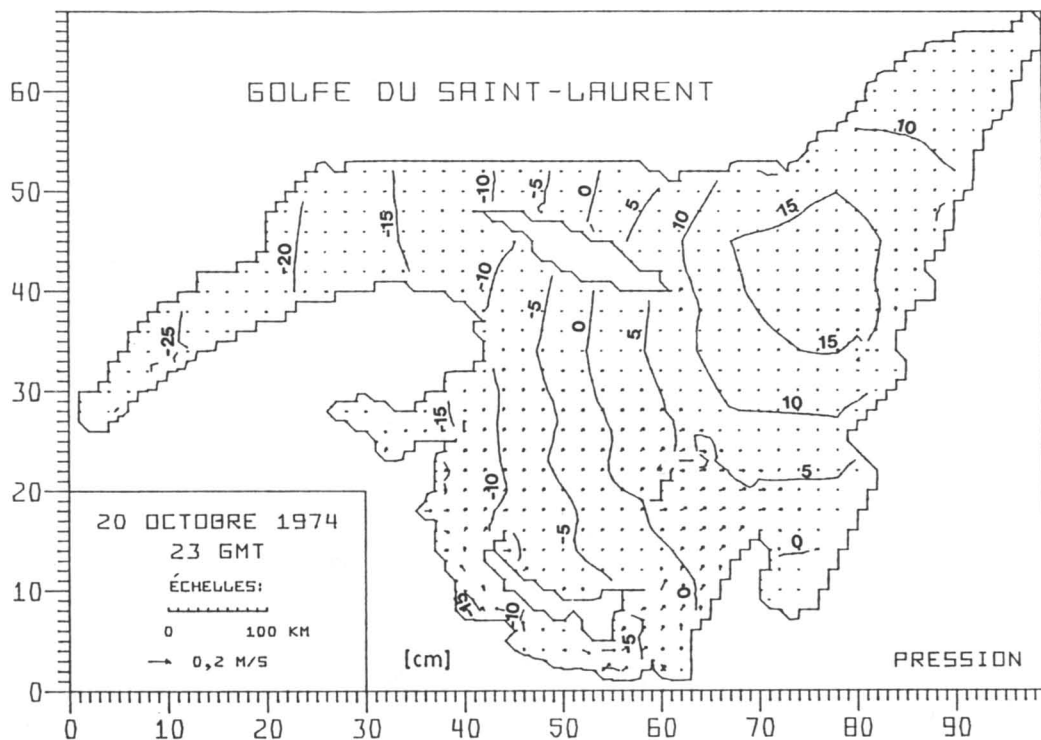


Figure 6. Modèle de tempête — pression atmosphérique.

comparer les influences respectives de la pression atmosphérique et de la force de frottement du vent sur la surface de l'eau sur la génération des vagues de tempêtes dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. On a pu montrer que la composante du vent a plus d'influence que celle de la pression atmosphérique et ce, particulièrement dans les régions peu profondes comme le détroit de Northumberland. La simulation d'une tempête en présence de glaces n'a pas permis de faire ressortir l'influence de cette dernière sur les ondes de tempête.

Pour améliorer la qualité des résultats obtenus à l'aide du modèle numérique, il faudrait que les données météorologiques disponibles soient de meilleure qualité. En effet, plusieurs modèles de tempête n'ont jamais pu être étalonnés de façon convenable, étant donné la piètre qualité des données météorologiques disponibles, en particulier celles du vent. Le peu de mesures disponibles et la faiblesse de la qualité des échantillons (la plupart des mesures sont prises en période relativement calme) rendent très difficiles les corrélations entre le vent s'exerçant à la surface de la mer et le vent géostrophique. En plus d'obtenir une meilleure description générale du comportement du milieu, il serait alors possible

de mieux cerner l'influence d'un paramètre donné sur le phénomène étudié et de pouvoir prédire des changements qui pourraient éventuellement être apportés au milieu. La meilleure qualité des enregistrements du niveau d'eau aux stations de mesures a favorisé comme alternative une analyse statistique des vagues de tempête en ces points, mais avec des objectifs différents. Le choix de l'approche à utiliser dépend de plusieurs facteurs dont entre autres la nature du phénomène lui-même, les résultats recherchés, les données et les ressources disponibles.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de recherche océanographique du GIROQ. L'aide financière a été fournie par la Société d'Énergie de la Baie James (S.E.B.J.) et le Conseil national de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG).

Références

- BONNEFILLE, R., 1963. Notes sur le coefficient de frottement de la marée dans les mers littorales. — Bulletin du Centre de Recherches et d'Essai de Chatou, n° 4, 69 p.

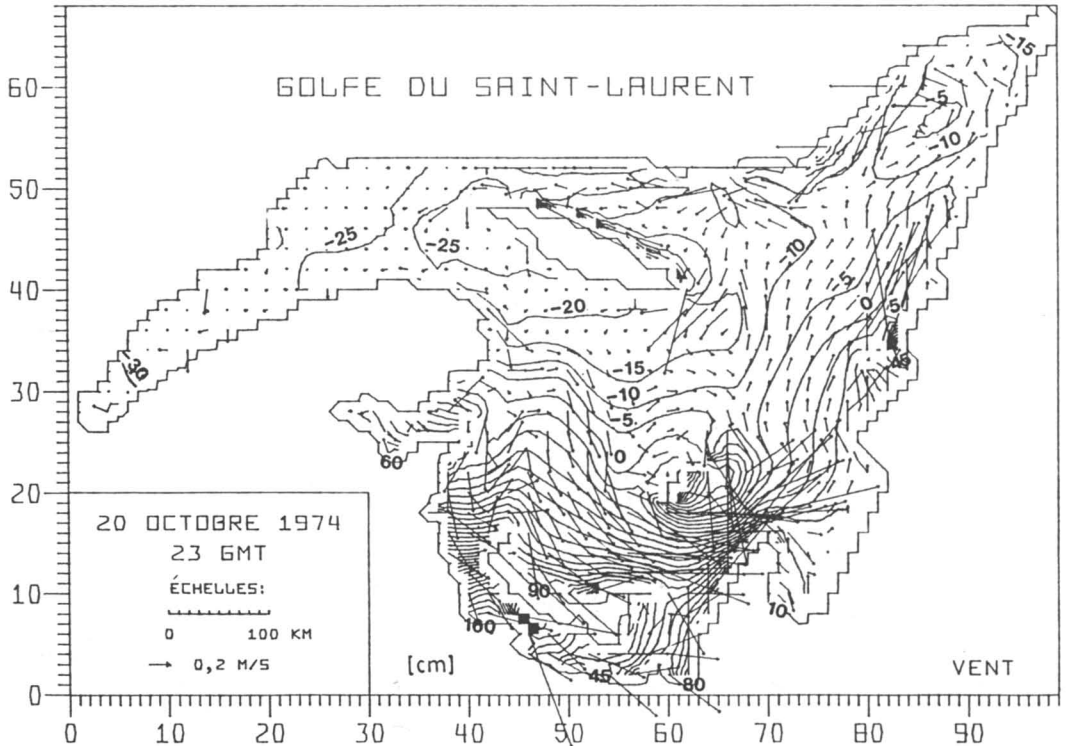


Figure 7. Modèle de tempête — vent géostrophique.

- BRIAND, J. M., 1980. Étude descriptive des amplitudes des ondes de tempête de l'est du Canada et de l'estuaire du Saint-Laurent. — Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, 263 p.
- CORKAN, R. H., 1948. Storm surges in the North Sea. Vols. 1 et 2. — U.S. Hydrographic Office, Misc. 15702, Washington, D.C.
- CORKAN, R. H., 1950. The levels in the North Sea associated with the storm disturbance of January 9, 1949. — Phil. Trans. R. Soc., A 242: 493-525.
- DEPARTMENT OF ENERGY, MINE AND RESOURCES, 1968. Tide and water level bench marks. Volumes 1, 2 and 3. — Ottawa.
- DONN, W. L., 1959. The Great Lakes storm surge of May 5, 1952. — J. geophys. Res., 64: 191-198.
- EL-SABH, M. I., T. S. MURTY & J. M. BRIAND, 1984. Les ondes de tempêtes dans l'estuaire du Saint-Laurent. — Sciences et techniques de l'eau, 17: 15-22.
- ENVIRONNEMENT CANADA, 1982. Tables des marées et courants du Canada. Volumes 1, 2 et 3. — Services des Pêches et des Sciences de la Mer, 133 p.
- EWING, M., F. PRESS & W. L. DONN, 1954. An exploration of the Lake Michigan Surge of June 26, 1954. — Science, 120: 684-686.
- FORRESTER, W. D. & P. E. VANDALL, 1968. Ice volumes in the Gulf of St. Lawrence. — Rapport, Laboratoire d'Océanographie de l'Atlantique, Bedford, no. 68-7, 16 p.
- FREEMAN, N. G. & T. S. MURTY, 1972. A study of a storm surge on Lake Huron. — Proc. 15th Conf. Great Lakes Res., Int. Assoc. Great Lakes Res., 565-582.
- GODIN, G., 1975. Les vagues de tempête dans la baie James. — Naturaliste can., 102: 219-228.
- HARRIS, D. L., 1958. Meteorological aspects of storm surge generation. — J. Hydraul. Div. Am. Soc. civ. Engrs., Pap. 1859, HY7: 1-23.
- HENRY, R. F. & N. S. HEAPS, 1976. Storm surge in the Southern Beaufort Sea. — J. Fish. Res. Bd Can., 33: 2362-2376.
- LACOMBE, H., 1965. Cours d'océanographie physique. — Gauthier-Villars, Paris, 392 p.
- LAUZIER, L. M., R. W. TRITES & H. B. HACHEY, 1957. Some features of the surface layer of the Gulf of St. Lawrence. — Bull. Fish. Res. Bd Can., 111: 195-212.
- LEENDERTSE, J. J., 1967. Aspect of a computational model for a long-period water-wave propagation. — Memorandum, RM-5294, The Rand Corporation, California, 165 p.
- LE MÉHAUTÉ, B., 1976. An introduction to hydrodynamics and water-waves. — Springer-Verlag, New York, 315 p.

- LEPAS, J. & G. ROCHE, 1965. Cours de météorologie générale. — Ministère des Travaux publics et des Transports, École de météorologie. Tomes I et II, Paris, 279 p.
- MALTAIS, D., 1984. Modélisation aux différences finies de la marée et des vagues de tempête dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. — Thèse M. Sc., Univ. Laval, Québec, 200 p.
- MORTIMER, C. H., 1965. Spectra of long surface waves and tides in Lake Michigan and at Green Bay, Wisconsin. — Proc. 9th Conf. Great Lakes Res., Great Lakes Res. Div., Univ. Michigan, 13: 189-201.
- MURTY, T. S. & R. J. POLAVARAPU, 1975. Reconstruction of some of the early storm surges on the Great Lakes. — J. Great Lakes Res., 1: 116-129.
- MURTY, T. S. & R. J. POLAVARAPU, 1979. Influence of an ice layer on the propagation of long waves. — Mar. Geodesy, 2: 99-125.
- MURTY, T. S., 1984. Storm surges — Meteorological Oceans Tides. — Can. Bull. Fish aquat. Sci., no. 212, 906 p.
- OUELLET, Y., J. LLAMAS & J. C. RASSAM, 1982. Analyse des fluctuations du niveau d'eau dans le détroit de Manitounuk à l'est de la Baie d'Hudson. — Naturaliste can., 109: 719-731.
- PINGREE, R. D. & D. K. GRIFFITHS, 1980. A numerical model of M_2 tide in the Gulf of St. Lawrence. — Oceanol. Acta, 3: 221-225.
- PLATZMAN, G. W., 1958. A numerical computation of the surge of June 26, 1954, on Lake Michigan. — Geophysica, 6: 407-438.
- PORE, N. A. & W. S. RICHARDSON, 1972. Automated prediction of extratropical storm surges a long the northeast coast of the United States. — United States Department of Commerce, National Weather Service, Sept. 1972, 12 p.
- PRANDLE, D. & J. WOLF, 1978. Surge-tide interaction in the southern North Sea. — Page 161-185 in J.C.J. Nihoul (ed.). Proc. 9th Int. Liège Colloque Ocean Hydrodynamics. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- REID, R. O. & B. R. BODINE, 1968. Numerical model for storm surge in Galveston Bay. — J. WatWays Harb. Div. Am. Soc. civ. Engrs, 94, WW1: 33-57.
- ROCKWELL, D. C., 1966. Theoretical free oscillations of the Great Lakes. — Proc. 9th Conf. Great Lakes Res., Great Lakes Res. Div., Univ. Michigan, 13: 352-368.
- SORENSEN, R. M., 1978. Basic coastal engineering. — A Wiley-Interscience Publication, John Wiley and Sons, 227 p.
- TSAI, V. J. & V. C. CHANG, 1977. Prediction and verification of storm surges in Lake Ontario and Lake Erié. — Environmental Engineering Division Stone and Webster Engineering Corporation, Boston, Massachusetts, 25 p.
- U.S. ARMY CORPS OF ENGINEERS, 1977. Shore protection manual. — Coastal Engineering Research Center, 3rd ed., Vol. 1, Chap. 3: 101-162.
- WELANDER, P., 1961. Numerical prediction of storm surge. — Advances in geophysics, U.S. Weather Bureau, Washington, D.C., Vol. B: 316-379.
- YUEN, K. B. & T. S. MURTY, 1972. A preliminary study of storm surges in Hudson Bay. — Proc. 13th Coastal Eng. Conference, Vancouver, B.C., 1: 215-235.

COMMUNICATION BRÈVE

CAREX RUFINA TO BE WITHDRAWN FROM THE FLORA OF SASKATCHEWAN

J. H. HUDSON and V. L. HARMS

W. P. Fraser Herbarium, University of Saskatchewan
Saskatoon (Saskatchewan) S7N 0W0

Résumé

La mention de *Carex rufina* Drejer pour le lac Athabaska au nord de la Saskatchewan s'est avérée une erreur; on doit donc soustraire cette espèce de la flore actuelle de la Saskatchewan.

Abstract

The earlier report of *Carex rufina* Drejer from Lake Athabasca in northern Saskatchewan was erroneous, and this species should be withdrawn from the known flora of Saskatchewan.

Carex rufina Drejer was reported by us (Harms & Hudson, 1974; Hudson, 1977) from Thomson Bay on the south shore of Lake Athabasca, Saskatchewan, based on the 18 July 1971 collection, *R. Hermesh 421* (SASK), as originally determined by Hudson. The collection, which consisted of two plants 6 to 7 cm high, was promptly mounted up and accessioned, but soon thereafter disappeared. It was therefore not possible for us or other workers to recheck the determination; hence *Carex rufina* was set down as merely an unverified report by Maher *et al.* (1979) in listing the rare vascular plants of Saskatchewan. Since other writers (e.g. Boivin, 1979; Deshayé & Blondeau, 1984) are beginning to refer to our report, the further history of the specimen must be given. Recently this Hermesh specimen turned up again in the Fraser Herbarium, having been misfiled. It proved to be depauperate material of *Carex lenticularis* Michx. This was not unexpected, since when the writers themselves visited Thomson Bay and Cantara Bay in 1979, they had found dense stands of small *C. lenticularis* growing on the beach and down to the water-line in most places that were sheltered from wave-action, but no trace of *C. rufina*. Hermesh had not collected any other material of *C. lenticularis* at Thomson Bay nor was this species reported from anywhere on the Lake Athabasca south shore region by Raup (1936) or Raup & Argus (1982).

We further wondered whether the northern Manitoba material (Nueltin Lake, Baldwin 2219,

CAN) and the Keewatin material (Tha-anne River, Porsild 5566, CAN) of *C. rufina*, as reported respectively by Baldwin (1953) and Porsild (1943), and reiterated by Scoggan (1957, 1978) and Boivin (1979), compared with that of our erroneous reference and might have been similarly misdetermined. But on a recent visit by one of us (Harms) to the Herbarium of the National Museum of Canada, these sheets were confirmed as determined. Thus *C. rufina* still represents a possible species to be looked for in the Saskatchewan flora, although the presence of only two verified collections suggest that this sedge probably is very rare in Western Canada. Otherwise this northern amphiatlantic species is known in North America from Greenland and was only recently reported by Deshayé & Blondeau (1984) for northern Québec (Ungava). See the distribution map in the latter.

References

- BALDWIN, W. K. W., 1953. Botanical investigations in the Reindeer-Nueltin Lakes area, Manitoba. — Bull. natn. Mus. Canada, 128: 110-142.
- BOIVIN, B., 1979. Flora of the Prairie Provinces, Part IV. — Provancheria, Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Faculté d'Agriculture, Université Laval, p. 1-189. [Reprinted from Phytologia, Vols. 42-43.]
- DESHAYÉ, J. & M. BLONDEAU, 1984. La présence de *Carex rufina* Drejer au Québec. — Naturaliste can., 111: 315-318.

- HARMS, V. L. & J. H. HUDSON, 1974. Some new or noteworthy vascular plant records from Northwestern Saskatchewan. — *Rhodora*, 76: 39-44.
- HUDSON, J. H., 1977. *Carex* in Saskatchewan. — Bison Publishing House, Saskatoon.
- MAHER, R. V., G. W. ARGUS, V. L. HARMS & J. H. HUDSON, 1979. The rare vascular plants of Saskatchewan. — *Syllogeus*, no. 20, 58 p.
- PORSILD, A. E., 1943. Materials for a flora of the Continental Northwest Territories of Canada. — *Sargentia*, 4: 1-79.
- RAUP, H. M., 1936. Phytogeographic studies in the Athabasca-Great Slave Lake region. 1. Catalogue of the vascular plants. — *J. Arnold Arbor.*, 17: 180-315.
- RAUP, H. M. & G. W. ARGUS, 1982. The Lake Athabasca Sand Dunes of Northern Saskatchewan and Alberta, Canada. I. The Land and Vegetation. — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 12, 95 p.
- SCOGGAN, H. J., 1957. Flora of Manitoba. — *Bull. natn. Mus. Canada*, no. 140, 619 p.
- SCOGGAN, H. J., 1978. The flora of Canada, Part 2. — *Publ. Bot. natn. Mus. Canada*, 7: 93-545.

REVUE DES LIVRES

LANDRY, B. & M. MERCIER, 1984. **Notions de géologie avec exemples du Québec**. 2ième édition. — Modulo Éditeur, Montréal, 437 p., 21 × 27 cm. Broché, 24 \$.

Dans un pays aux richesses minérales aussi importantes qu'au Québec, il est étonnant de constater que les manuels de géologie autochtones constituent une denrée rare. En fait, en dehors de quelques manuels anciens (la plupart rédigés par des « curés »)¹, les géologues du Québec, malgré leur nombre (plusieurs centaines), n'ont jamais jugé opportun de produire un ouvrage de base à saveur locale. On s'est donc contenté d'ouvrages conçus et rédigés par d'autres, en particulier d'ouvrages américains sans traduction, évidemment!

Heureusement, les années noires viennent d'être enterrées avec la parution récente de NOTIONS DE GÉOLOGIE de Bruno Landry et Michel Mercier. Le besoin était tel, qu'il a fallu rééditer l'ouvrage moins d'un an après sa parution, avant même qu'il ait fait l'objet d'un compte rendu ou d'une notice signalétique dans un des périodiques scientifiques de l'Amérique française. Une lacune sérieuse dans l'enseignement de la géologie chez-nous vient donc d'être comblée grâce aux efforts de deux jeunes professeurs du CEGEP de Sherbrooke.

L'ouvrage produit par Landry & Mercier se classe parmi les livres bien faits. Grâce à leur expérience dans l'enseignement, les auteurs ont su conférer au manuel des qualités pédagogiques qui en font vraisemblablement le succès. La présentation de la matière reflète aussi les préoccupations pédagogiques de l'éditeur. L'ouvrage est abondamment illustré. La matière est présentée sur deux colonnes. Il y a une quarantaine d'encadrés. Les notions importantes sont imprimées sur un fond teinté. De même, on trouve de nombreux tableaux, quatre annexes et un index.

Comme il ne s'agit pas d'un traité, toutes les notions de géologie ne sont pas abordées; et celles qui le sont n'ont pas reçu exactement le même traitement. Les auteurs ont tenu compte du milieu et des besoins de la clientèle immédiate: les étudiants en technologie du génie civil. Leurs efforts ont été appuyés par la collaboration de nombreux spécialistes des sciences de la Terre et de quelques disciplines connexes dont on trouve la liste au début.

L'ouvrage est divisé en deux parties: 1) les processus internes et les matériaux de la Terre; 2) les processus et la géodynamique externe. La matière est répartie dans une dizaine de chapitres abordant successivement

les principales notions sur l'origine et la constitution de la Terre, la nature et les déformations des matériaux de l'écorce terrestre, les agents et les processus majeurs façonnant l'épiderme: glaciers, eaux courantes et souterraines, processus liés au froid et aux versants. Le dernier chapitre offre une esquisse de la géologie du Québec.

Voici donc un ouvrage de base à la portée de tous les Québécois; ouvrage bien fait et facile d'usage. Plusieurs améliorations ont été apportées dans la deuxième édition. Les auteurs souhaitent d'ailleurs que les utilisateurs leur signifient les points à améliorer. Dans la mesure du possible, il serait souhaitable de couvrir davantage de matière afin d'éviter à l'étudiant de recourir à d'autres ouvrages de base. Quoi qu'il en soit, les Québécois disposent maintenant d'un manuel de géologie compétitif à la fois par la qualité du fond et de la forme. Son prix modique traduit un souci pédagogique évident et explique, en partie du moins, le succès de l'ouvrage. À cet égard, l'éditeur mérite des éloges. À quoi bon publier des manuels si les intéressés (les étudiants) ne peuvent les acheter? Signalons aussi que l'ouvrage a été honoré d'un prix littéraire en 1984 et que la première édition avait été subventionnée par le ministère de l'Éducation du Québec.

Notions de géologie avec exemples du Québec s'adresse à tous ceux qui s'intéressent à la Terre et en particulier à son épiderme. Les étudiants de plusieurs disciplines (géologie, géographie, génie, foresterie, biologie, agriculture) ont avantage à connaître et à se procurer ce guide de bonne qualité. Il est fortement recommandé aux étudiants du CEGEP et du premier cycle universitaire ainsi qu'aux écologistes qui sentent le besoin de rafraîchir leurs notions de géologie.

J.-C. DIONNE

Département de géographie
Université Laval

SMITH, R.L. (ed.), 1984. **Sperm competition and the evolution of animal mating systems**. — Academic Press, Don Mills (Ontario), 687 p., 16 × 23,5 cm. Relié, 57,50 \$.

Cet ouvrage intéressera les éthologistes, les éthoécologistes, les biologistes de l'évolution et les sociobiologistes. Il contient 19 chapitres et discute de la compétition des spermatozoïdes du choix du partenaire parmi plusieurs taxons, comprenant: les insectes (plusieurs chapitres), les arachnides (2 chapitres), les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux, les chauves-souris, et le plus intéressant, *Homo sapiens*.

Essentiellement, ce livre passe en revue les raisons pour lesquelles les femelles préfèrent s'accoupler avec plus d'un partenaire et comment la compétition qui en résulte parmi les spermatozoïdes a engendré la sélection

¹ *Initiation à la géologie* (159 p.), des abbés Lavardière et Morin paru en 1941; *Précis de géologie et de minéralogie* (229 p.) de F. Corminboeuf paru en 1935; *Éléments de minéralogie et de pédagogie* (275 p.) de Mgr J.C.K. Laflamme publié en 1881.

sur toute une gamme de caractères, de la morphologie même des gamètes jusqu'aux systèmes reproducteurs sociaux des espèces. Comme le directeur de publication nous le dit dans l'avant-propos, c'est probablement Antoine van Leeuwenhoek qui doit être considéré comme le père de la recherche sur les spermatozoïdes. Il observa son propre sperme sous un microscope et il ne se sentit pas gêné d'envoyer les résultats de ses observations à la Société Royale de Grande-Bretagne. Néanmoins, c'est G.A. Parker qui a fait avancer la recherche sur la compétition des spermatozoïdes, surtout sur le plan théorique. Parker a reconnu que deux forces évolutives s'opposent: la sélection naturelle devrait en effet favoriser simultanément des adaptations pour faciliter la primauté des éjaculats et des adaptations pour résister à cette primauté. Le premier chapitre de cet ouvrage est rédigé par Parker lui-même et constitue une revue générale du sujet. Parker nous présente une application de la théorie des jeux pour expliquer l'évolution du sexe. La conclusion principale est que la compétition parmi les spermatozoïdes peut être une force sélective responsable du maintien de spermatozoïdes petits et abondants.

Malheureusement l'espace ne me permet pas une revue détaillée des dix-neuf chapitres. Je dois me limiter à dire que ce livre procure une lecture fascinante de la première page à la dernière. On y trouve de nombreux éléments pour ceux qui s'intéressent à l'histoire naturelle du sujet, mais le livre est surtout destiné aux théoriciens du domaine.

Je recommande une lecture intégrale de l'ouvrage mais, aux non-spécialistes dont le temps est limité, je suggère de lire surtout le dernier chapitre, écrit par le directeur de publication R.L. Smith et intitulé «HUMAN SPERM COMPETITION». Il est vraiment intéressant pour tous. Smith y discute de comportements humains tels que les activités sexuelles en groupe, le viol, la prostitution, le comportement de cour et l'évolution des organes génitaux. Par exemple, savez-vous pourquoi les testicules sont portés à l'extérieur du corps au lieu d'être à l'intérieur? Certains arguments et interprétations de données de Smith susciteront sans doute des controverses. Êtes-vous prêt, par exemple, à considérer la possibilité que le viol puisse être une stratégie reproductrice à base génétique? Accepteriez-vous l'idée que la raison fonctionnelle pour laquelle l'humain mâle préfère copuler «au lit» est qu'il gagne ainsi un double avantage compétitif sur de possibles rivaux: d'une part rester «couchés ensemble» aide le mâle à garder passivement sa partenaire pendant plusieurs heures après l'accouplement; de plus, l'éjaculat est probablement retenu plus longtemps dans les organes reproducteurs des femmes qui demeurent couchées.

Sans doute ce genre d'interprétations sociobiologiques sera inacceptable pour tous ceux qui s'opposent à cette branche de la biologie pour des raisons idéologiques ou émotionnelles. Je recommande quand même la lecture de cet ouvrage en vous laissant avec ces derniers mots de Smith (ses propos pourront provoquer un bon débat ou pire encore, entre vous et votre propre partenaire): «During recorded human history male attitudes forged by the potential for sperm competition have come to be reflected in the political, legal and social institutions that repress human females». Ne

croyez-vous pas que cet ouvrage pourrait être intéressant?

G. J. FITZGERALD

*Département de biologie
Université Laval*

FLEURBEC, 1985. **Plantes sauvages du bord de la mer.** — Groupe Fleurbec, Québec, 286 p., 12,5 × 19 cm. Couverture souple.

Avec les «Plantes sauvages du bord de la mer», le groupe des botanistes québécois dit «Fleurbec» vient de sortir un nouveau guide d'identification des plantes spontanées du Québec. Après les guides «Plantes sauvages comestibles», «Plantes sauvages des villes et des champs», «Plantes sauvages printanières», les auteurs ont pour but cette fois de favoriser la connaissance des plantes maritimes.

Ce guide de 286 pages, en format de poche commode, est attrayant dès le premier abord. Le texte, de bonne qualité graphique, est agréable et facile à lire tout en respectant l'exactitude scientifique. Il est abondamment illustré de photographies en couleur de plantes saisies dans leur milieu naturel. Toujours très belles ces photographies mettent bien en lumière les caractères essentiels des végétaux. Le lecteur appréciera aussi l'exposé explicatif très clair et illustré de schémas démonstratifs, des divers milieux du littoral québécois.

La partie essentielle du livre consiste en une présentation monographique des principales plantes vivant sur les rivages marins du Québec. Quarante-sept monographies concernent des plantes à fleurs et huit des algues marines. Pour faciliter la consultation de l'ouvrage les espèces sont groupées selon leur ressemblance (couleur, port...) en chapitres matérialisés sur la tranche du volume par une couleur particulière.

Pour chaque végétal traité, le lecteur trouvera beaucoup d'informations: noms scientifique et vernaculaire, reproduction photographique, carte de distribution, description précise, espèces voisines, biologie, écologie, usage agricole, intérêt alimentaire, utilisation médicinale populaire, toxicité... Tout comme pour les photographies il faut souligner la qualité des cartes de distribution très précises et concernant tout le nord du continent américain.

Un glossaire illustré de schémas et de répertoires thématiques complète utilement le guide. L'importante bibliographie finale traduit bien le souci des auteurs d'associer la qualité scientifique, esthétique et graphique du livre au souci de diffusion de la connaissance.

Au total, ce livre guide riche d'informations variées mais accessible à un large public cultivé, rendra de réels services aux étudiants, aux enseignants, aux naturalistes et à toute personne concernée ou attirée par le littoral marin qui se doit de le posséder dans sa bibliothèque.

Jean-Marie GEHU

*Station internationale de
phytosociologie
Bailleul, France*

DIRECTIVES AUX AUTEURS

ORIENTATION DE LA REVUE

Le *Naturaliste canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, *découlant de travaux de recherche* en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à *double interligne* sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en *quatre* exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

ILLUSTRATIONS

Les *photographies* doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numérotéer proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les *dessins* doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableaux à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted *in four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 *in* M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

Drawings should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques. — *Naturaliste canadien (Revue d'écologie et de systématique)*, vol. 112, n° 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Expédier votre chèque ou mandat à :

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes. — *Naturaliste canadien (Revue d'écologie et de systématique)*, vol. 112, no. 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Send your cheque or money order to:

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113

NUMÉRO 1

1986

BARRON, J.R. A revision of the Nearctic species of <i>Rhorus</i> (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ctenopelmatinae)	1-37
LEVESQUE, C. & G.-Y. LEVESQUE Activité et succession saisonnière de coléoptères épigés d'une forêt décidue du sud du Québec	39-46
LÉVESQUE, H. & R. McNEIL Déplacements du pigeon biset (<i>Columba livia</i>) dans le Vieux-Port de Montréal	47-54
CHADWICK, E.M.P. & C.E. LÉGER Avalaison des tacons (<i>Salmo salar</i> L.) dans une petite rivière de Terre-Neuve	55-60
SERGEANT, D. Present status of white whales <i>Delphinapterus leucas</i> in the St. Lawrence Estuary	61-81
GILKINSON, K.D., J.M. GREEN & D.W. KEATS Shallow water marine benthic molluscs (Bivalvia, Gastropoda, Amphineura) collected in the vicinity of the Nuvuk Islands, Northwest Territories, Canada	83-89
OUELLET, Y. & D. MALTAIS Modélisation de la marée et des vagues de tempête dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent	91-101

COMMUNICATION BRÈVE

HUDSON, J.H. & V.L. HARMS <i>Carex rufina</i> to be withdrawn from the flora of Saskatchewan	103-104
---	---------

REVUE DES LIVRES

DIONNE, J.-C. Notions de géologie avec exemples du Québec (B. Landry & M. Mercier)	105
FITZGERALD, G.J. Sperm competition and the evolution of animal mating system (R.L. Smith, édit.)	105-106
GÉHU, J.-M. Plantes sauvages du bord de la mer (Fleurbec)	106

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113
NUMÉRO 2
1986



UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR
GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT
PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR
ANDRÉ CARDINAL

COMITÉ DE RÉDACTION

DENIS BARABÉ, *Jardin botanique de la ville de Montréal*
CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*
PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*
BERNARD BERNIER, *Département des sciences forestières, Université Laval*
CARL M. BOYD, *Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax*
EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*
PIERRE COUILLARD, *Département des sciences biologiques, Université de Montréal*
JEAN-MARC DESCHÈNES, *Station de recherches, Agriculture Canada, Sainte-Foy, Québec*
ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*
PIERRE LEGENDRE, *Département de sciences biologiques, Université de Montréal*
WILLIAM C. LEGGETT, *Département de biologie, Université McGill*
JEREMY McNEIL, *Département de biologie, Université Laval*
BERNARD J.R. PHILOGÈNE, *Département de biologie, Université d'Ottawa*

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

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

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

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Deuxième trimestre 1986. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT DE LA PETITE OSEILLE

(RUMEX ACETOSELLA L.)¹

L. VÉZINA

Station de recherche en phytotechnie de Saint-Hyacinthe
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec
3300, rue Sicotte, C.P. 480, Saint-Hyacinthe (Québec) J2S 7B8

C.-J. BOUCHARD

Service de recherche en phytotechnie de Québec
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec
Complexe scientifique, 2700, rue Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

H.-P. THERRIEN

Département de phytologie
Faculté des sciences de l'Agriculture et de l'Alimentation
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

L'étude de la croissance et du développement de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) a été menée à partir de la propagation de plantules. L'espèce produit un grand nombre de graines et possède un mode de propagation végétative très efficace. La plante développe une rosette principale et de nombreuses pousses en périphérie à partir de bourgeons adventifs sur les racines. La pérennité est acquise très tôt au cours du développement soit au stade de 15-20 feuilles. Les clones développés peuvent occuper une surface de près de 4 m² après deux saisons de croissance. Les plantes femelles de cette espèce affectent davantage leurs ressources à la production de fleurs tandis que les plantes mâles en affectent davantage à la production de feuilles.

Abstract

A study on growth and development of sheep sorrel (*Rumex acetosella* L.) has been carried out from seedlings propagation. The species produces abundant seeds as well as having a very efficient mode of vegetative propagation. The plant develops a primary rosette and several aerial shoots from adventitious root buds. Perennity is achieved very early in the course of plant development, namely at the 15-20 leaf stage. Clones can easily cover an area of 4 m² after two growing seasons. Female and male plants of this species differed in the proportion of total biomass allocated to flowers or leaves. Males allocated a greater proportion of biomass to leaves than did females.

Introduction

La petite oseille (*Rumex acetosella* L.) est une espèce dioïque originaire d'Eurasie. C'est une mauvaise herbe vivace présente dans toutes les provinces du Canada et atteignant au nord le lac Athabasca en Alberta et le bassin de la rivière Hamilton au Labrador (Scoggan, 1978). Au Qué-

bec, la localité la plus septentrionale semble être Fort Georges près du 54° de latitude nord (Dutilly *et al.*, 1958). Dans le territoire agricole, c'est une adventice que l'on retrouve dans plusieurs cultures, le plus souvent dans les prairies et dans les céréales à paille où elle était présente dans plus de 50% des quelque 2500 champs inventoriés récemment. Dans les fraisières, c'est la mauvaise herbe la plus importante; elle cause de fortes infestations dans près de 30% des champs de fraises de la région de Québec et des Cantons-de-l'Est (Doyon *et al.*, données non publiées).

¹ Contribution n° 354 de la Direction générale de la recherche et de l'enseignement, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.

Le développement de la petite oseille a déjà été étudiée en Amérique du Nord, au Kentucky (Freeman, 1972), mais aucune étude n'avait encore été menée à la limite nord-est de sa distribution sur le continent. En Nouvelle-Zélande, Harris (1970a, b, 1972) a observé des populations issues de segments de racines et, en Angleterre, Putwain & Harper (1972) ont cultivé en serre des clones mâles et femelles de la petite oseille à partir de segments de racines, pour étudier la répartition de la biomasse entre les parties végétatives et les parties reproductrices. Comme espèce compétitrice des cultures, Harris (1971) révèle que l'habilité compétitrice de la petite oseille avec le trèfle blanc et l'ivraie vivace est principalement reliée au port en rosette prostée de la plante.

Dans les fraisières actuellement envahies par la petite oseille, les populations de la plante proviennent de la germination de graines dans le sol. En effet, depuis que l'herbicide glyphosate a été mis sur le marché, il y a quelques années, la culture est souvent établie sur des terrains nettoyés par cet herbicide qui détruit complètement la petite oseille comme plusieurs autres plantes vivaces. Ici, on a donc choisi d'obtenir les populations de la petite oseille par la propagation de plantules plutôt que par celle de segments de racines.

Nous comparons nos résultats à ceux d'études faites ailleurs, quant à trois aspects de la biologie de la petite oseille pouvant avoir des implications pratiques pour le développement de moyens de lutte efficaces: (1) le développement général de la plante incluant certaines différences entre les plantes mâles et les plantes femelles; (2) la mesure de la capacité et de la vitesse de la plante à envahir les espaces inoccupés; (3) la reconnaissance du stade de développement où l'espèce acquiert sa pérennité.

Matériel et méthodes

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT

Au début du mois de juin 1981, trois cents plantules de petite oseille au stade de 5-6 feuilles, provenant d'une fraisière en implantation à Saint-Laurent, île d'Orléans, ont été transplantées à la Station de recherche en phytotechnie de Saint-Augustin (Portneuf) sur un loam sableux fertile de pH 6,9. Chacune des plantules a été placée au centre d'un carré de 2 m de côté, gardé exempt de toute autre végétation.

Le développement de la plante a été suivi régulièrement au cours des saisons de croissance 1981 et 1982 par le dénombrement et la mesure

des dimensions des différents organes aériens et souterrains (tableau I). La hauteur et le diamètre des clones ainsi que la profondeur d'enracinement et l'étalement racinaire de l'axe principal de la rosette-mère à l'extrémité des racines, ont d'abord été mesurés en plein champ. Les plantes ont été ensuite prélevées en sauvegardant toutes leurs parties pour permettre la prise des autres mesures sur le système aérien (qui ont été effectuées séparément sur les organes de la rosette-mère et des pousses) et finalement pour la détermination de la masse sèche.

Au cours de la première saison de croissance, en 1981, plusieurs plantes ont été déterrées et mesurées à tous les dix jours, du 1^{er} juin au 15 septembre. Il y a eu dix prises d'échantillons: les sept premières comprenaient chacune seize individus choisis au hasard et les trois dernières, huit individus. Au total 136 plantes ont été mesurées (tableau I).

En 1982, la petite oseille implantée en 1981 accusait un grand développement. Les mesures ont été effectuées le 15 juin, le 15 juillet, le 15 août et le 15 septembre. À chacune de ces dates, quatre plantes mâles et quatre plantes femelles étaient choisies au hasard et examinées. Les plantes prélevées à la toute fin de l'expérience portaient des fleurs ou des fruits. Chez les plantes femelles les graines ont été cueillies à la main et au moment de la récolte des spécimens celles déjà tombées au sol ont été récupérées par un aspirateur D-Vac.

Pour les plantes mâles et femelles, des comparaisons de moyennes ont été faites selon le test *t* de Student (tableau II).

CAPACITÉ D'ENVAHISSEMENT EN SURFACE

Cinquante plantules de la petite oseille ont été transplantées, le 30 juin 1981, au centre de carrés de 2 m de côté, sous les mêmes conditions que celles de l'expérience précédente. L'occupation du terrain par chacune des plantes a été évaluée à huit reprises entre le 7 août 1981 et le 10 septembre 1982. Ces mesures étaient effectuées dans des quadrats de 1 m x 1 m et consistaient à estimer visuellement la surface en mètre carré occupée par la petite oseille. Les moyennes et les écarts-types des recouvrements ont ensuite été calculés pour chaque date d'évaluation (tableau IV).

ACQUISITION DE LA PÉRENNITÉ

Les graines de la petite oseille présentes dans le sol des fraisières germent facilement tout au cours de l'été et même en automne. En 1981,

des plantules comptant 3-4 feuilles ont été prises dans une fraisière une première fois à la fin du mois de juin et une seconde fois à la fin du mois d'août. Elles ont été transplantées à la Station de Saint-Augustin selon les conditions décrites dans les autres essais. L'expérience consistait à sectionner la tige des plantules juste au-dessus du collet, près de la surface du sol, et à observer, toujours en plein champ, la manifestation ou l'absence d'une repousse. À partir du moment de la transplantation et au fur et à mesure que les jeunes plantes développaient une feuille, dix nouvelles plantules étaient coupées à chaque fois. Ce traitement s'est effectué jusqu'à ce que les plantules en développement comptent 35 feuilles. Au total 600 plantules ont été sectionnées.

À la fin d'octobre 1981, d'autres jeunes plantes nouvellement émergées et comptant entre 5 et 35 feuilles, ont été repérées. Le traitement ne consistait plus à les priver de leur feuillage, mais il s'agissait plutôt de les marquer afin de les reconnaître et d'observer au printemps suivant si elles manifestaient une reprise en développant de nouvelles feuilles. Dans ce cas, comme pour les coupes effectuées près du sol, dix individus ont été utilisés pour représenter chacun des divers stades de développement.

Résultats et discussion

CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT

La plantule produit d'abord des cotylédons allongés et à limbe atténué à la base. Les feuilles apparaissent ensuite et s'étalent en rosette à la surface du sol (rosette-mère ou rosette principale). Les toutes premières feuilles sont entières, mais déjà sur les quatrième et cinquième feuilles on reconnaît la forme hastée bien caractéristique des feuilles de l'espèce.

Dès le stade de 4-5 feuilles, un bourgeon se différencie à l'aisselle de la première feuille, d'où se développe une autre feuille, puis plusieurs autres selon un axe secondaire en allongement. D'autres ramifications secondaires se développent ensuite à l'aisselle des autres feuilles de l'axe principal et se ramifient à leur tour à plusieurs reprises, pour former une rosette de rameaux serrés et alternes, pouvant compter jusqu'à 350 feuilles.

Sur les racines, les premiers bourgeons adventifs se développent dès que la plantule a cinq à six feuilles. Ils forment des pousses qui apparaissent en surface seulement lorsque la rosette principale compte de 25 à 30 feuilles. Avec le développement rapide de la rosette principale qui s'étale en surface et l'émergence des premières

pousses qui s'infiltrent au travers son feuillage, l'ensemble prend l'aspect d'une grande touffe de feuilles très dense.

Les pousses suivantes émergent en très grand nombre en périphérie. Leur développement sur une même racine se fait généralement à partir des bourgeons les plus vieux vers les plus récents, de sorte qu'il peut facilement être suivi en surface. En même temps que les racines secondaires de la rosette-mère s'allongent et rayonnent près de la surface, la racine principale s'enfonce dans le sol, jusqu'à 30 cm de profondeur. À ce stade, les pousses ne développent pas de système racinaire qui leur soit propre.

Les pousses végétatives situées près de l'axe principal de la rosette-mère ne développent que de 3 à 10 feuilles, tandis que les plus éloignées sont généralement aussi les plus feuillées; elles comptent de 10 à 20 feuilles. Quelquefois l'une de ces pousses se développe d'une façon importante au détriment de la rosette-mère et on peut y compter jusqu'à 130 feuilles. Des études d'Harris (1970 a, b) et de Putwain & Harper (1972), ont déjà démontré que les pousses adventives sont capables, sous de bonnes conditions de croissance, d'un développement se rapprochant de celui de la rosette-mère.

Dans la première saison de croissance, cinquante jours après la transplantation, la plante comptait 200 pousses (tableau I). À ce moment la masse sèche aérienne de la rosette centrale ($12,7 \pm 6,3$ g) était presque égale à la masse sèche totale des pousses ($9,6 \pm 4,9$ g). Plus précisément, par interpolation (fig. 1), les pourcentages de la masse totale des parties aériennes étaient égales pour la rosette-mère et les pousses, cinquante-cinq jours après la transplantation des plantules. Plus tard dans la saison, avec l'émergence de plusieurs autres pousses en périphérie, l'importance relative de la rosette-mère a diminué rapidement. En fin de saison, sa masse ne représentait plus que 20% de celle de tout le système aérien.

Quant au système racinaire, il représentait, 60 jours après la transplantation et jusqu'à la fin de la saison de croissance, entre le quart et le tiers de la masse sèche totale de la plante.

À la fin de la première saison de croissance, la plantule de la petite oseille avait formé un clone d'un diamètre d'environ 1 m qui comptait plus de 1 300 pousses végétatives. Peu d'individus ont fleuri au cours du premier été, soit 7% chez les plantes mâles et 8% chez les plantes femelles. Harris (1970a) a fourni des données similaires pour des plantes de petite oseille observées en Nouvelle-Zélande.

TABLEAU I

Mesures sur le système aérien et souterrain de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.)
prises au cours de la première saison de croissance

Nombre de jours écoulés depuis la transplantation	Nombre de plantes échantillonnées	Système aérien									Système souterrain				Masse sèche totale moyenne \pm E.T. (g)											
		Hauteur maximale moyenne \pm E.T. (cm)		Diamètre moyen \pm E.T. (cm)		Rosette-mère			Pousses			Masse sèche moyenne des parties aériennes \pm E.T. (g)		Étalement racinaire moyen \pm E.T. (cm)		Profondeur moyenne d'enracinement \pm E.T. (cm)		Nombre moyen de bourgeons adventifs \pm E.T.		Masse sèche moyenne des parties souterraines \pm E.T. (g)						
						Nombre moyen de feuilles \pm E.T.	Nombre moyen de ramifications de 1 ^{er} ordre \pm E.T.	Masse sèche moyenne \pm E.T. (g)	Nombre moyen \pm E.T.	Nombre moyen de feuilles par pousses \pm E.T.	Masse sèche moyenne \pm E.T. (g)															
10	16	5	2	11	3	20	5	3	2	0,2	0,1	—	—	—	0,2	0,1	6	2	5	1	3	2	0,1	0,5	0,3	0,5
20	16	5	2	12	3	60	18	7	2	0,6	0,3	—	2	2	0,7	0,4	11	3	6	1	17	12	0,3	0,1	1,0	0,5
25	16	7	2	19	5	95	30	8	2	2,0	0,5	—	6	5	2,3	0,4	14	8	10	2	36	30	0,5	0,2	2,8	0,7
35	16	10	2	24	4	281	108	14	2	9,2	6,1	—	36	21	11,2	0,9	44	12	14	3	384	166	3,3	0,8	14,5	1,5
50	16	15	3	27	6	331	96	16	6	12,7	6,3	—	184	103	22,3	9,0	56	10	23	5	580	281	4,8	1,8	27,1	2,4
60	16	14	5	46	21	—	—	15	7	17,8	7,0	—	293	125	41,7	22,1	60	11	24	7	803	392	23,9	17,3	65,6	36,3
75	16	17	6	51	18	—	—	15	7	21,5	12,9	—	527	286	54,1	17,4	75,6	47,8	67	10	22	5	28,6	4,2	104,2	47,2
80	8	13	3	58	27	—	—	13	7	21,9	8,7	—	590	344	67,6	32,3	70	15	21	4	1000	—	23,2	11,2	90,8	38,1
95	8	14	3	84	27	—	—	16	8	22,9	8,7	—	1034	400	91,6	34,6	82	7	23	2	1000	—	34,3	12,9	125,9	42,7
100	8	15	2	100	12	—	—	17	4	21,0	12,3	—	1354	307	105,0	16,0	86	7	24	3	1000	—	38,9	8,6	143,9	23,1

* E.T.: Écart-type

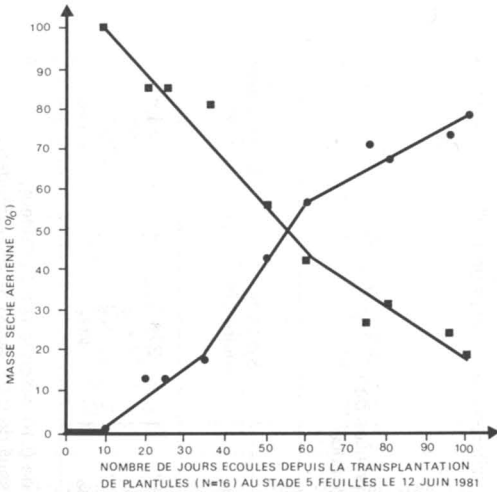


Figure 1. Répartition de la biomasse aérienne de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) entre la rosette-mère (■) et les pousses (●) au cours de son développement à la première saison de croissance.

Par contre, au printemps suivant, des tiges florifères se sont développées rapidement sur toutes les pousses. Les inflorescences des plantes mâles sont apparues un peu plus tôt que celles des plantes femelles. Les tiges des plantes femelles se sont constamment maintenues tout au cours de la saison à environ 10 cm au-dessus de celles des plantes mâles (tableau II). Des observations similaires ont déjà été signalées par Harris (1968) et Putwain & Harper (1972).

Les racines se sont allongées et de nouvelles pousses sont apparues en périphérie de la plante tout au long de la deuxième saison de croissance (tableau II). Au cours de cette deuxième saison, la masse de la partie souterraine est devenue presque égale à celle du système aérien. Finalement, après deux saisons de croissance, le clone formé par une plantule de la petite oseille avait un diamètre de près de 2 m et comptait plus de 3 500 pousses et 900 tiges. Les plantes femelles ont produit en moyenne 931 tiges et 454 000 akènes. Cette production exprimée en nombre de pousses végétatives et en nombre de graines est de quatre à cinq fois plus grande que celle mesurée pour la petite oseille en croissance sur un sol fertile au Kentucky (Freeman, 1972).

À la fin de l'expérience en septembre 1982, les plantes mâles avaient produit plus de pousses que les plantes femelles, soit $4\,211 \pm 315$ pour les mâles et $3\,130 \pm 420$ pour les femelles (tableau II). Après deux saisons de croissance il apparaît aussi que les clones mâles et les clones femelles, malgré une masse sèche totale équivalente, répartissent différemment leur biomasse entre les diverses parties des plantes (tableau

III). On voit surtout que les clones diffèrent significativement l'un de l'autre dans l'allocation de leurs ressources aux organes de la reproduction sexuelle comparativement aux organes végétatifs aériens. Les clones mâles allouent 25,5% de leur masse totale à la production de feuilles comparativement à 14,6% chez les clones femelles; à l'inverse, 11,4% de la masse est affectée aux pièces florales (et aux graines) chez les plantes femelles contre seulement 1,5% chez les plantes mâles (tableau III). Putwain & Harper (1972) rapportent, pour des plantes issues de segments de racines plantés en septembre 1968 et récoltés en août 1969, que les clones mâles avaient alloué 20% de leur masse totale à la production de feuilles comparativement à 13% chez les femelles, tandis que pour la production des fleurs ou des graines c'était 33% chez les plantes femelles et 9% chez les plantes mâles. La biomasse souterraine chez les clones femelles n'était que 36% de la biomasse totale alors que chez les clones mâles c'était 53%. Dans notre étude l'importance de la biomasse souterraine est équivalente quel que soit le caractère sexuel du clone; 51% de la biomasse totale pour le clone femelle, 47% pour le clone mâle (tableau III). Il ressort que dans les deux études l'allocation des ressources entre les parties florales et les feuilles distingue bien les clones femelles des clones mâles, mais l'investissement pour la reproduction sexuelle est relativement faible chez les plantes des deux sexes dans la présente étude. D'autre part, Gross & Soule (1981) mentionnent que dans les clones mâles et femelles de *Silene alba* (Miller) Krause, la biomasse des racines est pratiquement égale, comme la petite oseille dans le cas présent (tableau III), et que les différences dans la masse totale des plantes devaient être entièrement attribuées à la masse des parties végétales au-dessus de la surface du sol.

Des études sur d'autres espèces dioïques ont déjà fait ressortir un fléchissement du développement végétatif chez les plantes femelles en comparaison avec les plantes mâles, en raison du coût élevé de la production des fleurs et des graines (Freeman *et al.*, 1976; Lloyd & Webb, 1977). Par contre, chez des espèces comme *Simmondsia chinensis* (Wallace & Rundel, 1979) et *Silene alba* (Miller) Krause (Gross & Soule, 1981), on retrouve la plus grande part de la biomasse allouée à la production des organes floraux chez les plantes mâles, tandis que le développement végétatif est plus important chez les plantes femelles.

CAPACITÉ D'ENVAHISSEMENT EN SURFACE

Durant l'année 1981, la plantule qui comportait 5 feuilles le 30 juin a occupé graduellement la

TABLEAU II

Mesures sur le système aérien et souterrain de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) prises au cours de la deuxième saison de croissance

Date de la mesure	Sexe	Nombre de plantes échantillonnées	Système aérien					Système souterrain			Moyenne de la masse sèche totale (g)
			Diamètre moyen (cm)	Nbre moyen de pousses	Nbre moyen de tiges	Hauteur moyenne des tiges (cm)	Masse sèche moyenne (g)	Étalement racinaire moyen (cm)	Profondeur moyenne d'enracinement (cm)	Masse sèche moyenne (g)	
17 juin	F ¹	4	98	1520	629	41	217,3	68	26	192,1	409,4
	M	4	112	1738	885	35	244,6	76	24	256,3	500,9
21 juillet	F	4	130	—	942	49*	343,5	99	25	364,6	708,1
	M	4	144	—	838	35*	277,2	88	27	208,5	585,1
10 août	F	4	145	—	941	48*	367,6	95	27	333,3	700,9
	M	4	181	—	878	42*	427,9	103	24	304,5	732,4
10 sept.	F	4	164	3130*	931	51*	361,0	116	29	374,8	735,8
	M	4	198	4211*	895	41*	420,7	125	26	375,4	796,1

¹ F : femelle; M : mâle

* Les résultats d'une même colonne à une même date, affectés d'un astérisque sont significativement différents à un seuil de 0,05, selon le test *t* (Student).

TABLEAU III

Masse sèche en grammes des différentes parties de clones mâles et femelles de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) après deux saisons de croissance

	Nombre de plantes échantillonnées	Système aérien				Système souterrain	Masse sèche totale
		Feuilles	Tiges	Pièces florales	Total		
Femelle	4	106,3**	167,7	87,0**	361,0*	374,8	735,8
		14,6%	23%	11,4%	49%	51%	100%
Mâle	4	214,1**	204,4	12,2**	420,7*	375,4	796,1
		25,5%	26%	1,5%	53%	47%	100%

* Les résultats d'une même colonne affectés d'un astérisque sont significativement différents à un seuil de 0,10, selon le test *t* (Student).

** Les résultats d'une même colonne affectés de deux astérisques sont significativement différents à un seuil de 0,05, selon le test *t* (Student).

TABLEAU IV

Recouvrement en surface et taux de recouvrement moyen journalier des plantes de la petite oseille (*Rumex acetosella* L.) au cours de deux saisons de croissance successive¹

Date de l'évaluation	Recouvrement en surface (m ²)		Taux de recouvrement entre chaque date (cm ² /jour)
	Moyenne*	Écart-type	
81-06-30	0,00	0,00	—
81-08-07	0,07	0,04	18,42
81-09-07	0,26	0,12	63,33
81-10-06	0,34	0,17	26,66
82-05-16	0,26	0,15	157,14
82-06-14	0,70	0,29	—
82-07-16	2,03	1,08	415,62
82-08-05	3,00	1,49	510,52
82-09-10	3,77	1,51	220,00

¹ Les plantes sont issues d'une plantule comportant 5 feuilles le 30 juin 1981.

* n = 50

surface pour couvrir un peu plus d'un tiers de mètre carré en fin de saison (tableau IV). Au cours de la deuxième saison de croissance, la plante s'est propagée beaucoup plus rapidement comme le révèle le calcul des taux de recouvrements moyens journaliers. Dans les périodes les plus actives de croissance, les taux se situent en gros entre 20 et 60 cm² par jour la première saison et entre 400 et 500 cm² par jour durant la seconde saison (tableau IV). Finalement, les plantes issues de la propagation d'une plantule couvraient en moyenne près de 4 m² à la fin de la deuxième saison de croissance. Le manque de renseignements sur la capacité des autres adventices vivaces à envahir les espaces libres ne permet pas d'établir plusieurs comparaisons. Parmi plusieurs biotypes de chiendent [*Agropyron repens* (L.) Beauv.] étudiés au Minnesota (Westra & Wyse, 1981), celui qui a le plus proliféré sous de bonnes conditions de croissance a couvert en une saison seulement les deux tiers de la superficie (0,21 m²) occupée par la petite oseille selon nos données.

ACQUISITION DE LA PÉRENNITÉ

La repousse de la plante, après que son feuillage ait été coupé en surface, se produisait en autant que la plantule comptait au moins 7 à 10 feuilles au moment du traitement. Mais le pourcentage des plantes qui ont repris était d'autant plus élevé que les plantules avaient un feuillage abondant au moment de la coupe. Pour les jeunes plantes qui ont été sectionnées lorsqu'elles avaient au moins 20 feuilles on constate que 80% d'entre elles ont repris (fig. 2). La repousse était issue des bourgeons adventifs sur les racines. Les bourgeons axillaires pouvaient également per-

mettre à la jeune plante de reprendre, mais on n'a remarqué leur développement que sur les rosettes qui avaient plus de 20 feuilles au moment de l'élimination du feuillage.

Quant aux plantules exposées à l'hiver sans être privées de leur feuillage, 50% de celles qui avaient une dizaine de feuilles au moment d'entreprendre l'hiver, ont repris au printemps. Celles où l'on comptait entre 15 et 20 feuilles ont pratiquement toutes traversé l'hiver avec succès; 90 à 100% d'entre elles ont repris (fig. 2).

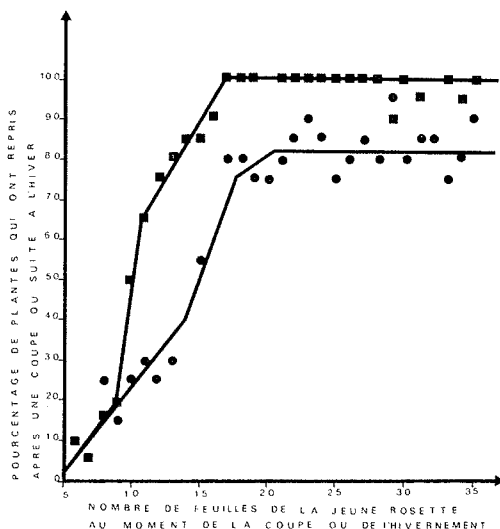


Figure 2. Repousse de la petite oseille après une coupe ou suite à l'hiver. (●) Jeunes rosettes sectionnées; (■) jeunes rosettes exposées à l'hiver. Dans chacun des cas, 10 plantes ont été utilisées à chacun des stades.

Conclusion

L'ensemble des caractères de la petite oseille contribue à la doter d'un fort potentiel comme adventice des cultures. Effectuer un sarclage mécanique superficiel pour nettoyer un champ infesté par des jeunes plantes de la petite oseille risquerait fort d'être insuffisant. Même un traitement chimique qui détruirait le feuillage des jeunes rosettes n'éliminerait pas pour autant la plante. Grâce à leurs bourgeons sur les racines, les jeunes plantes peuvent reprendre après ces interventions. Le caractère redoutable de la petite oseille tient donc à ce que ces bourgeons adventifs apparaissent très tôt dans le développement de la plante, de sorte que les plantules sont à peine apparues à la surface du sol, qu'il faut envisager les méthodes de répression s'appliquant aux plantes vivaces. Le développement de la petite oseille en hauteur est faible; cette plante est cependant remarquable par les importants clones densément feuillés qu'elle forme près de la surface du sol. Certaines plantes basses dans les cultures présentent un développement similaire à celui de la petite oseille, par exemple, le fraisier avec ses stolons. Dans une fraisière envahie par la petite oseille, la capacité qu'a cette mauvaise herbe d'occuper rapidement l'espace disponible est certainement un facteur déterminant de son habilité compétitrice. Enfin, il faudrait voir si la répartition différente de la biomasse aérienne chez les clones mâles et les clones femelles a de l'influence sur leur comportement compétitif avec d'autres adventices et certaines cultures, comme celle du fraisier.

Remerciements

Les auteurs remercient Madame Renée Caron, agronome, de l'assistance qu'elle a fournie. Ils expriment également leur vive reconnaissance au Conseil de recherches et services agricoles du Québec pour les subventions versées, sans lesquelles le travail n'aurait pu être réalisé.

Références

DUTILLY, A., E. LEPAGE & M. DUMAN, 1958. Contribution à la flore des îles (T.N.O.) et du versant

- oriental (Qué.) de la Baie James. — Contr. Arct. Inst. cath. Univ. Am., 9F. Wash., D.C.
- FREEMAN, J. F., 1972. Red sorrel as a weed. — Weed today, winter: 12-13.
- FREEMAN, D. C., L. G. KLIKOFF & K. T. HARPER, 1976. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. — Science, 193: 597-599.
- GROSS, K. L. & J. D. SOULE, 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. — Amer. J. Bot., 68: 801-807.
- HARRIS, W., 1968. Environmental effects on the sex ratio of *Rumex acetosella* L. — Proc. N.Z. ecol. Soc., 15: 51-54.
- HARRIS, W., 1970a. Genecological aspects of flowering and vegetative reproduction in *Rumex acetosella* L. — N.Z. J. Bot., 7: 125-141.
- HARRIS, W., 1970b. Yield and habit of New Zealand population of *Rumex acetosella* L. at three altitudes in Canterbury. — N.Z. J. Bot., 8: 114-131.
- HARRIS, W., 1971. The effects of fertilizers and lime competitive interactions of *Rumex acetosella* L. with *Trifolium repens* and *Lolium* sp. — N.Z. J. agric. Res., 14: 185-207.
- HARRIS, W., 1972. Shading, defoliation, temperature growth stage, and residual fertility effects on competition between *Rumex acetosella*, *Trifolium repens* and *Lolium multiflorum* X *perenne*. — N.Z. J. agric. Res., 15: 687-705.
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB, 1977. Secondary sex characters in plants. — Bot. Rev., 43: 177-216.
- PUTWAIN, P. D. & J. L. HARPER, 1970. Studies in the dynamics of plant population of *Rumex acetosa* L. and *Rumex acetosella* L. in grassland. — J. Ecol., 58: 251-264.
- PUTWAIN, P. D. & J. L. HARPER, 1972. Studies in the dynamics of plant population V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *Rumex acetosella*. — J. Ecol., 60: 113-129.
- SCOGGAN, H. J., 1978. The flora of Canada. Part 3, Dicotyledonea (Saururaceae to Violaceae). — Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci., Canada, no. 7, p. 547-1115.
- WALLACE, C. S. & P. W. RUNDEL, 1979. Sexual dimorphism and resource allocation in male and female shrubs of *Simmondsia chinensis*. — Oecologia (Berlin), 44: 34-39.
- WESTRA, P. H. & P. L. WYSE, 1981. Growth and development of quackgrass (*Agropyron repens*) biotypes. — Weed Sci., 29: 44-52.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET IMPORTANCE DANS LES CULTURES DE QUATRE ADVENTICES DU QUÉBEC: *ABUTILON THEOPHRASTI*, *AMARANTHUS POWELLII*, *ACALYPHA RHOMBOÏDEA* ET *PANICUM DICHOTOMIFLORUM*¹

D. DOYON, C.-J. BOUCHARD et R. NÉRON

Service de la recherche en défense des cultures,
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec
2700 rue Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

Résumé

Les auteurs illustrent et commentent la répartition géographique de quatre espèces adventices du Québec méridional: *Abutilon theophrasti*, *Amaranthus powellii*, *Acalypha rhomboïdea* et *Panicum dichotomiflorum*. Des herborisations ainsi que des relevés de végétation effectués entre 1980 et 1984 ont démontré l'importance de ces taxons dans les cultures et en particulier dans le maïs et les céréales. *Acalypha rhomboïdea* est une entité indigène qui a sans doute envahi les champs en cultures depuis longtemps. Les trois autres espèces sont naturalisées au Québec et se retrouvent très fréquemment dans le sud du territoire agricole à partir du lac Saint-Pierre.

Abstract

This paper presents the geographical distribution of four weed species from southern Québec: *Abutilon theophrasti*, *Amaranthus powellii*, *Acalypha rhomboïdea* and *Panicum dichotomiflorum*. Floristic surveys and weed specimen collections made between 1980 and 1984 showed a relatively high percentage of occurrence of those species in crops, especially corn and small grains. *Acalypha rhomboïdea* is native in Québec and has possibly invaded cultivated grounds since a long time. Other three species are naturalized in Québec, occurring frequently in crops from Lake Saint-Pierre and southwards.

Introduction

Au cours de la dernière décennie, les quatre espèces étudiées ici ont été rapportées comme s'introduisant dans les cultures, certaines d'entre elles causant même des infestations dans quelques champs au Québec [Comité canadien de lutte contre les mauvaises herbes (Section de l'est), 28^e et 29^e réunions, 1974, 1975; Comité canadien de malherbologie (Section de l'est), 31^e réunion, 1977; Comité d'experts sur la malherbologie (Section de l'est), 34^e, 35^e et 37^e réunions, 1980, 1981, 1983]. La ricinelle rhomboïde (*Acalypha rhomboïdea* Raf.) est décrite dans la première édition de la Flore Laurentienne (Marie-Victorin, 1935), mais les trois autres espèces étaient pratiquement inconnues sur le territoire à cette époque. Dans la deuxième édition de cette Flore, en 1964, on retrouve l'abutilon (*Abutilon theophrasti* Medic.) et le panic d'automne (*Panicum dichotomiflorum* Michx.) dans les espèces

ajoutées à la flore du Québec depuis 1935 (Marie-Victorin, 1964). C'est seulement en 1983 que l'amarante de Powell (*Amaranthus powellii* S. Wats.) a été signalée au Québec (Cayouette et al., 1983).

Récemment encore, on avait peu de renseignements sur l'importance de ces espèces dans nos régions malgré qu'elles étaient fréquentes dans des zones agricoles pas très éloignées aux États-Unis et en Ontario (U.S. Department of Agriculture, 1976; Alex & Switzer, 1976). La distribution de l'abutilon ne comprenait que quelques localités (Rousseau, 1968) alors que le panic d'automne était observé dans trois champs de maïs en 1974 (Doyon & Bouchard, 1981). La ricinelle rhomboïde semblait l'espèce la mieux représentée selon la mise au point fait par Rousseau (1974) sur sa présence au Québec.

L'inventaire des mauvaises herbes dans les cultures au Québec, commencé en 1980, est actuellement terminé. Il apporte des données nouvelles sur ces quatre espèces. Le but du présent travail est d'étudier la répartition de ces mauvaises

¹ Contribution n° 348 de la Direction de la recherche agricole, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec.

herbes dans les cultures et de faire la carte de répartition de chacune en utilisant les données de l'inventaire et les récoltes de spécimens effectuées au cours de ces cinq dernières années.

Méthodes

Les renseignements qui ont permis d'établir les cartes de la répartition des espèces étudiées ici proviennent des collections de différents herbiers: l'herbier du Québec, ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (QUE); l'herbier Marie-Victorin, Université de Montréal (MT); l'herbier Louis-Marie, Université Laval (QFA); l'herbier Rolland-Germain, Université de Sherbrooke (SFS); l'herbier des plantes vasculaires, Agriculture Canada, Ottawa (DAO) et l'herbier de l'Université McGill, Montréal (MTMG). Les acronymes sont ceux de l'«Index Herbariorum» (Holmgren *et al.*, 1981). Ils seront utilisés dans la citation des spécimens.

Pour juger de l'importance de chaque espèce dans les cultures, on a recours à des pourcentages de présence et à des valeurs de recouvrement. Le pourcentage de présence d'une espèce dans une culture est le rapport entre le nombre de champs où cette espèce apparaît et le nombre total de champs étudiés tandis que son recouvrement ou sa couverture est une évaluation du pourcentage de la superficie qu'elle occupe dans un champ (Deschênes & Doyon, 1982; Doyon *et al.*, 1982).

Les régions agricoles du Québec (Anonyme, 1974) ont servi à la planification de l'inventaire; elles servent également de cadre pour la présentation des résultats de ce travail.

Résultats

Abutilon theophrasti Medic.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'abutilon est une plante introduite d'Asie (Muenscher, 1955). Très répandue aux États-Unis, cette mauvaise herbe annuelle y cause des problèmes depuis trente ans au moins (Lindsay, 1953). On la trouve en abondance surtout dans les États où le maïs est cultivé intensivement (U.S. Department of Agriculture, 1976).

Au Canada, Groh (1944a) mentionne déjà l'importance de l'abutilon dans le sud-ouest de l'Ontario, la plante est signalée ensuite par Montgomery (1955) et plus récemment par Alex & Switzer (1976). Ces derniers auteurs notent de fortes populations d'abutilon dans les cultures annuelles et dans les terrains vagues. Ailleurs

au pays, Groh (1944b) signale une station de Colombie-Britannique tandis que Scoggan (1978a) cite quelques localités de l'ouest canadien et des provinces maritimes.

Au Québec, Rousseau (1968) indique les localités de Rosemère, de Saint-Polycarpe près de Montréal et de Deschênes près de Hull. Il signale aussi deux spécimens en provenance des comtés de Nicolet et de Brôme vus par Groh (1944b) mais non conservés en herbier.

Entre 1969 et 1979, des spécimens ont été récoltés dans treize localités nouvelles selon une recherche faite dans les herbiers du Québec (QUE, QFA, SFS, MT, MTMG). La plupart de ces localités s'échelonnent le long du Saint-Laurent depuis Montréal jusqu'à Berthier, comté de Montmagny (fig. 1).

La carte de répartition de l'abutilon au Québec compte 72 localités dont plus de 80% sont connues depuis 1980 seulement (fig. 1). Elles proviennent en majorité des régions du sud-ouest de Montréal (7), du Richelieu (6), des Cantons-de-l'Est (5) et de l'Outaouais (8).

TYPES D'HABITATS

Au cours de cette étude, 150 spécimens d'herbiers ont été examinés. Environ 130 proviennent de champ de maïs, de légumes, de betteraves à sucre, de céréales ou de jardins potagers. L'abutilon se trouve aussi dans plusieurs habitats rudéraux tels les bords de route, les lots vacants, les cours d'habitation, près des bâtiments de ferme et des silos, sur des tas de terre ou de fûmier, sur les bords des voies ferrées, près des éleveurs à grains. Il a aussi été récolté dans un port et une gare.

IMPORTANCE DANS LES CULTURES

L'abutilon est absent dans les régions agricoles du Bas-Saint-Laurent — Gaspésie (1), de l'Abitibi et du Témiscamingue (9) et du Saguenay — Lac Saint-Jean (12). Dans l'ensemble des neuf autres régions agricoles, il a été relevé dans moins de 50 champs cultivés. Dans la seule région du Richelieu (6) cependant, on a noté l'abutilon dans 23 champs: 14 de maïs, 6 de betteraves à sucre, 2 de céréales et 1 de tomates.

L'abutilon peut devenir un problème sérieux surtout dans le maïs. On a trouvé un champ de 30 acres à Godmanchester, comté de Huntingdon, envahi à plus de 30% de sa superficie. Cinq autres cas d'infestations ont été rapportés dans des champs de maïs de trois comtés, soit Missisquoi, Yamaska et l'Assomption. Dans les cultures autres que le maïs, l'abutilon couvre rarement plus de 5% de superficie du champ.

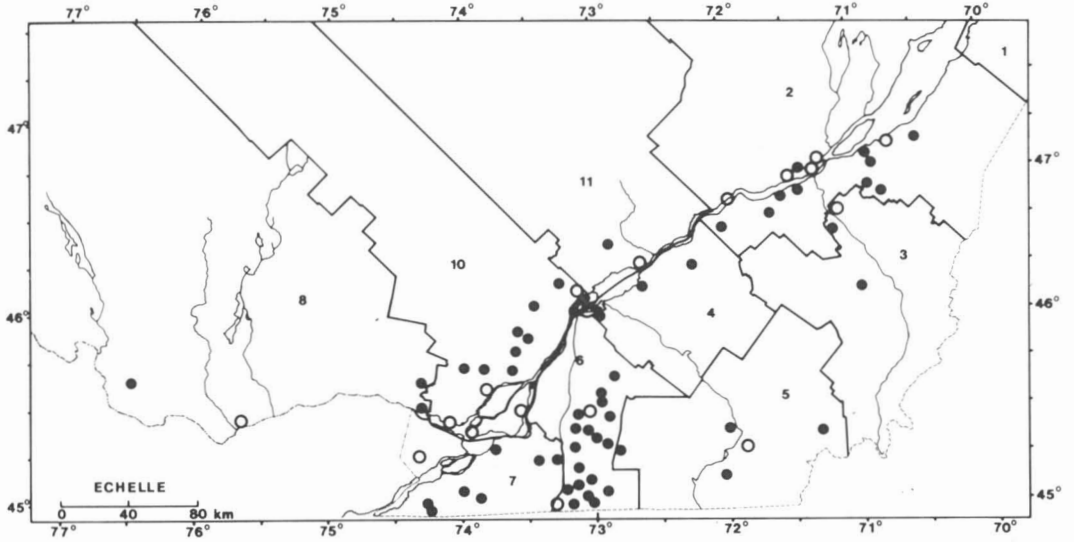


Figure 1. Carte de répartition de l'*Abutilon theophrasti* au Québec. ○ Avant 1980: Rousseau (1968); QUE, QFA, MT, MTMG, SFS. — ● Depuis 1980: inventaires des mauvaises herbes (QUE); DAO, SFS. Les numéros sur la carte identifient les régions agricoles du Québec. 1: Bas-Saint-Laurent — Gaspésie, 2: Québec, 3: Beauce, 4: Nicolet, 5: Cantons-de-l'Est, 6: Richelieu, 7: Sud-ouest de Montréal, 8: Outaouais, 10: L'Assomption, 11: Mauricie.

Amaranthus powellii S. Wats.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'amarante de Powell est originaire de l'ouest des États-Unis et du Mexique et elle est assez répandue dans le nord-est américain (Fernald, 1950; Sauer, 1967). Au Canada, Scoggan (1978a) la signale de la Colombie-Britannique à la Saskatchewan, dans le sud de l'Ontario et à l'Île-du-Prince-Édouard. Weaver & McWilliams (1980) ne la mentionnent que pour l'Ontario et la Colombie-Britannique.

Au Québec, l'amarante de Powell a été signalée pour la première fois par Cayouette *et al.* (1983). Plusieurs spécimens récoltés en 1976 et en 1977 proviennent de six localités: quatre dans le comté de Missisquoi, une dans le comté de Saint-Hyacinthe et une autre dans le comté de Québec. La première récolte au Québec date de 1974 et proviendrait de l'Ange-Gardien, comté de Rouville (*L. Choquette n° 9*, SFS). Le spécimen était identifié à *Amaranthus retroflexus* L. Les herborisations effectuées au cours de l'inventaire des mauvaises herbes ont permis le dépistage de 88 localités nouvelles de 1982 à 1984.

La carte de répartition de l'amarante de Powell fait ressortir le grand nombre de stations localisées dans certaines régions agricoles du sud du Québec: 32 localités dans la région du Richelieu (6), 17 dans la région du sud-ouest de Montréal (7) et 15 dans celle de l'Assomption (10) (fig. 2). La

station située le plus à l'est au Québec est Saint-Roch-des-Aulnaies, comté de l'Islet (*B. Maltais, 1982, s.n.* QUE). Les stations situées le plus au nord du territoire agricole n'apparaissent pas sur la carte; Métabetchouan (*R. Néron 83-2797*, QUE) et Saint-Bruno (*R. Néron 83-2953*, QUE) au Lac-Saint-Jean. Au nord de Montréal, on notera également la localité de Saint-Jovite (*L. Guay, R. Néron et al. 83-3132 et 83-163*, QUE).

TYPES D'HABITATS

Les herbiers du Québec renferment plus de 200 spécimens de l'amarante de Powell. Au moins 150 d'entre eux proviennent de cultures annuelles telles les légumes, le maïs, la betterave à sucre et les céréales. Les autres récoltes se rapportent à des plantes observées dans des habitats rudéraux: bords de route, près des bâtiments de ferme, près des élévateurs à grains, près des voies ferrées, près des silos, sur les tas de terre, sur les terrains labourés mais non ensemencés, près des habitations dans les villes ou les villages. Elle a aussi été récoltée dans un port.

IMPORTANCE DANS LES CULTURES

Selon les spécimens conservés dans les herbiers, l'amarante de Powell a été récoltée dans les cultures de toutes les régions agricoles à l'exception de celles du Bas-Saint-Laurent — Gaspésie (1) et de l'Abitibi — Témiscamingue (9). Cependant, cette espèce n'a été relevée que dans

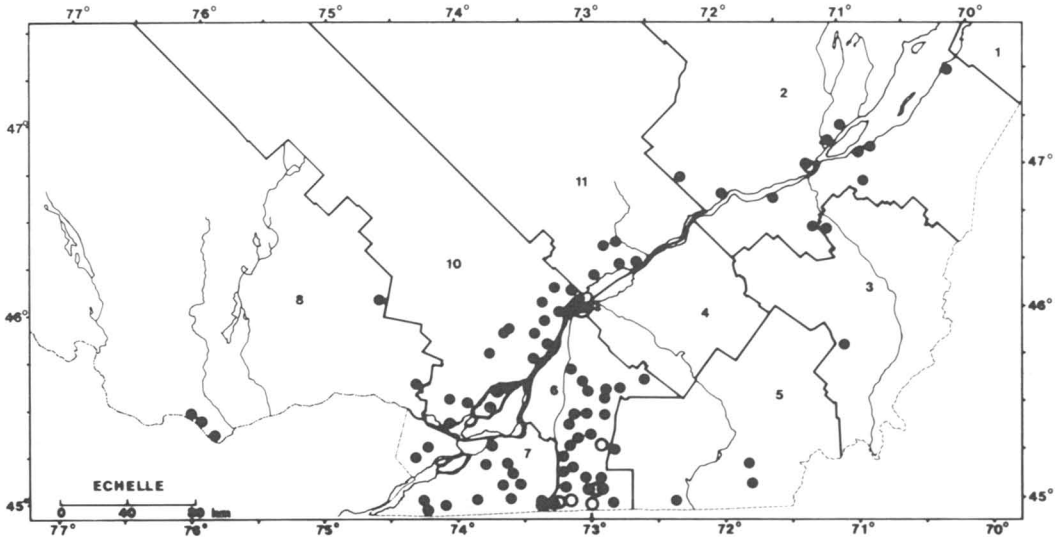


Figure 2. Carte de répartition de l'*Amaranthus powellii* au Québec. ○ Avant 1980: Cayouette et al. (1983); SFS. — ● Depuis 1980: inventaires des mauvaises herbes (QUE). Les numéros sur la carte correspondent aux régions agricoles identifiées à la figure 1.

105 champs au cours de l'inventaire des mauvaises herbes (tableau I). Plus de la moitié de ces champs, soit 54, sont situés dans la région du Richelieu (6), 36 dans la région de l'Assomption (10) et 15 dans celle du sud-ouest de Montréal (7). Plus de 80% du nombre total de champs est constitué des trois cultures suivantes: les légumes, le maïs et la betterave à sucre. L'amarante de Powell dépasse rarement 5% de la superficie des champs qu'elle occupe. Elle atteignait exceptionnellement plus de 25% de couverture dans un champ de légumes sur terre noire.

Acalypha rhomboïdea Raf.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

La ricinelle rhomboïde est une espèce annuelle de la famille des Euphorbiacées et elle est indigène

en Amérique du Nord (Fernald, 1950). Gleason & Cronquist (1963) la présentent comme une espèce dont l'aire s'étend du Québec au Minnesota et vers le sud jusqu'en Floride et au Texas.

Au Québec, la répartition de la ricinelle rhomboïde comportait 25 localités en 1974 (Rousseau, 1974) et environ 35 en 1979 selon un relevé des spécimens d'herbiers. Suite aux travaux des inventaires de mauvaises herbes, la carte compte maintenant plus de 125 localités (fig. 3). La ricinelle rhomboïde a une aire étendue avec une représentation importante de localités aux alentours de Montréal, dans les vallées du Richelieu et de l'Outaouais. Les localités situées à la limite nord-est de l'aire de l'espèce sont Saint-Joachim, comté de Montmorency, sur la rive nord du Saint-Laurent et Berthier, comté de Montmagny, sur la rive sud (Rousseau, 1974). La citation de Scoggan (1978a):

TABLEAU I

Nombre de champs (N) et pourcentage de présence (%) d'*Amaranthus powellii* relevé dans les cultures des régions agricoles du Québec au cours de l'inventaire des mauvaises herbes de 1980 à 1984 (105 champs)

Région agricole	Culture									
	Maïs		Céréales		Betteraves à sucre		Légumes		Autres cultures	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Richelieu (6)	19	11,8	9	4,7	22	31,9	3	12,0	1	4,8
Sud-ouest de Montréal (7)	5	1,9	—	—	—	—	10	10,9	—	—
L'Assomption (10)	11	6,6	5	2,7	—	—	18	14,3	2	1,7

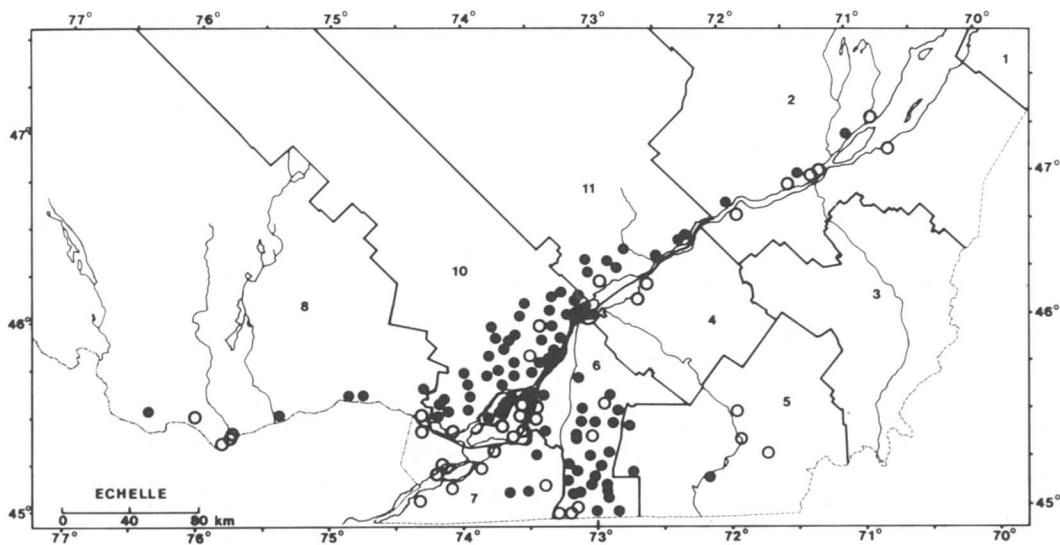


Figure 3. Carte de répartition de l'*Acalypha rhomboïdea* au Québec. ○ Avant 1980: Rousseau (1974); QFA, QUE, SFS, MT, DAO. — ● Depuis 1980: inventaires des mauvaises herbes (QUE); SFS. Les numéros sur la carte correspondent aux régions agricoles identifiées à la figure 1.

«Berthier, 15 mi NE of Montreal» pour situer la localité à la limite nord-est du Québec semble donc le fait d'une méprise.

TYPES D'HABITATS

Il existe plus de 300 spécimens d'*Acalypha rhomboïdea* dans les herbiers québécois. Dans cette collection, environ 250 récoltes proviennent de terres en cultures très diversifiées tandis qu'une trentaine d'autres ont été prélevées dans des milieux rudéraux: bords de bâtiment, de route et de trottoir, bords de chemin de fer, terrains vacants. Moins d'une dizaine de récoltes proviennent d'habitats naturels ou moins perturbés: les bordures de boisé, les clairières, les sous-bois, les aulnaies et les bords de rivière.

IMPORTANCE DANS LES CULTURES

La ricinelle rhomboïde a été relevée dans 1176 champs cultivés et elle est bien représentée dans les cultures dans plusieurs régions agricoles du Québec (tableau II). On constate par ailleurs qu'elle est moins fréquente dans les champs de la région des Cantons-de-l'Est (5) et nettement plus rare dans ceux de la région de Québec (2).

C'est dans les céréales qu'on retrouve le plus souvent la ricinelle rhomboïde qui peut atteindre même 85% de présence dans cette culture (tableau II). Vient ensuite le maïs où elle apparaît généralement dans environ 25% des champs. À remarquer enfin sa forte présence dans les prairies et les pâturages de la région de l'Outaouais (8),

dans les légumes, de même que dans les fraises et les framboises de la région de l'Assomption (10).

La ricinelle rhomboïde avait une couverture supérieure à 5% dans dix-huit champs cultivés. La plupart étaient en céréales et quatre d'entre eux étaient fortement infestés (couverture supérieure à 25%).

Panicum dichotomiflorum Michx.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Le panic d'automne est une graminée annuelle répandue dans la majeure partie des États-Unis (U.S. Department of Agriculture, 1976). Indigène dans les États de l'est américain, il semble introduit au Canada en Ontario, au Québec et en Nouvelle-Écosse (Dore & McNeill, 1980). En Ontario, selon Alex & Switzer (1976), le panic d'automne se retrouve dans les cultures, dans les terrains vagues et sur les terres basses près des cours d'eau. Il est présent dans les comtés situés dans la partie sud-ouest de cette province infestant des milliers d'acres cultivés en maïs. En Nouvelle-Écosse, Scoggan (1978b) le signale dans deux comtés à l'ouest de la province.

Au Québec, la première mention du panic d'automne a été publiée par Cléonique-Joseph (1937) qui avait effectué des récoltes entre 1932 et 1937 dans trois localités: Chambly (4238, QFA), Laprairie (8070b et 9101, MT) et Mont Saint-Hilaire (9439 et 9545, MT). Ces spécimens de la

TABLEAU II

Nombre de champs (N) et pourcentage de présence (%)
d'*Acalypha rhomboïde*a relevé dans les cultures des régions agricoles du Québec
au cours de l'inventaire des mauvaises herbes de 1980 à 1984 (1176 champs)

Région agricole	Culture											
	Céréales		Maïs		Fraises et framboises		Prairies et pâturages		Légumes		Autres cultures	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Québec (2)	6	12,2	4	2,4	2	1,5	—	—	—	—	—	—
Nicolet (4)	52	57,8	12	12,6	4	25,0	4	23,5	—	—	—	—
Canton-de-l'Est (5)	33	28,0	4	5,2	7	17,1	1	11,1	—	—	—	—
Richelieu (6)	142	66,0	71	26,2	12	11,3	7	33,3	5	20,0	8	11,6
Sud-ouest de Montréal (7)	132	85,7	85	32,9	12	46,2	—	—	10	45,5	2	2,9
Outaouais (8)	109	49,1	49	23,3	—	—	86	30,4	4	19,3	—	—
L'Assomption (10)	131	70,8	42	25,1	22	36,7	1	25,0	22	17,5	3	2,6
Mauricie (11)	69	71,9	14	16,3	—	—	6	21,4	—	—	—	—

région montréalaise sont longtemps restés les seuls témoins de la présence de l'espèce au Québec. En 1971, du panic d'automne est identifié dans un champ de maïs, à Sainte-Madeleine, comté de Saint-Hyacinthe (*P. Lavigne et al. s.n., QUE*). La plante semble envahissante dans certaines cultures, on rapporte des cas d'infestations. En 1979, huit localités nouvelles sont connues: Venise-en-Québec, comté de Missisquoi, Saint-Pie, comté de Bagot, Saint-Barnabé, comté de Saint-Hyacinthe, Rock-Forest et Sherbrooke, comté de Sherbrooke, Nicolet dans le comté du même nom, Saint-Augustin, dans le comté de Portneuf et Sainte-Foy dans le comté de Québec.

À partir de 1980, grâce au travail des inventaires, plus de 100 localités s'ajoutent aux 11 déjà connues et le nombre de spécimens conservés dans les herbiers passe de 20 à plus de 260. La majorité de ces spécimens figurent dans les collections de l'herbier du Québec (QUE).

Le panic d'automne a une forte représentation dans la vallée du Richelieu où apparaissent 57 localités appartenant aux régions agricoles du Richelieu (6) et du sud-ouest de Montréal (7) (fig. 4). Plusieurs autres localités se retrouvent dans les régions qui bordent le fleuve Saint-Laurent: région de Nicolet (4), de la Mauricie (11) et de L'Assomption (10).

TYPES D'HABITATS

Près de 200 des 260 spécimens de panic d'automne contenus dans les herbiers proviennent des champs de maïs, de céréales, de betteraves à sucre et de légumes. On l'a trouvé moins fréquemment dans les jardins potagers, les jeunes

prairies et dans divers habitats rudéraux tels les terrains vagues, les bords de fossé, les entrées de cours, les cours de ferme, près des silos, le long des routes et des voies ferrées, dans les ports, près des gares, etc. Cinq spécimens seulement sont en provenance des rivages de rivière ou de lac. Ces dernières stations à caractère plus naturel (ou moins perturbées) reflètent davantage les tendances hygrophiles que l'on attribue généralement au panic d'automne.

IMPORTANCE DANS LES CULTURES

Le panic d'automne a été relevé dans 332 champs cultivés répartis dans 8 régions agricoles. Assez rare dans la région de Québec, il est par contre très commun dans celle du Richelieu (6). En fait, près de 60% de tous les champs où la plante a été relevée au cours de l'inventaire des mauvaises herbes sont dans cette région. Le panic d'automne est une mauvaise herbe que l'on retrouve principalement dans le maïs où il atteint des pourcentages de présence de 27,3% dans la région des Cantons-de-l'Est (5), de 30,2% dans la région de la Mauricie (11) et de 53,5% dans la région du Richelieu (6) (tableau III). Dans toutes les autres cultures, à part celles de la région du Richelieu, on le rencontre très rarement.

Dans trente-huit champs, dont la plupart étaient en maïs, le panic d'automne avait un recouvrement supérieur à 10%. Quatorze champs étaient fortement infestés (recouvrement supérieur à 25%).

Discussion et conclusion

Les quatre espèces étudiées ont des aires assez étendues mais les cartes de répartition

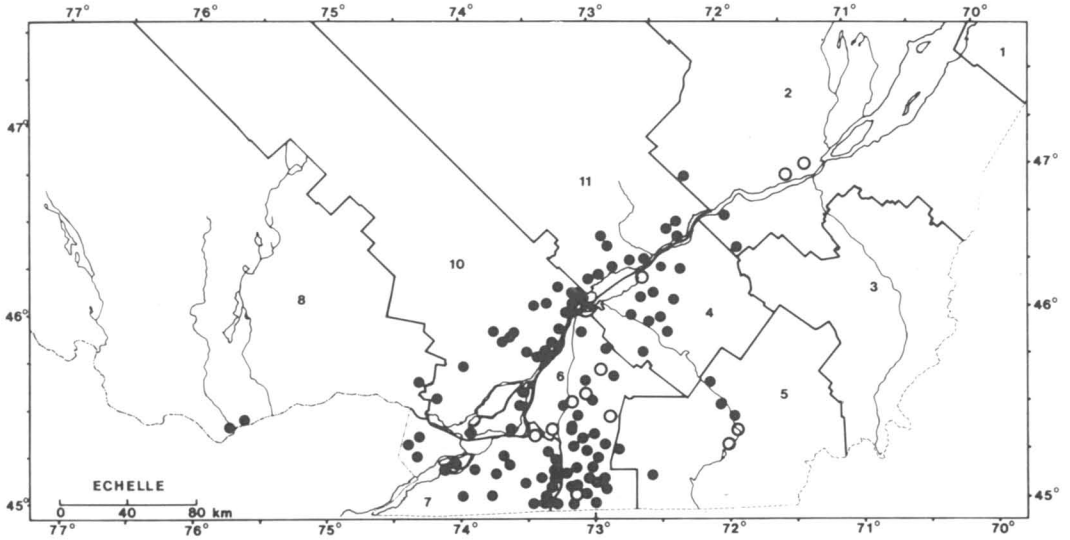


Figure 4. Carte de répartition de *Panicum dichotomiflorum* au Québec. ○ Avant 1980: Cléonique-Joseph (1937); QUE, QFA, SFS. — ● Depuis 1980: inventaires des mauvaises herbes (QUE). Les numéros sur la carte correspondent aux régions agricoles identifiées à la figure 1.

montrent bien que les localités sont toujours beaucoup plus nombreuses au sud du lac Saint-Pierre. Les stations à la limite nord-est de leur répartition se trouvent toutes dans la région de Québec (2). L'amarante de Powell possède cependant deux stations excentriques au Lac-Saint-Jean.

Le panic d'automne et l'abutilon ont connu des extensions d'aires considérables depuis l'époque de la publication de Rousseau (1968). Quant à l'amarante de Powell, sa carte de répartition montre qu'elle occupe une grande partie de l'aire de l'amarante à racine rouge telle que la présentait

Rousseau en 1968. Les cartes plus récentes de Weaver & McWilliams (1980) couvrent l'ensemble du Canada mais sont incomplètes quant à la répartition de ces deux espèces d'amarantes au Québec.

Le panic d'automne, l'abutilon et l'amarante de Powell sont des plantes introduites qui croissent dans les habitats rudéraux et cultivés. En Finlande, Suominen (1979) a pu déterminer que ces espèces avaient été introduites à partir de stocks de grains d'alimentation (blé, maïs, soya, tournesol) importés d'Amérique du Nord. Au pays, Weaver & McWilliams (1980), citant Feltner (1970), signalent

TABLEAU III

Nombre de champs (N) et pourcentage de présence (%) de *Panicum dichotomiflorum* relevé dans les cultures des régions agricoles du Québec au cours de l'inventaire des mauvaises herbes de 1980 à 1984 (332 champs)

Région agricole	Culture					
	Maïs		Céréales		Autres cultures	
	N	%	N	%	N	%
Québec (2)	2	1,4	—	—	—	—
Nicolet (4)	15	15,7	—	—	—	—
Cantons-de-l'Est (5)	21	27,3	—	—	—	—
Richelieu (6)	145	53,5	20	9,4	23	11,0
Sud-ouest de Montréal (7)	25	9,6	1	0,4	3	3,4
Outaouais (8)	11	5,2	4	1,7	—	—
L'Assomption (10)	20	12,4	7	3,8	1	1,2
Mauricie (11)	26	30,2	—	—	8	17,8

que l'amarante de Powell a pu être disséminée avec des graines de semences commerciales. En 1983, au Lac-Saint-Jean, l'auteur d'une récolte d'amarante de Powell dans un champ de maïs sucré à Métabetchouan (*R. Néron* 83-2797, QUE) a ensuite retrouvé d'autres plantes de cette même espèce près des élévateurs à grains de la coopérative de Saint-Bruno (*R. Néron* 83-2953, QUE). Le transport et la manutention des grains peuvent donc avoir joué un rôle important dans l'introduction et la dispersion de ces plantes sur le territoire. Localement, la machinerie agricole mobile d'une ferme à l'autre peut aussi avoir contribué à la dissémination de ces adventices.

Le panic d'automne est indigène dans les États de l'est américain, il aurait pu s'infiltrer dans le territoire de façon naturelle par le lac Champlain et la rivière Richelieu. En effet, le panic d'automne s'accommode bien des habitats humides des rives et le corridor formé par ces grands cours d'eau est une voie de pénétration de la flore appalachienne maintes fois suggérée par les botanistes (Marie-Victorin, 1935; Raymond, 1950). D'ailleurs, les premiers spécimens de panic d'automne récoltés au Québec provenaient d'une des îles des rapides de Chambly en 1932, (*F. Cléonique-Joseph* 4238, MT) et du rivage du lac Belœil à Mont Saint-Hilaire, comté de Rouville en 1937 (*F. Cléonique-Joseph* 9539 et 9545, MT).

Les résultats de l'inventaire des mauvaises herbes dans les cultures révèlent que le panic d'automne, l'abutilon et l'amarante de Powell sont surtout des adventices du maïs. Dans cette culture l'atrazine est le produit le plus couramment utilisé pour la répression des mauvaises herbes. Le panic d'automne et l'abutilon échappent à son action tandis que certaines populations de l'amarante de Powell se sont révélées résistantes à cet herbicide. On a rapporté plusieurs cas aux États-Unis et en Ontario (Warwick & Weaver, 1980; Ahrens *et al.*, 1981). Au Québec, on a aussi identifié plusieurs populations d'amarante de Powell résistantes à l'atrazine (B. Maltais, comm. pers.). Il semble que l'importance de ces trois espèces, communes dans le maïs aux États-Unis, a progressé avec l'extension de cette culture au Québec depuis une vingtaine d'années.

La ricinelle rhomboïde occupe actuellement une aire sensiblement identique à celle déterminée par Rousseau (1974), bien que de nombreuses stations aient été découvertes depuis cette date. Cet auteur mentionnait que si la ricinelle rhomboïde est indigène au Québec, sa zone optimale de croissance à l'origine devait être «restreinte» au triangle formé par l'Outaouais, le Saint-Laurent et le Richelieu. S'appuyant sans doute sur les habitats indiqués sur les spécimens d'herbier (ru-

déraux, cultivés ou messicoles), il pensait que la ricinelle rhomboïde s'était introduite à l'est du lac Saint-Pierre. L'exploration des habitats naturels dans cette région manque encore pour nous éclairer sur son origine. Par contre, les nombreuses récoltes effectuées dans les champs cultivés entre 1980 et 1984 viennent naturellement appuyer un commentaire de Marie-Victorin (1935) à l'effet que cette espèce «se comporte comme une plante naturalisée» et on pourrait ajouter qu'elle se comporte aussi comme une véritable mauvaise herbe. Il est possible que l'aire de la ricinelle rhomboïde comme adventice au Québec ne diffère pas de son aire d'indigénat.

Les graines de ricinelle rhomboïde pouvaient autrefois être propagées comme impurétés dans la graine de semence de trèfle (ministère de l'Agriculture, 1936). On n'a pas analysé les stocks de semences utilisés aujourd'hui mais on trouve souvent des plantes de ricinelle rhomboïde sur les bords de route et dans des rues adjacentes à des prairies ou à des gazons. Par contre, on ne trouve pas en herbier des spécimens récoltés dans les habitats fortement indicateurs d'une dissémination par les voies de transport comme c'était le cas pour l'abutilon, le panic d'automne et l'amarante de Powell.

L'inventaire des mauvaises herbes a démontré que la ricinelle rhomboïde apparaît dans de très nombreux champs cultivés. Elle peut quelquefois y être abondante mais c'est surtout dans les céréales qu'on la retrouve. Elle est beaucoup moins fréquente dans le maïs où elle est d'ailleurs sensible à l'atrazine (B. Maltais, comm. pers.). Il n'est pas impossible que l'envahissement des cultures par la ricinelle rhomboïde se fasse de proche en proche à partir d'habitats naturels comme les bords de rivières et de certains boisés à proximité des champs cultivés.

La ricinelle rhomboïde, contrairement au panic d'automne, à l'amarante de Powell et à l'abutilon, semblait déjà bien établie dans le territoire en 1968. Sa grande importance dans les champs cultivés ne semble pas liée à l'expansion d'une culture comme ce fut probablement le cas pour les trois autres espèces avec le maïs.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude à toutes les personnes qui ont contribué de façons diverses à la publication de ce travail. Nos remerciements s'adressent en particulier aux personnes dont les noms suivent: Jean-Marc Deschênes Ph.D. et Alain Larouche, technologiste agricole, d'Agriculture Canada pour avoir bien voulu fournir des données de l'inventaire des mauvaises herbes dans sept régions agricoles; Suzanne Hardy, Daniel Tanguay et Bernard Tardif, technologistes agri-

coles, qui ont dirigé le travail d'inventaire sur le terrain dans trois régions agricoles et récolté de nombreux spécimens; Louise Guay, technologiste agricole, rattachée à l'Herbier du Québec qui a fait aussi de nombreuses récoltes; merci enfin, à Jean-Guy Denis, technicien agricole, qui a confectionné les cartes de répartition présentées dans cet article.

Références

- AHRENS, W. H., L. M. WAX & E. W. STROLLER, 1981. Identification of triazine resistant *Amaranthus* sp. — *Weed Sci.*, 29: 345-348.
- ALEX, J. F. & C. M. SWITZER, 1976. Ontario weeds. Descriptions, illustrations and keys to their identification. — Ministry of Agriculture and Food, Ontario, Publication no. 505, 200 p.
- ANONYME, 1974. Les régions agricoles du Québec. — Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Publication QA 38 E 36-8, Québec, 119 p.
- CAYOUILLE, J., J.-P. BERNARD & C. ROY, 1983. Plantes vasculaires nouvelles pour le Québec: additions, échappées de culture et éphémérophytes. — *Naturaliste can.*, 110: 293-312.
- CLÉONIQUE-JOSEPH, F., 1937. Sur quelques additions à la flore du Québec. — *Naturaliste can.*, 64: 254-258.
- DESCHÊNES, J.-M. & D. DOYON, 1982. Importance des mauvaises herbes dans les cultures au Québec. — *Bull. Soc. Bot. Québec*, 3: 25-36.
- DORE, W. G. & J. McNEILL, 1980. Grasses of Ontario. — Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, Monograph no. 26, 566 p.
- DOYON, D. & C. J. BOUCHARD, 1981. Inventaire des mauvaises herbes dans les champs de maïs-grain du comté de Saint-Hyacinthe, Québec. — *Phytoprotection*, 62: 1-10.
- DOYON, D., J.-M. DESCHÊNES, C. J. BOUCHARD & R. RIOUX, 1982. Les inventaires des mauvaises herbes dans les principales cultures du Québec. I. Buts et méthodologie. — *Phytoprotection*, 63: 10-21.
- FELTNER, K. C., 1970. The ten worst weeds of field crops. 5. Pigweed. — *Crops Soils*, 23: 13-14.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany. 8th ed. — American Book Co., New-York, 1632 p.
- GLEASON, H. A. & A. CRONQUIST, 1963. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. — D. Van Nostrand, New York, 810 p.
- GROH, H., 1944a. Canadian weed survey. First report. 1942. — Canada Dept. Agric., Ottawa, 31 p.
- GROH, H., 1944b. Canadian weed survey. Second report. 1943. — Canada Dept. Agric., Ottawa, 74 p.
- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD, 1981. Index Herbariorum Part I: the herbaria of the world, seventh edition. — Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht, 452 p.
- LINDSAY, D. R., 1953. Climate as a factor influencing the mass ranges of weeds. — *Ecology*, 34: 308-321.
- MARIE-VICTORIN, F., 1935. Flore laurentienne. — Imprimerie de la Salle, Montréal, 917 p.
- MARIE-VICTORIN, F., 1964. Flore laurentienne, 2^e édition. — Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal, 924 p.
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE, 1936. Les mauvaises herbes et leurs graines. — Service de protection, produits végétaux, Ottawa, Ontario, Publication n° 527, 86 p.
- MONTGOMERY, F. H., 1955. Common weeds of Ontario. — Bull. Ontario Department of Agriculture, Toronto, no. 505, 104 p.
- MUENSCHER, W. C., 1955. Weeds. 2nd Edition. — The Macmillan Co., New York, 560 p.
- RAYMOND, M., 1950. Esquisse phytogéographique du Québec. — *Mém. Jard. bot. Montréal*, n° 5, 147 p.
- ROUSSEAU, C., 1968. Histoire, habitat et distribution de 220 plantes introduites au Québec. — *Naturaliste can.*, 95: 49-171.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. Distribution des principales espèces vasculaires. — Les Presses de l'Université Laval, 798 p.
- SAUER, J. D., 1967. The grain amaranthus and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey. — *Ann. Mo. bot. Gdn*, 54: 103-137.
- SCOGGAN, H. J., 1978a. The flora of Canada. Part 3, Dicotyledoneae (Saururaceae to Violaceae). — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 7, p. 547-1115.
- SCOGGAN, H. J., 1978b. The flora of Canada. Part 2, Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledonae. — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 7, p. 93-545.
- SUOMINEN, J., 1979. The grain immigrant flora of Finland. — *Acta bot. fenn.*, no. 111, 108 p.
- U.S. DEPARTMENT OF AGRICULTURE, 1976. Selected weeds of the United States. — Agriculture Handbook no. 336, Washington, D.C., 463 p.
- WARWICK, S. I. & S. E. WEAVER, 1980. Atrazine resistance in *Amaranthus retroflexus* (redroot pigweed) and *A. powelli* (green pigweed) from southern Ontario. — *Can. J. Plant Sci.*, 60: 1485-1488.
- WEAVER, S. E. & E. L. McWILLIAMS, 1980. The biology of canadian weeds, 44. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powelli* S. Wats and *A. hybridus* L. — *Can. J. Plant. Sci.*, 60: 1215-1234.

LA VÉGÉTATION, LES SOLS ET LA PRODUCTIVITÉ FRUITIÈRE DE *VACCINIUM ANGUSTIFOLIUM* ET *V. MYRTILLOÏDES* DANS LES BLEUETIÈRES DU SAGUENAY — LAC-SAINT-JEAN

A. R. BOUCHARD

Département des sciences fondamentales
Université du Québec à Chicoutimi
Chicoutimi (Québec) G7H 2B1

Résumé

Les teneurs en P, K, Ca et Mg assimilables de même que le pH des différents horizons pédologiques des bleuétières du Saguenay — Lac-Saint-Jean ont été mis en relation avec certaines caractéristiques de la végétation, notamment la productivité fruitière des bleuétiers nains, *Vaccinium angustifolium* Ait. et *V. myrtilloïdes* Michx. Les horizons minéraux sont extrêmement pauvres en éléments nutritifs mais la couche de matière organique qui les recouvre est de richesse moyenne, son épaisseur étant cependant faible (moyenne de 3,8 cm). La productivité fruitière est affectée principalement par la compétition avec le *Kalmia angustifolia* et le *Comptonia peregrina* (L.) Coult mais elle est aussi influencée par le pH et le phosphore assimilable de l'horizon organique. Les rendements s'améliorent lorsque le pH et la quantité de phosphore disponible dans cet horizon augmentent. Les grandes quantités de phosphore accumulées au niveau de l'horizon B ne semblent pas être utilisées par le bleuétier. La longueur des tiges de bleuétier est significativement liée aux quantités de cations disponibles dans l'horizon organique.

Abstract

Soil analysis of the Saguenay — Lac-Saint-Jean blueberry fields were correlated with vegetation parameters, notably fruit yield of the native blueberries (*Vaccinium angustifolium* Ait. and *V. myrtilloïdes* Michx.). Contents of available P, K, Ca and Mg, as well as pH, were determined for each soil horizon. Results revealed that the mineral horizon are extremely low in available nutrients; however, even though the overlying organic matter layer is moderately well provided with nutrients, it is considered critically thin, averaging only 3,8 cm in depth. Yields are negatively correlated to weed competition [*Kalmia angustifolia* L. and *Comptonia peregrina* (L.) Coult.] but positively correlated to pH and available P in the organic layer. Large quantities of P were found in B horizons but this reserve seems not available to blueberry plants. A significant correlation was found between shoot length and available cations in the organic layer.

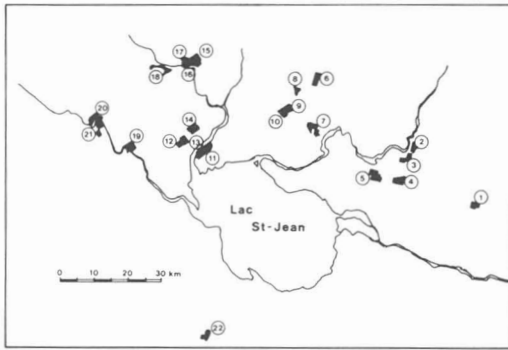
Introduction

Les 20 grandes bleuétières commerciales de la région du Saguenay — Lac-Saint-Jean (fig. 1) ont été défrichées entre les années 1963 et 1966, dans le but de stabiliser la production régionale de bleuets et de rapprocher les secteurs de production des centres de traitement. Cependant, les rendements et la production de ces immenses surfaces (en moyenne plus de 400 hectares) sont demeurés faibles et très fluctuants.

L'exploitation du bleuétier nain requiert la destruction des parties aériennes de la plante à tous les deux ou trois ans, la récolte étant maximale lors de la seconde saison de croissance (Kender *et al.*, 1964). La récolte de la troisième saison de

croissance, quoique beaucoup plus faible, est cependant pratique courante. Cet émondage, généralement printanier, est traditionnellement effectué par le feu, bien qu'on utilise de plus en plus des faucheuses à cet effet. Les exploitations actuelles de la région du Lac-Saint-Jean sont situées sur des dépôts fluvio-marins, fluvio-lacustres et deltaïques, parfois éolisés, en périphérie des grandes rivières tributaires du lac Saint-Jean. On les retrouve donc, généralement, sur substrats sableux, pauvres, dans lesquels se sont développés des podzols humo-ferriques orthiques ou minimaux (Payette & Lavoie, 1969).

Les rendements varient en fonction d'un grand nombre de paramètres, dont l'abondance des mauvaises herbes et la richesse du sol en élé-



1 FALARDEAU (COOP)	12 ST-MÉTHODE (COOP)
2 N-D- DU ROSAIRE (COOP)	13 ST-MÉTHODE (SENCO)
3 ST-NAZAIRE (COOP)	14 ALBAHEL (COOP)
4 ST-LÉON (COOP)	15 ST-EUGÈNE (4 ETIQUES)
5 L'ASCENSION (COOP)	16 ST-EUGÈNE (COOP)
6 MILOT (COOP)	17 LORETTE (COOP)
7 ST-AUGUSTIN (COOP)	18 GIRARDVILLE (COOP)
8 PROULX (SENCO)	19 NORMANDIN (COOP)
9 STE-JEANNE-D'ARC (COOP)	20 DYHME (COOP)
10 STE-JEANNE-D'ARC (SENCO)	21 LA DORÉ (COOP)
11 STE-MARGUERITE-MARIE (JULAC)	22 ST-FRANÇOIS-DE-SALES (COOP)

Figure 1. Situation géographique des grandes bleuétières commerciales du Saguenay — Lac-Saint-Jean. Vingt-deux unités administratives réparties sur vingt sites.

ments nutritifs (Trevett & Durgin, 1973). En absence de mauvaises herbes, l'addition d'azote augmente les rendements (Ouellette, 1973); on ignore cependant l'influence des autres éléments minéraux majeurs dans les sols sableux de la région de même que l'épaisseur de matière organique et son importance pour la production de fruit.

Ce travail a été entrepris dans le but de répondre aux interrogations des producteurs de bleuets concernant la nature et l'importance relative de différentes variables affectant la productivité du bleuétier du Saguenay — Lac-Saint-Jean, en particulier les sols.

Méthodes

Nous avons échantillonné vingt bleuétières au cours des étés 1981-1983 (fig. 1) et des relevés de végétation ont été effectués dans chacune d'entre elles. Un échantillonnage systématique a été effectué en fonction des divisions cadastrales. Deux à trois relevés distants de 500 mètres ont été faits au centre de chaque lot (fig. 2), en excluant les lots brûlés au printemps précédent. Le nombre de relevés par bleuétière est donc proportionnel à sa dimension. Pour chacun des 612 relevés réalisés de 1981 à 1983, les variables suivantes ont été inventoriées:

Composition floristique

Classe de recouvrement de chaque espèce dans un quadrat de 2 x 2 m (4 m²):

- + : présence (<1%)
- 1 : 1 à 20%

- 2 : 21 à 40%
- 3 : 41 à 60%
- 4 : 61 à 80%
- 5 : 81 à 100%

Épaisseur de matière organique (en cm); moyenne de 4 à 5 mesures

Longueur moyenne des tiges de bleuétier (en cm); moyenne de 3 à 4 mesures au hasard

Productivité fruitière moyenne du bleuétier nain; évaluation visuelle au moyen des cotes suivantes:

- Cote 1: très pauvre
- Cote 3: pauvre
- Cote 5: moyenne
- Cote 7: bonne
- Cote 9: très bonne

Les cotes 2, 4, 6 et 8 ont également servi à indiquer des valeurs intermédiaires. Il est important de préciser que ce paramètre représente le rendement moyen des plants et non celui du site dans son ensemble.

Âge de la végétation: aisément identifiable d'après le degré de ramification des tiges des principales espèces

Densité des tiges de bleuétier nain dans un sous-quadrat de 0,25 m².

Pour les sept bleuétières visitées en 1981, un profil de sol a été effectué sur le site de chacun des 134 relevés de végétation. Pour les autres bleuétières, deux à trois profils de sol ont été effectués au hasard. Un échantillon était récolté dans chacun des horizons du podzol humo-ferrique décrit par Payette & Lavoie (1969); leur teneur en P, K, Ca et Mg a été déterminée de même que leur pH. Les cations ont été extraits à l'acétate d'ammonium 1 N à pH 7 et dosés par absorption atomique, alors que la teneur en phosphore fut déterminée par spectrophotométrie. Les horizons échantillonnés sont: a) le FH: matière organique (humus mor) plus ou moins humifiée, située sous une litière très mince; b) le Ae: horizon éluvial grisâtre parfois absent; c) le B₁: correspondant au sommet de l'horizon B_i; d) le B₁₂:

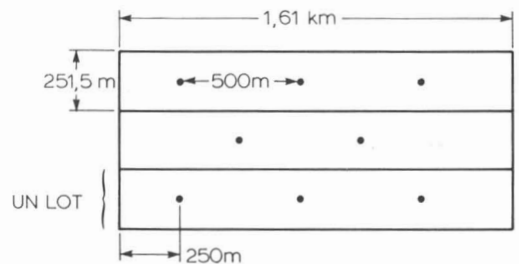


Figure 2. Disposition type des relevés de végétation dans trois lots adjacents.

correspondant à la base de ce même horizon B₁; e) le C: matériel minéral peu ou pas affecté par la végétation.

Les résultats des sept bleuétières où une analyse de sol a été couplée à un relevé de végétation ont été analysés au moyen de l'analyse de corrélation partielle, version SPSS (Nie *et al.*, 1975). La distribution géographique des principales variables a été traitée par ordinateur à l'aide du logiciel de cartographie SYMAP (Bouchard *et al.*, 1984).

Résultats

Les 612 relevés de végétation nous ont permis de répertorier entre 10 et 41 espèces par bleuétière, la moyenne se situant entre 15 et 25. Cette faible diversité peut être reliée à la fréquence élevée des feux. Dans les exploitations possédant un cortège floristique plus important, on retrouve

soit des surfaces plus ou moins abandonnées, à mi-chemin entre la pinède grise et la bleuétière, soit des zones partiellement tourbeuses. Les exploitations plus intensives, fortement désherbées et brûlées très régulièrement sur toute leur surface, possèdent une diversité floristique minimale et un pourcentage de sol nu très élevé. Les espèces rencontrées (tableau I) se retrouvent dans l'association *COMPTONIO VACCINIETUM* décrite par Lavoie (1968) et Payette & Lavoie (1969). L'abondance de *Lycopodium obscurum* L. semble toutefois avoir considérablement augmenté. Mentionnons également le *Corydalis sempervirens* (L.) Pers., espèce rencontrée occasionnellement dans les bleuétières, en particulier sur des sables éolisés.

Parmi les espèces du tableau I, le *Kalmia angustifolia* et le *Comptonia peregrina* se distinguent non seulement par leur omniprésence dans les bleuétières, mais aussi par l'importance de leur

TABLEAU I

Liste des espèces présentes dans au moins 50% des 20 bleuétières de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean¹ ou d'une fréquence moyenne par bleuétière supérieure à 20%

Espèce ²	% de bleuétières où on trouve l'espèce ³	Fréquence moyenne par bleuétière (%)
<i>Kalmia angustifolia</i> L.	100	86,3 ± 12
<i>Comptonia peregrina</i> (L.) Coult.	95	81,2 ± 25
<i>Solidago puberula</i> Nutt.	95	58,7 ± 31
<i>Populus tremuloïdes</i> Michx	100	45,6 ± 20
<i>Prunus pensylvanica</i> L. f.	95	31,9 ± 23
<i>Carex</i> sp.	100	59,9 ± 17
<i>Salix</i> sp.	100	30,6 ± 21
<i>Viola</i> sp.	55	22,6 ± 21
<i>Oryzopsis</i> ⁴ sp.	80	55,1 ± 32
<i>Potentilla tridentata</i> Ait.	25	20,2 ± 18
<i>Cornus canadensis</i> L.	80	19,4 ± 18
<i>Apocynum androsaemifolium</i> Ait.	65	16,2 ± 16
<i>Gaultheria procumbens</i> L.	85	14,4 ± 11
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.	75	13,3 ± 13
<i>Lycopodium tristachium</i> Pursh.	65	11,7 ± 10
<i>Diervilla lonicera</i> Mill.	85	11,2 ± 14
<i>Polytricum</i> sp.	70	9,7 ± 10
<i>Alnus crispa</i> Pursh.	80	8,6 ± 11
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	80	7,8 ± 10
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Khun.	65	7,8 ± 8
<i>Lycopodium obscurum</i> L.	55	7,4 ± 7
<i>Amelanchier</i> sp.	60	7,1 ± 5
<i>Pinus divaricata</i> (Ait.) Dumont	65	6,6 ± 9
<i>Aralia hispida</i> Vent.	60	6,5 ± 9
<i>Ledum groenlandicum</i> Oeder	75	2,6 ± 6

¹ Une moyenne de 28 quadrats de 4 m² ont été effectués dans chaque bleuétière, variant de 9 (Saint-François-de-Sales et Sainte-Élisabeth-de-Proulx) à 71 (Albanel).

² Nomenclature selon la Flore Laurentienne, 2^e éd., 1964.

³ Une espèce est répertoriée comme présente dans la bleuétière même si elle n'a été aperçue qu'en dehors des quadrats.

⁴ Il s'agit généralement de l'*Oryzopsis pungens* (Torr.) Hitchc, mais l'*O. asperifolia* Michx est également fréquemment présent.

recouvrement sur un site donné. Les statistiques effectuées sur les 134 relevés de végétation couplés à des analyses de sol (tableau II) montrent que la somme des classes de recouvrement de ces deux espèces est supérieure à celle du bleuetier.

Au niveau du sol, le pH augmente à mesure qu'on descend dans le profil, les cations disponibles atteignent des niveaux très bas dès qu'on rejoint le matériel minéral alors que le phosphore disponible augmente avec la profondeur (fig. 3).

Nous avons examiné les corrélations existant entre les variables pour les 134 relevés de végétation et de sol réalisés durant l'été 1981 (tableau III), saison de production exceptionnellement bonne pour la région. La majorité des stations étaient en seconde saison de croissance (année optimale de production), mais cependant, leur cote de productivité fut inférieure à 5 (moyenne) deux fois sur trois (fig. 4). Les données de l'horizon Ae, dont l'occurrence est sporadique, n'ont pas été incluses dans l'analyse de corrélation; les données des horizons B₁₁ et B₁₂ sont regroupées en une seule variable, soit l'horizon B_i (tableau II). Étant donné les quantités infimes d'éléments nutritifs retrouvés dans l'horizon C et l'absence de contact entre le système racinaire des espèces présentes et cet horizon, les données le concer-

nant furent exclues de l'analyse de corrélation. Sur la base du test de signification statistique du SPSS, seules les corrélations de P = 0,001 et 0,002 sont considérées.

LE SOL

Les plus fortes corrélations sont observées entre les variables pédologiques. Le Ca, le Mg et le K de l'horizon organique présentent des abondances relativement proportionnelles. On observe également une augmentation de la disponibilité du P dans l'horizon organique parallèlement à une diminution de l'acidité de cet horizon. Cette dernière variable semble en relation significative avec l'abondance de K mais non avec celle des autres cations. L'ion K⁺ est également le seul cation dont la quantité dans l'horizon FH est liée significativement à son abondance dans l'horizon B_i, ce qui suggère un lessivage rapide. L'acidité de l'horizon B est liée à la quantité de Ca. L'épaisseur de matière organique est liée à la quantité de P disponible dans l'horizon B_i.

LES SOLS ET LA VÉGÉTATION

La longueur des tiges de bleuetier semble reliée à la teneur en K, Mg et Ca assimilable de l'horizon organique. La productivité des tiges d'un site augmente avec la quantité de phosphore assimilable et le pH de l'horizon organique. Les quantités de Ca et de K de l'horizon organique augmentent avec l'âge d'un site. L'abondance de Ca et de Mg dans l'horizon organique est inversement proportionnelle à la densité de bleuetier. Seuls les paramètres touchant l'horizon organique sont significativement reliés à des caractéristiques de la végétation, bien que son épaisseur ne semble pas entrer en ligne de compte. Cette dernière peut cependant varier de 1 à 4 cm (exceptionnellement) sur moins de 1 m² de surface.

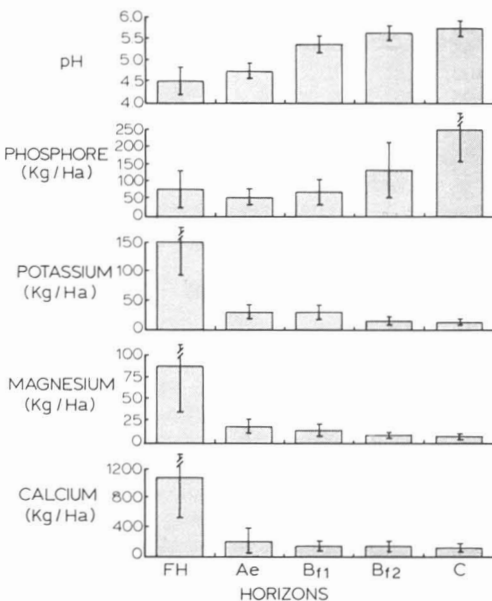


Figure 3. Variation de l'acidité et du contenu en phosphore, potassium, magnésium et calcium en fonction des horizons dans les bleuetières du Saguenay — Lac-Saint-Jean. Moyenne de 125 à 134 relevés pour les horizons FH, B₁₁, B₁₂, C et de 24 relevés pour l'horizon éluvial Ae. (Les lignes verticales couvrent un écart-type de chaque côté de la moyenne.)

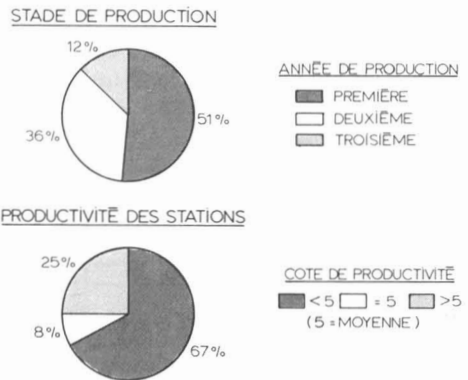


Figure 4. Répartition des 134 relevés de végétation effectués en 1981 en fonction de l'année de production et de la cote de productivité.

LA VÉGÉTATION

La compétition est le facteur central affectant la productivité du bleuétier nain. L'indice compétitif intégrant l'influence des deux principales mauvaises herbes (tableau III) est la variable la mieux corrélée au rendement du bleuétier ($r = 0,44$).

Le recouvrement du *kalmia*, celui de la comptonie et les deux indices de compétition s'y rattachant sont tous significativement liés à la productivité du bleuétier. De même, l'âge de la végétation est lié aux rendements, probablement en majeure partie par le biais de la compétition, puisque le

TABLEAU II
Statistiques concernant les différentes variables

	Moyenne	Écart-type	Nombre de cas
Recouvrement de bleuétier (classes)	3,71	0,78	133
Recouvrement de comptonie (classes)	2,84	1,21	134
Recouvrement du <i>kalmia</i> (classes)	2,57	0,88	134
Épaisseur de matière organique (cm)	3,79	1,61	133
Productivité fruitière moyenne du bleuétier nain (cotes de 1 à 9)	3,67	2,75	130
Âge de la végétation (années)	2,60	0,70	133
Densité de tiges de bleuétier nain (tiges/0,25 m ²)	116	46,8	134
Longueur moyenne des tiges de bleuétier nain (cm)	15,2	3,02	134
Indice compétitif avec le <i>Comptonia</i> ¹	1,61	0,94	133
Indice compétitif avec le <i>Kalmia</i>	1,70	0,89	133
Indice de compétition totale	0,76	0,33	133
pH de l'horizon FH	4,49	0,32	133
Phosphore de l'horizon FH (kg/ha) ²	74,0	60,9	133
Potassium de l'horizon FH (kg/ha) ²	149	62,6	133
Magnésium de l'horizon FH (kg/ha) ²	86,4	55,9	133
Calcium de l'horizon FH (kg/ha) ²	1075	597	133
pH de l'horizon Ae	4,72	0,20	24
Phosphore de l'horizon Ae (kg/ha)	50,2	28,9	24
Potassium de l'horizon Ae (kg/ha)	29,3	14,8	24
Magnésium de l'horizon Ae (kg/ha)	18,0	9,41	24
Calcium de l'horizon Ae (kg/ha)	199	196	24
pH de l'horizon B ₁₁	5,35	0,19	127
Phosphore de l'horizon B ₁₁ (kg/ha)	66,0	42,1	129
Potassium de l'horizon B ₁₁ (kg/ha)	29,7	14,6	129
Magnésium de l'horizon B ₁₁ (kg/ha)	13,8	8,03	129
Calcium de l'horizon B ₁₁ (kg/ha)	135	75,6	127
pH de l'horizon B ₁₂	5,6	0,17	128
Phosphore de l'horizon B ₁₂ (kg/ha)	132	88,0	130
Potassium de l'horizon B ₁₂ (kg/ha)	15,4	7,67	129
Magnésium de l'horizon B ₁₂ (kg/ha)	8,29	4,12	130
Calcium de l'horizon B ₁₂ (kg/ha)	134	81,2	130
pH de l'horizon B (B ₁₁ + B ₁₂ /2)	5,47	0,17	127
Phosphore de l'horizon B (kg/ha)	100	58,3	128
Potassium de l'horizon B (kg/ha)	22,7	10,74	128
Magnésium de l'horizon B (kg/ha)	10,9	5,07	128
Calcium de l'horizon B (kg/ha)	140	82,4	128
pH de l'horizon C	5,70	0,20	131
Phosphore de l'horizon C (kg/ha)	250	108	131
Potassium de l'horizon C (kg/ha)	12,3	6,84	129
Magnésium de l'horizon C (kg/ha)	7,06	3,53	131
Calcium de l'horizon C (kg/ha)	122	60,3	131

¹ Indices compétitifs:

Avec le *Kalmia*: classe de recouvrement du bleuétier sur celle du *kalmia*

Avec le *Comptonia*: classe de recouvrement du bleuétier sur celle de la comptonie

Total: classe de recouvrement du bleuétier sur celles des deux espèces précédentes additionnées ensemble

² Toutes les valeurs reliées à l'horizon FH, à l'exception du pH, sont surestimées, puisque cet horizon n'atteint que 1,5 à 2,5" d'épaisseur. On doit diviser par 2,24 pour obtenir une valeur en ppm.

recouvrement du *kalmia* augmente avec l'âge d'un site et que l'indice compétitif diminue. La longueur des tiges du bleuétier semble proportionnelle à son propre recouvrement et à l'intensité de la compétition avec le *kalmia* et la comptonie. Le recouvrement du sol par le bleuétier croît avec sa propre densité, mais ces deux variables diminuent en fonction de la compétition avec le *kalmia*. Lorsque l'indice compétitif avec le *kalmia* est élevé, il en est généralement de même avec la comptonie. Lorsqu'on a enlevé l'effet des variables les mieux corrélées à la productivité fruitière (âge de la végétation, compétition, pH et contenu en P de l'horizon FH), aucune autre variable ne lui devient corrélée significativement. Celles qui étaient déjà corrélées ont conservé sensiblement le même coefficient.

Discussion

L'abondance des mauvaises herbes constitue le problème majeur des exploitations de bleuét du Saguenay — Lac-Saint-Jean. Les deux espèces impliquées, le *Kalmia angustifolia* et le *Comptonia peregrina* sont aussi présentes dans les Provinces maritimes (Hall *et al.*, 1973; Jensen *et al.*, 1981) et au Maine (Metzger & Ismail, 1976; Ismail & Yarborough, 1981). Dans la majorité des 20 bleuétières commerciales étudiées, la végétation actuelle est, à peu de chose près, identique au *COMPTONIA VACCINIETUM* décrit par Payette & Lavoie (1969). Pour l'ensemble des surfaces défrichées au milieu des années soixante, le désherbage chimique n'a donc pas modifié notablement l'abondance relative des espèces. L'immensité des surfaces à traiter n'y est pas étrangère. Localement, certaines bleuétières sont cependant parvenues à une élimination prononcée du *kalmia* ou de la comptonie.

Nos résultats suggèrent que les rendements sont aussi affectés par des facteurs nutritionnels. En se référant aux standards de Carpenter (1953), les quantités d'éléments nutritifs de l'horizon organique se classent à peine à un niveau moyen de fertilité. Or, la couche de matière organique apparaît comme l'unique source d'éléments nutritifs. Lorsque son pH varie de 4,3 à 4,8, la productivité passe de la cote «très pauvre» à «très bonne». Parallèlement, le phosphore disponible de ce même horizon passe de 40 à 120 kg/ha. L'importance du pH du sol sur les rendements du bleuétier est un fait connu (Hall *et al.*, 1964; Townsend, 1968; Trevett *et al.*, 1970; Trevett & Durgin, 1971), mais les modalités de son action (généralement associée à la nutrition de l'espèce) sont hypothétiques. Selon nos résultats, le phosphore pourrait bien être le premier facteur causal, à tout le moins dans les podzols de la région

étudiée, où on observe un important lessivage de cet ion et une couche de matière organique particulièrement mince. Son épaisseur moyenne de 3,8 cm après seulement 15 ans d'exploitation semble faible, surtout si on considère qu'au moment où les Américains ont commencé à se préoccuper des carences en éléments minéraux (pour des exploitations du même type), soit après 25 à 75 ans d'opération, cette épaisseur se situait à 5,6 cm (Trevett, 1962).

L'addition de phosphate améliore les rendements du bleuétier nain (Chandler & Mason, 1933; Rayment, 1965; Jackson *et al.*, 1976). L'abondance de matière organique est corrélée à la quantité de phosphore dans les feuilles du bleuétier (Trevett & Carpenter, 1967; Trevett *et al.*, 1968). Dans une couche d'humus très mince, un simple ajustement de pH peut, par une augmentation de l'activité microbienne (et en particulier de celle des champignons mycorhiziens), accroître de façon notable la quantité de phosphates disponibles. Haynes (1982) mentionne que l'augmentation du pH (par chaulage) dans les sols acides accroît la disponibilité des phosphates par une stimulation de la minéralisation du phosphore organique et que ce phénomène est probablement important pour la nutrition phosphatée des plantes dans certains sols.

L'action du pH sur la disponibilité des phosphates pourrait entrer en ligne de compte lors de l'émondage par le feu. Tarrant (1956) observe une augmentation de pH après feu; Smith & James (1978) notent alors une augmentation de la disponibilité du phosphore. Smith & Hilton (1971) observent une augmentation du pH et de la disponibilité du phosphore dans les sols des bleuétières après feu; Hanson *et al.* (1982) notent plutôt une augmentation de la concentration foliaire de phosphore chez le bleuétier nain.

Hall *et al.* (1964) obtiennent une diminution de la concentration foliaire de phosphore lorsque le substrat passe de pH 4,2 à 4,9; cependant, ils observent aussi une augmentation de biomasse qui laisse supposer qu'en dépit d'une absorption accrue d'éléments minéraux, les concentrations foliaires diminuent (effet Steenbjerg; Trevett *et al.*, 1968). Nos résultats indiquent que la quantité de cations disponibles dans la matière organique est liée à la croissance en longueur de la tige du bleuétier. On est peu renseigné quant à l'effet de ces cations sur la croissance de l'espèce, en particulier parce que ces éléments sont presque toujours utilisés en combinaison avec l'azote et le phosphore, deux éléments qui stimulent également la croissance en longueur de la tige (Trevett, 1970; Jackson *et al.*, 1976). Trevett (1962) rapporte que la longueur des tiges est signifi-

TABLEAU III

Coefficients de corrélation entre les différentes variables échantillonnées

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 Productivité fruitière	1,00 ****									
2 Âge de la végétation	-0,34 ¹ 0,001 ²	1,00 ****								
3 Recouvrement de bleuetier	0,13 0,073	-0,14 0,051	1,00 ****							
4 Recouvrement de comptonie	-0,29 0,001	0,14 0,058	0,10 0,117	1,00 ****						
5 Recouvrement de kalmia	-0,37 0,001	0,29 0,001	-0,27 0,001	0,12 0,090	1,00 ****					
6 Épaisseur de mat. organ.	-0,11 0,105	0,05 0,287	0,06 0,245	-0,03 0,374	0,15 0,039	1,00 ****				
7 pH du FH	0,29 0,001	-0,09 0,142	-0,04 0,329	0,00 0,499	0,00 0,003	-0,11 0,108	1,00 ****			
8 Phosphore du FH	0,32 0,001	0,00 0,489	-0,11 0,108	-0,11 0,109	-0,18 0,020	-0,10 0,122	0,63 0,001	1,00 ****		
9 Potassium du FH	-0,12 0,092	0,26 0,002	0,09 0,159	0,01 0,475	0,21 0,007	0,00 0,495	-0,34 0,001	-0,23 0,004	1,00 ****	
10 Magnésium du FH	-0,08 0,176	0,05 0,284	0,15 0,040	-0,05 0,269	0,03 0,386	-0,05 0,302	-0,18 0,021	-0,21 0,008	0,35 0,001	1,00 ****
11 Calcium du FH	-0,09 0,167	0,26 0,001	0,09 0,164	0,07 0,224	0,16 0,032	-0,10 0,138	-0,07 0,205	-0,07 0,217	0,50 0,001	0,80 0,001
12 pH du B (B ₁₁ + B ₁₂ /2)	0,06 0,270	-0,01 0,477	-0,04 0,330	0,15 0,043	-0,02 0,423	-0,17 0,032	0,10 0,141	-0,07 0,232	0,02 0,413	-0,07 0,223
13 Phosphore du B	-0,02 0,401	-0,10 0,126	0,09 0,152	-0,02 0,412	-0,15 0,043	-0,31 0,001	-0,14 0,063	-0,12 0,094	0,02 0,416	0,34 0,001
14 Potassium du B	-0,00 0,482	0,12 0,088	-0,06 0,245	0,15 0,043	0,12 0,082	-0,10 0,122	0,15 0,049	0,03 0,361	0,39 0,001	0,17 0,030
15 Magnésium du B	0,06 0,267	-0,00 0,484	-0,05 0,288	-0,01 0,447	0,07 0,212	0,03 0,374	-0,05 0,281	0,10 0,142	-0,14 0,053	0,22 0,007
16 Calcium du B	0,05 0,301	0,16 0,038	-0,05 0,293	0,06 0,244	0,15 0,051	0,15 0,052	0,08 0,182	0,15 0,042	0,03 0,357	-0,03 0,355
17 Densité du bleuetier	-0,06 0,265	-0,16 0,037	0,31 0,001	0,02 0,418	-0,29 0,001	-0,01 0,462	0,03 0,377	-0,10 0,118	-0,04 0,305	-0,25 0,002
18 Longueur des tiges	0,01 0,446	0,04 0,329	0,36 0,001	0,02 0,409	-0,18 0,020	0,03 0,351	0,08 0,186	0,04 0,344	0,35 0,001	0,33 0,001
19 Compétition (comptonie)	0,33 0,001	-0,16 0,031	0,34 0,001	-0,75 0,001	0,24 0,003	0,17 0,024	0,03 0,361	0,06 0,239	0,11 0,095	0,19 0,017
20 Compétition (kalmia)	0,31 0,001	-0,24 0,003	0,56 0,001	-0,07 0,213	-0,82 0,001	0,13 0,065	0,18 0,019	0,10 0,129	-0,08 0,191	-0,00 0,479
21 Compétition totale	0,44 0,001	-0,26 0,002	0,55 0,001	-0,56 0,001	-0,62 0,001	-0,00 0,479	0,14 0,052	0,12 0,091	0,00 0,494	0,07 0,198

cativement liée à l'épaisseur de matière organique. Selon ce même auteur, un accroissement de la longueur des tiges augmente leur productivité. On conçoit aisément qu'il y a intérêt à vérifier le bien-fondé de cette relation. On prélève généralement 15,2 cm de sol pour une analyse, ce qui, dans le cas des sols des bleuétières, inclut une forte proportion de matériel minéral. On peut supposer que la relation «cations-longueur des tiges» n'a pas été observée auparavant en raison de l'inclusion d'une couche de sol qui n'entre pas en jeu de façon importante dans la nutrition minérale de l'espèce.

Conclusion

À l'état naturel, l'abondance et la productivité fruitière du bleuetier nain sont associées d'une part à un substrat pauvre et acide (sable, tourbe, gneiss granitique) et d'autre part à l'occurrence périodique des feux. Les mécanismes nutritionnels de l'espèce traduisent une adaptation poussée à l'égard de ces deux paramètres. On ne doit donc pas s'étonner que la nutrition de l'espèce s'effectue quasi exclusivement à partir de matière organique et que des mécanismes très différents de ceux qu'on observe chez les plantes cultivées

TABLEAU III (suite)

Coefficients de corrélation entre les différentes variables échantillonnées

	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
11 Calcium du FH	1,00 ****										
12 pH du B ($B_{11} + B_{12}/2$)	0,05 0,286	1,00 ****									
13 Phosphore du B	0,14 0,065	-0,04 0,308	1,00 ****								
14 Potassium du B	0,28 0,001	-0,06 0,254	-0,08 0,196	1,00 ****							
15 Magnésium du B	0,17 0,026	0,15 0,042	-0,22 0,006	0,03 0,379	1,00 ****						
16 Calcium du B	0,20 0,012	0,34 0,001	-0,25 0,002	0,16 0,035	0,44 0,001	1,00 ****					
17 Densité du bleuetier	-0,26 0,001	-0,12 0,089	-0,06 0,256	-0,15 0,046	-0,16 0,033	-0,18 0,023	1,00 ****				
18 Longueur des tiges	0,30 0,001	-0,10 0,143	0,18 0,020	0,24 0,003	-0,20 0,011	-0,14 0,059	-0,16 0,034	1,00 ****			
19 Compétition (comptonie)	0,02 0,403	-0,18 0,022	0,00 0,494	-0,10 0,133	-0,07 0,223	-0,12 0,094	0,03 0,364	0,31 0,001	1,00 ****		
20 Compétition (kalmia)	-0,09 0,156	0,03 0,361	0,09 0,170	0,01 0,474	-0,13 0,069	-0,13 0,072	0,34 0,001	0,28 0,001	0,32 0,001	1,00 ****	
21 Compétition totale	-0,05 0,271	-0,08 0,202	0,08 0,198	-0,11 0,109	-0,09 0,160	-0,13 0,066	0,25 0,002	0,32 0,001	0,81 0,001	0,76 0,001	1,00 ****

¹ Coefficient de corrélation² Signification statistique (= P)

permettent à l'espèce d'exploiter cet horizon organique très acide, à dégradation très lente. Le bleuetier semble une espèce à exigences nutritionnelles très faibles, qui a développé des mécanismes spéciaux de préhension des éléments minéraux lui permettant, par exemple, d'assurer sa nutrition de phosphore à partir d'une solution très peu concentrée (Lockhart & Langille, 1962). Cette caractéristique est probablement liée au type de rhizome et de racines, mais également, sans doute, à une association mycorhizienne efficace (Couture *et al.*, 1983). Les deux espèces compétitrices du bleuetier nain possèdent d'ailleurs un système rhizomatique très similaire.

Remerciements

Cette étude a reçu l'appui financier de la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi, des producteurs de bleuets de la région du Saguenay — Lac-Saint-Jean, de l'Université du Québec et bénéficié du soutien logistique de l'Université du Québec à Chicoutimi. Je voudrais remercier MM. André Côté, Luc Guimond et Guy Tremblay, qui ont participé au travail de terrain de même que tous les membres du Groupe de recherche sur les bleuetières, de l'UQAC. J'adresse un remerciement spécial au Dr Réjean Gagnon pour ses conseils judicieux durant l'échantillonnage, l'analyse des données et la rédaction de ce manuscrit.

Références

- BOUCHARD, A. R., M.-J. GAUTHIER, R. GAGNON & S. DESBIENS, 1984. L'analyse biophysique des bleuetières de la Sagamie. — Rapport de recherche (2 vol.), Université du Québec à Chicoutimi, 374 p.
- CARPENTER, P. N., 1953. Equipment and procedures for efficiency and flexibility in soil testing laboratories. — Maine Agric. Exp. Stn Misc. Publ. no. 623.
- CHANDLER, F. B. & I. C. MASON, 1933. Effects of fertilizer on the native Maine blueberry. — Proc. Am. Soc. hort. Sci., 30: 297-298.
- COUTURE, M. J., A. FORTIN & Y. DALPÉ, 1983. *Ordioidendron griseum* Robak: an endophyte of ericoïd mycorrhiza in *Vaccinium* spp. — New Phytol., 95: 375-380.
- HALL, I. V., L. E. AALDERS & L. R. TOWNSEND, 1964. The effects of soil pH on mineral composition and growth of the lowbush blueberry. — Can. J. Plant Sci., 44: 433-438.
- HALL, I. V., L. P. JACKSON & C. F. EVERETT, 1973. The biology of canadian weeds. I. *Kalmia angustifolia* L. — Can. J. Plant Sci., 53: 865-873.
- HANSON, E. J., A. A. ISMAIL & R. A. STRUCHTEMEYER, 1982. Effect of method and date of pruning on soil organic matter and leaf nutrient concentrations of lowbush blueberries. — Can. J. Plant Sci., 62: 813-817.

- HAYNES, R. J., 1982. Effects of liming on phosphate availability in acid soils — A critical review — *Pl. Soil*, 68: 289-308.
- ISMAIL, A. A. & D. E. YARBOROUGH, 1981. Lambkill control in lowbush blueberry fields with glyphosate and 2,4-D. — *J. Am. Soc. hort. Sci.*, 106: 393-396.
- JACKSON, L. P., L. E. AALDERS & I. V. HALL, 1976. Effects of N, P and S fertilizers on the vegetative and fruiting response of the lowbush blueberry. — *Naturaliste can.*, 103: 47-52.
- JENSEN, K., D. DOOHAN & J. THOMSON, 1981. Weed control in lowbush blueberries with hexazinone. — *Proc. NEast Weed Sci. Soc. (Philadelphia)*, 35: 147.
- KENDER, W. J., F. P. EGGERT & L. WHITTON, 1964. Growth and yield of lowbush blueberries as influenced by various pruning methods. — *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, 84: 269-273.
- LAVOIE, V., 1968. La phytosociologie et l'aménagement des bleuétières. — *Naturaliste can.*, 95: 397-412.
- LOCKHART, C. L. & W. M. LANGILLE, 1962. The mineral content of the lowbush blueberry. — *Can. Pl. Dis. Surv.*, 42: 124-128.
- MARIE-VICTORIN, Frère, 1964. Flore laurentienne. 2ième éd. révisée par E. Rouleau. — Les Presses de l'Université de Montréal, 925 p.
- METZGER, H. B. & A. A. ISMAIL, 1976. Management practices and cash operating costs in lowbush blueberry production. — *Life Sci. Maine Agric. Exp. Stn (Orono) Bull.*, no. 723, 22 p.
- NIE, N. H., C. H. HULL, J. G. JENKINS, K. STEINBRENNER & D. H. BENT, 1975. Statistical package for the social sciences. 2nd ed. — McGraw Hill, New York, 675 p.
- OUELLETTE, G. J., 1973. Fertilisation des bleuétières. — La recherche sur le bleuët, Rapport de travail 1972-73, Université Laval, p. 134-139.
- PAYETTE, S. & V. LAVOIE, 1969. Relations sol-végétation en basse Péribonka. — La recherche sur le bleuët. Rapport final, Université Laval, 315 p.
- RAYMENT, A. F., 1965. The response of native stands of lowbush blueberry in New Foundland to nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers. — *Can. J. Plant Sci.*, 45: 145-152.
- SMITH, D. W. & R. J. HILTON, 1971. The comparative effects of pruning by burning or clipping on lowbush blueberries in north-eastern Ontario. — *J. appl. Ecol.*, 8: 781-789.
- SMITH, W. W. & T. D. JAMES, 1978. Characteristics of prescribed burns and resultant short-term environmental changes in *Populus tremuloïdes* woodland in southern Ontario. — *Can. J. Bot.*, 56: 1782-1791.
- TARRANT, R. F., 1956. Effects of slash burning on some soils of the Douglas-fir region. — *Proc. Soil Sci. Soc.*, 20: 408-411.
- TOWNSEND, L. R., 1968. Influence of form of nitrogen and pH on growth and nutrient levels in the leaves and roots of the lowbush blueberry. — *Can. J. Plant Sci.*, 49: 333-338.
- TREVETT, M. F., 1962. Nutrition and growth of the lowbush blueberry. — *Maine Agric. Exp. Stn Bull.*, no. 605, 151 p.
- TREVETT, M. F., 1970. Fertilizing lowbush blueberries. — *Maine Agric. Exp. Stn Misc. Rep.*, no. 128: 1-18.
- TREVETT, M. F. & P. N. CARPENTER, 1967. Soil organic matter and foliar diagnosis in lowbush blueberries. — *Maine Farm Res.*, Oct. 1967, p. 39-43.
- TREVETT, M. F. & R. E. DURGIN, 1971. Regulating soil acidity in lowbush blueberry fields. — *Maine Agric. Exp. Stn Res. Life Sci.*, 19: 1-11.
- TREVETT, M. F. & R. E. DURGIN, 1973. Further research on the big five plan for lowbush blueberry fields. — *Maine Agric. Exp. Stn Res. Life Sci.*, 20: 1-13.
- TREVETT, M. F., P. N. CARPENTER & R. E. DURGIN, 1968. Seasonal trend and interrelation of mineral nutrients in lowbush blueberry leaves. — *Maine Agric. Exp. Stn Bull.*, no. 665, 68 p.
- TREVETT, M. F., P. N. CARPENTER & R. E. DURGIN, 1970. Soil acidity and lowbush blueberries. — *Maine Agric. Exp. Stn Res. Life Sci.*, 18: 43-57.

EFFETS DES DOSES ET DES MODES D'APPORT DU MAGNÉSIUM EN RELATION AVEC LA FUMURE K DE LA POMME DE TERRE

M. GIROUX

*Service de recherche en sols
Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries
et de l'Alimentation du Québec
2700 Einstein, Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8*

Résumé

Pour comparer les effets du Mg appliqué au sol et sur le feuillage de la pomme de terre en relation avec les doses de K et Mg utilisées, nous avons mesuré le rendement total, la grosseur, le poids spécifique, la matière sèche des tubercules, la couleur des croustilles, les prélèvements et les concentrations en K, Ca et Mg des pétioles et des tubercules dans six champs expérimentaux. La teneur en magnésium de ces sols variait de 28 à 310 μg de Mg/g. Le dispositif comportait trois doses de Mg (0, 30 et 60 kg de Mg/ha) et trois doses de K (0, 120 et 240 kg de K/ha) appliquées en bandes au moment de la plantation. Nous avons également mesuré l'effet de trois doses de Mg appliqué sur le feuillage (0, 6 et 12 kg de Mg/ha) en combinaison avec les mêmes doses de K. La fumure magnésienne appliquée au sol ou sur le feuillage n'a pas affecté les rendements, la grosseur des tubercules et la couleur des croustilles ni les prélèvements, la concentration en K, Ca et Mg des tubercules ni leur poids spécifique et leur contenu en matière sèche. Dans cinq champs, les applications de K aux doses de 120 ou 240 kg de K/ha ont augmenté les rendements et la proportion de tubercules vendables de façon significative et amélioré la couleur des croustilles. Par contre, les applications de K ont réduit considérablement les concentrations en Mg des pétioles et ont augmenté les concentrations en K des tubercules (1,6 à 2,2%) et le prélèvement en K (de 80 à 140 kg de K/ha). Les techniques utilisées n'ont pas permis de démontrer l'efficacité des applications de Mg au feuillage relativement aux rendements, à la qualité et à la nutrition minérale de la pomme de terre.

Abstract

The objective of this experiment was to compare the efficiency of Mg fertilizer applied in soil and on foliage in relation with K and Mg rates. Total yield, tuber size, specific gravity, dry matter content of tubers, chip color, concentration and absorption of K, Ca and Mg by petioles and tubers were measured in six experimental fields. The Mg content of soil varied from 28 to 310 μg Mg/g. Three rates of Mg (0, 30 and 60 kg Mg/ha) and three rates of K (0, 120 and 240 kg K/ha) were band-applied at planting time. These results were compared with those obtained with the same rates of K and with three rates of Mg applied to foliage (0, 6 and 12 kg Mg/ha). The Mg fertilization applied in soil or to foliage did not affect yield, tubers size, K, Ca, Mg absorption or concentration by tubers nor the specific gravity, the dry matter content and the chip color. In five fields, the K fertilization at rates of 120 or 240 kg K/ha increased significantly yield and the proportion of marketable tubers and improved the chip color. K fertilization lowered significantly the Mg concentration of petioles but increased the K content of tubers (from 1.6 to 2.2%) and the K absorption (from 80 to 140 kg K/ha). This experiment did not show any beneficial effect of foliar application of Mg on yield, quality and mineral nutrition of potato.

Introduction

Au Québec, il s'applique des doses de magnésium variant entre 15 et 70 kg/ha, sur la pomme de terre, selon la richesse de cet élément dans le sol et selon les doses de potassium appliqué. Avec les normes présentement en usage, on considère comme pauvres les sols qui contiennent

moins de 67 kg de Mg/ha, les sols moyens entre 68 et 100 kg/ha et les sols riches plus de 100 kg/ha (Comité de la pomme de terre du Québec, C.P.V.Q., 1983). Des travaux effectués sur la fertilisation magnésienne indiquent que le seuil de déficience dans les sols et les applications de Mg devraient être abaissés si l'on considère que les possibilités d'accroître les rendements sont

faibles dans les sols contenant plus de 25 kg de Mg/ha (Sluijsmans, 1959; Giroux, 1982; Tabi & van Lierop, 1982). Cependant comme on ne connaît pas suffisamment l'influence du magnésium sur la nutrition minérale et sur la qualité de la pomme de terre, il est alors important d'étudier plus à fond le rôle de cet élément sur ces aspects de la production avant d'effectuer des modifications à ces normes et aux recommandations d'engrais magnésiens.

Plusieurs auteurs ont démontré une interaction entre les fumures K et Mg modifiant considérablement l'absorption du Mg et pouvant même induire une déficience pour la pomme de terre (Tyler *et al.*, 1961; Doll & Hossner, 1964; Holmes, 1962). Au cours d'un précédent travail (Giroux, 1982), nous avons étudié l'interaction K-Mg sur la pomme de terre. Les doses de K ont eu un effet antagoniste sur l'absorption des engrais magnésiens placés dans les bandes d'engrais et il en est résulté une efficacité très limitée de ce mode de fertilisation magnésienne. L'étude conclut en la nécessité d'étudier d'autres façons d'apporter les engrais magnésiens, favorisant davantage l'absorption du Mg. Comme l'effet antagoniste des ions K et Mg se produit au niveau du prélèvement des éléments par les racines, l'application foliaire de magnésium pourrait être une façon plus efficace de fournir cet élément à la plante. Très peu d'études ont mesuré les effets d'application foliaire de magnésium sur la pomme de terre. Laughlin (1966) n'a pas obtenu d'effet sur les rendements, les prélèvements et l'équilibre K, Ca et Mg des tubercules avec ce mode de fertilisation en sols riches en Mg. En sols pauvres (moins de 67 kg de Mg/ha), on ignore les effets d'une telle pratique sur le rendement et la qualité des tubercules.

Le but de ce travail est de préciser davantage les normes d'interprétation des résultats d'analyse du Mg des sols. Il a également pour but de déterminer l'effet des engrais magnésiens sur la nutrition minérale de la pomme de terre et sa qualité (grosueur, poids spécifique, contenu en matière sèche des tubercules et couleur des croustilles). Enfin, il se propose de comparer l'application des engrais magnésiens au sol à une fertilisation foliaire surtout en ce qui concerne l'antagonisme K-Mg.

Matériel et méthodes

Six champs expérimentaux de pomme de terre ont été cultivés sur une période de deux ans dans les régions de Québec, de Montréal et du Bas-Saint-Laurent. La première année, nous avons utilisé le cultivar Norland pour les trois sites alors que la deuxième année nous avons planté le cultivar Superior (tableau I). Les neuf premiers traitements ont comporté l'application de trois doses de potassium au sol: 0, 120 et 240 kg de K/ha et trois doses de magnésium également appliqué au sol: 0, 30 et 60 kg de Mg/ha, combinées factoriellement (3 doses K x 3 doses Mg-sol) et répétées quatre fois. Les traitements 10 à 18 consistent en l'application des trois mêmes doses de K au sol et de trois doses de Mg: 0, 6 et 12 kg de Mg/ha appliquées sur le feuillage en combinaison factorielle avec celles de K (3 doses de K x 3 doses Mg-feuilles). Au champ toutefois, les traitements ne recevant pas de magnésium au sol ont été fusionnés avec ceux ne recevant pas de magnésium sur le feuillage et ceci pour chacune des doses de K. Il s'agit donc de comparer la fertilisation magnésienne appliquée au sol en présence de différentes doses de K telle

TABLEAU I
Analyses chimiques et physiques des sols et cultivars utilisés

Sols (localité)	K éch. kg/ha (µg/g)	Mg éch. kg/ha (µg/g)	Ca éch. kg/ha (µg/g)	P-Bray-2 kg/ha (µg/g)	N-total (%)	M.O. (%)	pH	Cultivars
Loam grav. Fourchette (Saint-Lambert)	90 (40)	87 (39)	3080 (1375)	56 (25)	0,18	4,03	6,1	Norland
Argile l. de l'Anse (Kamouraska)	364 (163)	235 (105)	4704 (2100)	336 (150)	0,51	11,70	5,1	Norland
Sable l. St-Pacôme (Isle-Verte)	375 (167)	74 (33)	409 (183)	421 (188)	0,10	1,99	4,8	Norland
Loam a. St-Laurent (L'Assomption)	123 (55)	638 (285)	4592 (2050)	153 (68)	0,23	2,81	6,9	Superior
Loam l. Neubois (Saint-Lambert)	101 (45)	62 (28)	1068 (477)	45 (20)	0,40	5,01	5,2	Superior
Argile l. de l'Anse (La Pocatière)	563 (251)	694 (310)	5749 (2567)	170 (76)	0,70	6,17	5,8	Superior

qu'effectuée par la majorité des producteurs (technique de référence) à une nouvelle technique d'application du Mg (fertilisation foliaire).

Les traitements au magnésium contenaient du sel d'Epsom ($MgSO_4 \cdot 7H_2O$) alors que le potassium était appliqué sous forme de KCl. Une fumure de base N et P, respectivement de 150 et 100 kg/ha, a été appliquée sur toutes les parcelles dans le rang, 5 cm sous les plantons. Les applications de magnésium sur le feuillage ont été effectuées aux doses de 2 et 4 kg de Mg/ha, répétées trois fois entre le 40 et le 60^e jour pour des doses totales de 6 et 12 kg de Mg/ha. La concentration des solutions appliquées sur le feuillage était respectivement de 0,15 et de 0,3% de Mg pour les doses de 2 et de 4 kg de Mg/ha. Chaque parcelle comportait deux rangs de 5 mètres espacés de 90 cm; la distance entre chaque planton est de 25 cm.

À chaque site, nous avons déterminé le contenu en matière organique ($C \times 1,72$) par voie d'oxydation humide, l'azote total, le pH des sols à l'eau dans un rapport sol-eau de 1. Les bases échangeables (K, Ca et Mg) ont été déplacées à l'acétate d'ammonium et dosées par spectrophotométrie d'absorption (Ca, Mg) ou d'émission (K), tandis que la méthode Bray-2 a servi au dosage du P assimilable (McKeague, 1977).

L'échantillonnage du feuillage a été effectué 10 jours après la dernière application de Mg foliaire en prélevant la 4^e feuille du haut sur 50 plants par parcelle. Les folioles ont été enlevées et les pétioles ont été séchés et moulus pour fins d'analyse. À la récolte, on a mesuré le rendement total, exprimé en quintaux par hectare, et procédé au classement des tubercules pour déterminer la fraction du rendement total plus grande que 58 mm. Un échantillon de 5 kg, représentatif de la parcelle a été conservé pour la détermination du poids spécifique déterminé par la différence du poids dans l'air et dans l'eau. La matière sèche des tubercules a été évaluée à partir du poids spécifique d'après la formule de Simmonds (1977). Trois tubercules ont été séchés et analysés dans chacune des parcelles pour déterminer leur concentration en K, Ca et Mg dans la matière sèche (O'Neil & Webb, 1970). Le prélèvement de ces éléments par les tubercules a été calculé en multipliant le rendement total par le contenu en matière sèche et par la concentration respective de ces trois cations. La mesure de la couleur des croustilles a été effectuée visuellement à l'aide de chartes calibrées spécialement conçues à cette fin, allant de foncé (10) à très pâle (100). La proportion de tubercules vendables, le contenu en matière sèche, le poids spécifique, la couleur des croustilles sont des indices de qualité im-

portants pour la pomme de terre de table ou de transformation.

Les rendements ont été traités selon une analyse de variance de type factoriel (3 doses K x 3 doses Mg) respectivement pour chacun des modes d'apport du magnésium au sol et sur le feuillage. Cette analyse a été faite champ par champ pour le rendement et sur la valeur moyenne des six champs pour les autres facteurs selon la méthode décrite par Lecompt (1965). La valeur de la plus petite différence significative (ppds) au niveau de probabilité $P = 5\%$ est également fournie.

Résultats et discussion

RENDEMENT ET FERTILISATION

L'application de la fumure K a produit une augmentation importante du rendement dans tous les champs, à l'exception du sol de l'Anse-2 plus riche, renfermant 564 kg/ha de potassium échangeable (tableau I). Le rendement maximum a été atteint avec la dose 240 kg de K/ha dans les sols Saint-Pacôme, Saint-Laurent et Fourchette, alors que dans les sols Neubois et de l'Anse-1, une dose de 120 kg de K/ha est suffisante. Le sol de l'Anse-2 fournit un rendement maximum sans application de K. Si on compare le rendement relatif (pourcentage de rendement maximum atteint sans application de K) dans ces champs, en relation avec ceux calculés à partir du modèle établi par Giroux & van Lierop (1982), reliant le rendement de la pomme de terre à l'analyse du sol en K, on obtient une très bonne corrélation ($r = 0,89^{**}$) montrant ainsi qu'une bonne relation existe entre le rendement relatif et l'analyse du K échangeable dans les sols. L'accroissement du rendement dépasse les 150 q/ha dans les sols Neubois et Fourchette moins pourvus en potassium échangeable (tableau II).

Pour ce qui est de la fumure magnésienne, cet élément n'a pas affecté significativement les rendements ni avec des applications au sol ni sur le feuillage. Selon la classification en vigueur, trois de ces sols, classés pauvres ou moyennement pauvres, auraient reçu des applications de 25 à 70 kg de Mg/ha selon leur fertilisation K. Ces travaux confirment les énoncés de plusieurs auteurs à savoir que le seuil de déficience en cet élément dans les sols est inférieur à la norme actuellement en usage (67 kg/ha) (Tabi & van Lierop, 1982; Giroux, 1982; Sluijsman, 1959). Il faut donc revoir autant les normes d'interprétation des résultats d'analyse de sols en Mg que les recommandations d'engrais magnésiens pour la pomme de terre, en considérant plutôt la norme

TABLEAU II

Rendement (q/ha) de pommes de terre en fonction des applications de potassium et de magnésium dans six champs expérimentaux et analyse de variance

Dose K au sol (kg/ha)	Dose Mg au sol (kg/ha)	Fourchette	De l'Anse-1	St-Pacôme	St-Laurent	De l'Anse-2	Neu Bois
0	0	187	379	189	263	438	67
0	30	101	361	200	253	341	42
0	60	146	334	209	246	405	56
120	0	270	457	219	368	432	227
120	30	267	414	196	380	405	208
120	60	286	415	216	342	441	192
240	0	312	440	256	388	382	208
240	30	313	424	231	366	408	237
240	60	311	461	241	392	417	227
F pour K		136,5**	16,6**	9,91**	52,3**	N.S.	253,4**
F pour Mg		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
F pour K x Mg		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	3,1*
C.V. (%)		10,7	9,3	11,4	12,2	13,5	15,4
Dose K au sol (kg/ha)	Dose Mg au feuillage (kg/ha)						
0	0	187	379	189	263	438	67
0	6	134	392	200	276	413	68
0	12	146	402	192	294	408	68
120	0	270	457	219	368	432	227
120	6	280	431	221	354	462	221
120	12	288	435	246	351	458	227
240	0	312	440	256	389	382	208
240	6	324	452	244	340	472	214
240	12	304	430	228	380	403	212
F pour K		141,5**	5,1*	14,36**	37,1**	N.S.	255,6**
F pour Mg		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
F pour K x Mg		2,9*	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
C.V. (%)		9,7	10,4	10,4	10,4	11,0	13,8
ppds† (q/ha)		37,0	60,5	36,1	44,0	59,9	28,1

† plus petite différence significative au seuil statistique $P = 0,05$

* significatif au seuil statistique $P = 0,05$

** significatif au seuil statistique $P = 0,01$

N.S. non significatif au seuil statistique $P = 0,05$

de 25 kg/ha comme limite pour les sols pauvres en Mg.

CONCENTRATION ET PRÉLÈVEMENT DES CATIONS

Les concentrations en potassium du pétiole sont élevées et dépassent en moyenne 5% sans fumure K; elles atteignent même presque 10% avec une fumure K (tableau III). Ce tissu concentre abondamment le potassium; des valeurs aussi élevées que 14% ont été obtenues dans le sol de l'Anse-2 avec une dose de 240 kg de K/ha. Si l'on considère l'accroissement de rendement

obtenu et la fumure K nécessaire dans cette expérience, une concentration moyenne de 9% de K dans le pétiole à mi-saison apparaît comme suffisante. Cette norme de suffisance pour K rejoint celle obtenue par Loué (1976) sur seize sites expérimentaux de pommes de terre en France et celle de Giroux (1982) sur cinq sites du Québec.

D'autre part, les apports de potassium ont fortement diminué le contenu en magnésium des pétioles alors que les applications de Mg au sol l'ont accru (tableau III). Il semble donc que l'effet antagoniste des éléments K et Mg se manifeste

vivement sur l'équilibre cationique des pétioles sans toutefois affecter les rendements. Par contre, les applications foliaires de magnésium n'ont pas affecté le contenu en Mg des pétioles (tableau III). Les doses de magnésium appliquées sur le feuillage sont plus restreintes que celles appliquées au sol, à cause des possibilités de brûlure des feuilles par le sel d'Epsom, elles ont été insuffisantes pour modifier le contenu en Mg des pétioles, ce qui porte à croire qu'il s'agit d'une façon peu efficace d'apporter cet élément à la plante, du moins aux doses utilisées. Aucun effet

nocif n'a été observé sur le feuillage suite aux applications de cet engrais en solution. L'hypothèse à l'effet que l'application de magnésium au feuillage permettrait d'atténuer les effets de la fumure potassique sur l'absorption du Mg ne s'est donc pas révélée exacte dans ces sols contenant entre 28 et 310 μg de Mg/g.

Pour ce qui est des concentrations dans les tubercules, la fumure magnésienne n'a pas augmenté la teneur en Mg des tubercules. Il semble que même si la fumure magnésienne appliquée

TABLEAU III

Effet de l'application de potassium et de magnésium sur les concentrations et les prélèvements en K, Ca et Mg des pétioles et des tubercules de pomme de terre: valeurs moyennes de six champs expérimentaux

Dose K au sol (kg/ha)	Dose Mg au sol (kg/ha)	Pétiole			Tubercule			Prélèvement		
		K %	Mg %	Ca %	K %	Mg %	Ca %	K kg/ha	Mg kg/ha	Ca kg/ha
0	0	5,87	0,83	1,64	1,60	0,09	0,12	87,5	5,0	6,3
0	30	5,27	0,95	1,63	1,53	0,09	0,11	71,5	3,7	4,9
0	60	5,02	1,12	1,44	1,58	0,10	0,11	80,4	4,7	5,0
120	0	7,82	0,48	1,70	1,89	0,10	0,11	123,1	6,9	7,2
120	30	7,78	0,59	1,44	1,93	0,10	0,12	118,2	6,7	7,1
120	60	7,42	0,71	1,30	1,85	0,11	0,11	116,4	7,2	6,6
240	0	9,79	0,41	1,65	1,96	0,11	0,10	134,4	7,4	6,7
240	30	9,39	0,46	1,45	2,20	0,11	0,11	143,3	8,5	6,3
240	60	9,78	0,53	1,42	2,21	0,12	0,12	142,7	8,7	7,6
F pour Mg		N.S.	3,21*	8,9**	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
F pour K		70,9**	18,6**	N.S.	29,3**	17,94**	N.S.	60,8**	17,4**	4,2*
F pour K x Mg		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
C.V. (%)		14,2	27,7	12,8	11,7	10,9	21,0	14,7	29,2	28,1
Dose K au sol (kg/ha)	Dose Mg au feuillage (kg/ha)	Pétiole			Tubercule			Prélèvement		
0	0	5,87	0,83	1,64	1,60	0,09	0,12	87,6	5,0	6,3
0	6	5,22	0,77	1,84	1,55	0,09	0,12	83,8	5,0	5,5
0	12	5,75	0,79	1,89	1,58	0,09	0,11	87,1	4,8	5,7
120	0	7,82	0,47	1,70	1,89	0,10	0,11	122,7	6,7	7,3
120	6	8,37	0,50	1,69	1,91	0,10	0,12	125,0	6,6	7,8
120	12	7,60	0,50	1,57	1,88	0,10	0,10	127,2	6,7	6,5
240	0	9,79	0,41	1,74	2,13	0,11	0,10	134,4	6,7	6,7
240	6	9,60	0,42	1,53	2,14	0,11	0,11	140,2	7,4	6,8
240	12	9,60	0,40	1,58	2,15	0,11	0,12	133,9	6,8	7,5
F pour Mg		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
F pour K		63,7**	23,4**	N.S.	51,7**	33,7**	N.S.	53,2**	31,5**	N.S.
F pour K x Mg		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
C.V. (%)		13,9	31,8	16,4	8,9	6,0	18,5	13,2	13,2	26,8
ppds† (5%)		1,26	0,25	0,28	0,22	0,01	0,03	18,6	1,6	2,1

† plus petite différence significative au seuil statistique $P = 0,05$

* significatif au seuil statistique $P = 0,05$

** significatif au seuil statistique $P = 0,01$

N.S. non significatif au seuil statistique $P = 0,05$

au sol est prélevée par la plante, que cet élément ne soit pas transloqué vers les tubercules. Les prélèvements en Mg des tubercules sont inférieurs à 10 kg/ha ce qui indique que la fumure magnésienne ne s'y retrouve qu'en faible proportion. Laughlin (1966) a également observé que les applications de magnésium au sol ou sur le feuillage ne modifient en rien la concentration et l'équilibre cationique des tubercules en sols riches. Il semble que ce soit également le cas en sols pauvres.

Le potassium est par contre beaucoup plus absorbé. La concentration moyenne dans les tubercules des parcelles non fertilisées en K est de 1,6% alors qu'elle est de 2,2% dans les tubercules fertilisées avec une dose de 240 kg de K/ha. Si l'on considère les exportations totales en K par les tubercules, une dose de 120 kg de K/ha amène un prélèvement de 122 kg de K/ha alors qu'une dose de 240 kg de K/ha va amener un prélèvement moyen de 138 kg de K/ha.

Les concentrations en calcium du pétiole sont en moyenne de 1,6%. Les applications d'engrais magnésiens réduisent les concentrations de calcium dans les pétioles. Dans les tubercules, la concentration moyenne en Ca est nettement plus basse (0,11%) que celle mesurée dans les pétioles (1,5%) indiquant ainsi la faible mobilité de cet élément. Les prélèvements en calcium par les tubercules sont également très faibles, inférieurs à 10 kg de Ca/ha et sont peu modifiés par les applications de fumure K et Mg (tableau III).

POIDS SPÉCIFIQUE, COULEUR DES CROUSTILLES ET CLASSEMENT

La qualité des pommes de terre en vue de la transformation dépend principalement de deux critères: la matière sèche des tubercules et la couleur des croustilles obtenue. La matière sèche des tubercules est proportionnelle à leur poids spécifique tandis que la couleur des croustilles dépend plutôt de la maturité et du contenu en sucres réducteurs des tubercules.

La fumure potassique diminue le poids spécifique des tubercules de façon appréciable (tableau IV). Cette observation est en accord avec celle d'Allard (1972) et de Murphy *et al.* (1967). Les apports de potassium augmentent la concentration ionique des cellules créant ainsi une pression osmotique plus élevée et favorisent une rétention hydrique plus forte. En moyenne, une dose de 240 kg de K/ha a fait chuter le poids spécifique de 1,081 à 1,074. À l'inverse, la fumure magnésienne au sol ou sur le feuillage, n'ayant pas d'effet sur la concentration ionique des tubercules, n'affecte pas leur poids spécifique.

La couleur des croustilles a été améliorée par les doses de potassium; on note en effet un indice de couleur d'environ 50 sans fumure K alors que cet indice dépasse en moyenne 60 avec une fertilisation de 240 kg de K/ha (tableau IV). Allard (1972) et Eastwood & Watts (1956) ont observé également que le potassium produit un effet bénéfique sur la couleur des croustilles. Il faut toutefois se rappeler que cet élément diminue la matière sèche des tubercules et par conséquent les rend moins rentables pour la transformation même s'il en améliore la couleur. La pomme de terre de transformation pourrait donc recevoir une fertilisation potassique moins abondante que la pomme de terre de table par souci de produire des tubercules avec plus de matière sèche. La fumure magnésienne au sol ou sur le feuillage n'a eu aucun effet particulier sur la couleur des croustilles (tableau IV).

Pour ce qui est du classement, le potassium accroît la proportion de tubercules plus grands que 58 mm, augmentant ainsi le pourcentage de tubercules vendables en sols pauvres. Le magnésium n'a pas eu d'effet sur ce facteur (tableau IV).

Conclusion

Dans cette expérience, la fumure K a produit une augmentation significative du rendement de pommes de terre lorsque les sols renfermaient moins de 400 kg/ha de potassium échangeable. Une dose de 120 à 240 kg de K/ha est nécessaire pour atteindre le rendement maximum dans cinq des six champs. Par contre, aucun effet n'a été observé sur les rendements avec la fumure magnésienne appliquée au sol ou sur le feuillage même dans les sols considérés comme pauvres avec les normes actuellement en usage.

La fumure potassique a réduit considérablement les teneurs en magnésium du pétiole. Même si les applications de Mg au sol ont augmenté la concentration de cet élément dans le pétiole, ces apports n'ont pas modifié sa concentration dans les tubercules, indiquant ainsi sa faible mobilité. Les applications foliaires de magnésium aux doses de 6 et 12 kg de Mg/ha n'ont pas modifié significativement les concentrations en Mg des pétioles ou des tubercules. Les prélèvements moyens en K par les tubercules ont atteint environ 140 kg de K/ha avec une fumure de 240 kg de K/ha alors qu'ils n'ont pas dépassé 10 kg/ha pour Mg et Ca. En ce qui concerne la qualité des tubercules, le potassium a augmenté la proportion des tubercules vendables et amélioré la couleur des croustilles. Il a par contre diminué le contenu en matière sèche et le poids spécifique des tubercules. La

TABLEAU IV

Effet de l'application de potassium et de magnésium sur le poids spécifique, le classement, la couleur des croustilles et la matière sèche des pommes de terre: valeurs moyennes de six champs expérimentaux

<i>Dose K au sol (kg/ha)</i>	<i>Dose Mg au sol (kg/ha)</i>	<i>Poids spécifique</i>	<i>Classement % > 58 mm</i>	<i>Couleur des croustilles</i>	<i>Matière sèche (%)</i>
0	0	1,081	49,0	50,4	20,7
0	30	1,077	48,0	54,1	19,9
0	60	1,079	46,4	55,8	20,3
120	0	1,077	64,5	60,7	19,9
120	30	1,077	61,8	61,4	19,9
120	60	1,079	62,0	60,3	20,4
240	0	1,075	66,2	63,1	19,5
240	30	1,074	64,9	63,4	19,3
240	60	1,075	68,9	64,4	19,5
<i>F pour K</i>		8,09**	20,6**	16,2**	8,9**
<i>F pour Mg</i>		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>F pour K x Mg</i>		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>C.V. (%)</i>		0,31	15,7	9,4	3,4
<i>Dose K au sol (kg/ha)</i>	<i>Dose Mg au feuillage (kg/ha)</i>				
0	0	1,081	49,0	50,4	20,7
0	6	1,079	50,3	53,7	20,2
0	12	1,080	49,5	52,8	20,5
120	0	1,077	64,5	60,9	19,8
120	6	1,078	64,3	61,7	20,0
120	12	1,079	63,0	61,6	20,2
240	0	1,075	66,1	63,1	19,4
240	6	1,076	67,1	67,7	19,6
240	12	1,075	64,5	63,9	19,4
<i>F pour K</i>		16,4**	17,3**	21,0**	15,7**
<i>F pour Mg</i>		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>F pour K x Mg</i>		N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>C.V. (%)</i>		0,23	15,2	10,1	2,5
<i>ppds† (5%)</i>		0,003	10,7	6,8	0,7

† plus petite différence significative au seuil statistique $P = 0,05$

** significatif au seuil statistique $P = 0,01$

N.S. non significatif au seuil statistique $P = 0,05$

fumure magnésienne appliquée au sol ou sur le feuillage n'a eu aucun effet important sur le poids spécifique, le contenu en matière sèche, la grosseur des tubercules ou la couleur des croustilles, ce qui permet de penser que les normes d'interprétation des analyses de sols et les doses de magnésium recommandées devraient être révisées conformément aux résultats des travaux de recherches effectués au Québec. Ces normes sont les suivantes: pauvre (moins de 25 kg/ha de Mg), moyen (entre 26 et 100 kg/ha de Mg) et riche (plus de 100 kg/ha de Mg). Les applications de Mg en sols pauvres devront être faites au sol à des doses assez élevées (environ 70 kg/ha)

pour contrer l'antagonisme K-Mg qui défavorise particulièrement l'absorption de Mg. En sols moyens, il serait sans doute justifié de combler les prélèvements de cet élément par un apport de 10 à 15 kg de Mg/ha. En sols riches (plus de 100 kg/ha de Mg) aucun apport de cet élément ne devrait être fait si on s'en rapporte aux effets sur les facteurs étudiés.

Remerciements

L'auteur tient à remercier M. Lemieux, M. Noël et P. Audesse pour leur assistance aux champs et en laboratoire ainsi que A. Brie et G. Gilbert pour la pré-

paration du manuscrit. Des remerciements vont également à A. Frève d'Agriculture Canada pour avoir fourni le protocole et l'équipement nécessaire à l'évaluation de la qualité des croustilles.

Références

- ALLARD, J., 1972. L'effet de trois niveaux de N, P et K sur la qualité de chips de pommes de terre cultivées sur quatre types de sols dans la région de Joliette (Québec). — Thèse de maîtrise, Univ. Laval, Québec, 44 p.
- COMITÉ DE LA POMME DE TERRE DU QUÉBEC, 1983. Pomme de terre; guide de culture. — Conseil des productions végétales du Québec, Agdex 161/20.
- DOLL, E. C. & L. R. HOSSNER, 1964. Magnesium deficiency as related to liming and potassium levels in acid sandy podzols. — VIII^e Congrès international de la science du sol, Bucarest, Roumanie, 4: 907-912.
- EASTWOOD, T. & J. WATTS, 1956. The effect of potash fertilization upon potato chipping quality. III-Chip color. — *Am. Potato J.*, 33: 255-268.
- GIROUX, M., 1982. Effet d'apport de potassium et de magnésium sur le rendement et la nutrition minérale de la pomme de terre et du maïs-ensilage. — *Naturaliste can.*, 109: 109-118.
- GIROUX, M. & W. VAN LIEROP, 1982. Effet de la fertilisation potassique sur le rendement de la pomme de terre en relation avec l'analyse du sol. — *Can. J. Soil Sci.*, 62: 259-266.
- HOLMES, M. R. J., 1962. The magnesium requirements of arable crop. — *J. Sci. Fd Agric.*, 13: 553-556.
- LAUGHLIN, M. W., 1966. Effect of soil application of potassium, magnesium sulfate and magnesium sulfate spray on potato yield, composition and nutrient uptake. — *Am. Potato J.*, 43: 403-411.
- LECOMPT, M., 1965. L'expérimentation et les engrais. — Publications du Syndicat professionnel de l'industrie des engrais azotés, Paris, 93 p.
- LOUÉ, A., 1976. L'analyse végétale en vue d'apprécier la nutrition minérale et plus particulièrement potassique de la pomme de terre. — *Revue Potasse*, 10: 1-13.
- McKEAGUE, J. A., 1977. Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols. — Agriculture Canada, Ottawa (Ontario) 223 p.
- MURPHY, H. J., P. N. CARPENTER & M. J. GOVEN, 1967. Potato fertilization, rotation studies on Aroostook farm permanent fertility plots. — *Bull. Maine Agric. Exp. Stn*, no. 645, 57 p.
- O'NEIL, J. V. & P. R. A. WEBB, 1970. Simultaneous determination of N, P and K in plant material by automatic methods. — *J. Sci. Fd Agric.*, 21: 217-219.
- SIMMONDS, N. W., 1977. Relation between specific gravity, dry matter content and starch content of potatoes. — *Potato Res.*, 20: 137-140.
- SLUIJSMANS, C. M. J., 1959. Relationships between magnesium level in soil, deficiency symptoms and yield increase in Dutch soils. — *Landw. Forsch.*, 13: 17-23.
- TABI, M. & W. VAN LIEROP, 1982. Les sources de magnésium et la fertilisation de la pomme de terre. — Rapport d'activités, Service de recherche en sols 1981-82. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Québec, 100 p.
- TYLER, K. B., O. A. LORENZ & F. S. FULLMER, 1961. Plant and soil analysis as guide in potato nutrition. — *Bull. California Agric. Exp. Stn*, no. 781, 15 p.

RECYCLAGE DES MÉTAUX ET DU PHOSPHORE PAR *SCIRPUS AMERICANUS* ET *SPARTINA ALTERNIFLORA* DANS L'ESTUAIRE MOYEN DU SAINT-LAURENT (QUÉBEC)

J. DESCHÊNES et J.-B. SÉRODES

Département de génie civil,
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

L'étude de la contribution de *Scirpus americanus* et de *Spartina alterniflora* au recyclage des métaux lourds et des éléments nutritifs montre que les concentrations de Cu, Zn, K et P dans les parties aériennes de ces plantes diminuent au cours de la croissance et lors de la dégénérescence de la plante. Les quantités de métaux lourds et d'éléments nutritifs assimilés augmentent au cours de la croissance de ces plantes, mais demeurent considérablement moindres que les quantités de ces éléments présentes dans les sédiments. Le rapport de la fraction disponible sur la concentration totale de Cu, Zn et P dans les sédiments représente un indice de la disponibilité de ces éléments dans les sédiments. Les concentrations les plus élevées de Cu, Zn et P dans les tissus de *Scirpus americanus* se retrouvent là où le rapport de la fraction disponible sur la concentration totale est plus élevé. Dans les sédiments, la fraction disponible de P est approximativement 100 fois supérieure à celle de Cu et de Zn, alors que ces plantes contiennent à peu près 200 fois plus de P que de Cu et de Zn. Ces plantes semblent donc posséder un mécanisme de régulation qui évite l'absorption de toutes les quantités de métaux avec lesquels elles entrent en contact lors de l'absorption des éléments nutritifs. L'assimilation des métaux lourds et leur exportation par les végétaux des marais intertidaux doit être considérée comme une contribution mineure par rapport aux quantités énormes emmagasinées et véhiculées par les sédiments. L'assimilation et l'exportation des éléments nutritifs par les végétaux sont par contre plus importantes que celles des métaux lourds.

Abstract

This study attempting to evaluate the contribution of *Scirpus americanus* and *Spartina alterniflora* to the recycling of heavy metals and nutrients shows that the concentrations of Cu, Zn, K and P in the aboveground portion of these plants decrease during the growing season and degeneration of the plants. The amounts of heavy metals and nutrients absorbed by these plants show a progression similar to that of the biomass, but they remain considerably less than those present in the sediments. The ratio between the available fraction and the total concentration of Cu, Zn and P in the sediments is a good index of the availability of these elements for the plants. The higher concentrations of Cu, Zn and P in *Scirpus americanus* are reported where the ratio between the available fraction and the total concentration are higher. In the sediments, the available fraction of P is approximately 100 times that of Cu or Zn, whereas the plant contains about 200 times more P than Cu or Zn. This seems to indicate that the plant might possess mechanisms enabling it to avoid absorbing all the quantities of metals with which it comes in contact by means of pumping of nutrients. The storage and transport of heavy metals in tidal marshes are principally associated with sediments and the contribution of the plants is very small. In the case of nutrients, the role of the plants is more important than for heavy metals.

Introduction

Les marais intertidaux jouent un rôle important dans la productivité des estuaires (Odum, 1976). Aux basses latitudes, la végétation intertidale bénéficie d'une longue période de croissance et d'une grande productivité (1000 à 2000 g/m²;

Turner, 1976). La grande productivité des marais intertidaux a amené plusieurs auteurs (Ragsdale & Thorhaug, 1980; Nixon, 1980) à évaluer leur contribution dans le recyclage des métaux lourds et des éléments nutritifs. Certains auteurs (Banus *et al.*, 1975; Bourg *et al.*, 1979) ont analysé les quantités de métaux lourds véhiculés à l'intérieur

et à l'extérieur des zones intertidales. D'autres chercheurs ont étudié la dynamique des métaux lourds et des éléments nutritifs durant la croissance des plantes (Gleason *et al.*, 1979) et durant leur décomposition (Rice & Tenore, 1981). Turner (1976) et Hatcher (1977) signalent une baisse de biomasse de la végétation intertidale à mesure que l'on remonte vers le nord.

L'estuaire du Saint-Laurent est soumis à un climat nordique caractérisé par un hiver long, rigoureux et un été relativement court. Le climat nordique affecte grandement le littoral (Dionne, 1981; Sérodes & Dubé, 1983) et représente un facteur limitant pour la production végétale des marais intertidaux (Gauthier *et al.*, 1980).

On connaît peu de chose sur la contribution des marais intertidaux au recyclage des métaux lourds et des éléments nutritifs dans l'estuaire du Saint-Laurent (Gauthier *et al.*, 1980; Carbonneau & Tremblay, 1972). Nous nous proposons d'établir des données de base sur cette contribution des marais intertidaux de l'estuaire moyen du Saint-Laurent, en déterminant les quantités qui sont emmagasinées et véhiculées par la végétation et les sédiments. Cet article présente les résultats relatifs aux deux principales espèces végétales des marais intertidaux, soit *Scirpus americanus* en eau douce et légèrement saumâtre et *Spartina alterniflora* en eau salée.

Méthodes

La zone d'étude se situe entre Québec et Kamouraska (fig. 1). La présence de marées de grande amplitude (Godin, 1979) dans la portion moyenne de l'Estuaire crée des estrans de superficie appréciable colonisés par une végétation bien adaptée aux fluctuations de la marée et aux conditions de salinité et de turbidité (Sérodes *et al.*, 1985). Trois stations expérimentales ont été choisies afin de comparer un marais d'eau douce, un marais d'eau saumâtre et un marais d'eau salée. Les marais d'eau douce et d'eau saumâtre sont principalement colonisés par l'espèce *Scirpus americanus* alors que le marais d'eau salée est caractérisé par la présence dominante de l'espèce *Spartina alterniflora*.

La première station (Beauport) se situe dans un marais intertidal baigné strictement par de l'eau douce et où il y a peu de sédimentation, mais à proximité de rejets d'eaux usées municipales et industrielles (Malo & Gouin, 1977). La deuxième station (Cap-Tourmente) se situe au début de la zone de mélange et elle est caractérisée par de brusques changements de salinité et de turbidité (d'Anglejan, 1981) et par une sédimentation importante (Sérodes & Troude, 1984). Sérodes (1975) a d'ailleurs relevé la présence de fortes concentrations de métaux lourds dans la zone de mélange des eaux. La troisième station

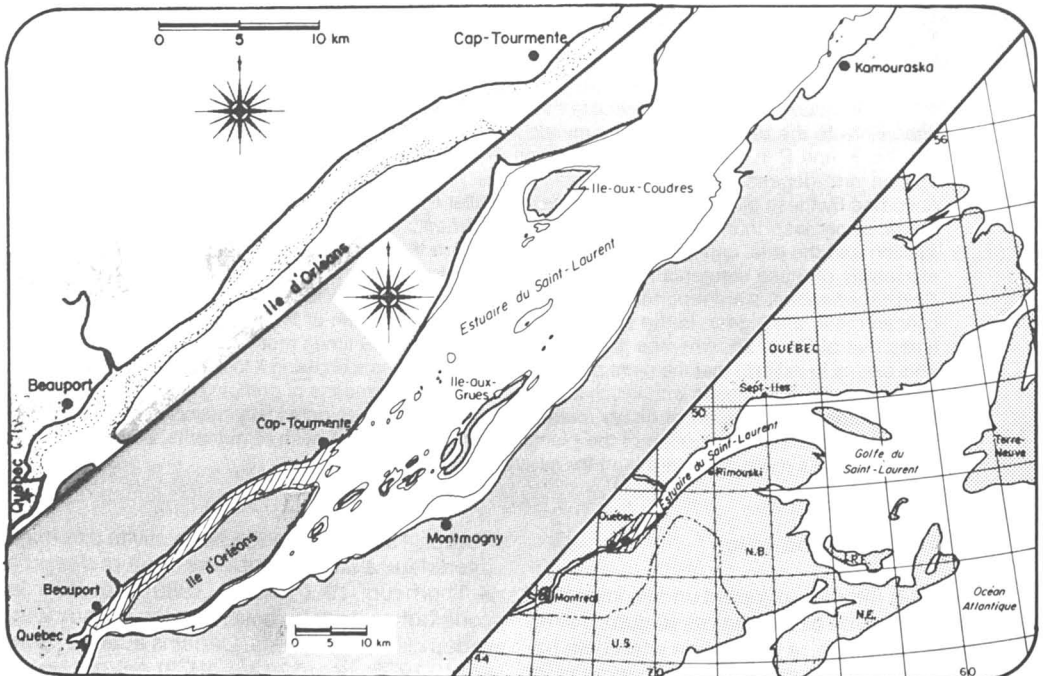


Figure 1. Aire d'étude.

(Kamouraska) se situe dans un marais baigné par une eau salée (19 à 22%) et se localise à la limite aval de la zone de turbidité maximale (Sérodés, 1975; d'Anglejan, 1981).

L'échantillonnage s'est déroulé durant les étés 1982 et 1983. Pendant la première année, cinq échantillons de la partie aérienne de la végétation ont été prélevés entre six et huit reprises durant la saison de croissance de la végétation de façon à évaluer les changements dans les concentrations de cuivre, de zinc, de potassium et de phosphore dans la plante durant la phase de croissance et la phase de dégénérescence pour les trois stations d'échantillonnage. Un échantillon composé d'un poids identique des cinq échantillons d'une même date a été préparé pour les fins de l'analyse chimique. À l'été 1983, aux stations de Cap-Tourmente et de Beauport une autre série d'échantillons a été prise durant la période du pic de croissance de façon à étudier les variations dans les concentrations des mêmes quatre éléments dans les différentes parties de *Scirpus americanus*, sur une courte période de temps et aussi de façon à étudier la variabilité à l'intérieur d'un échantillonnage.

Les échantillons de la partie aérienne de la végétation étaient coupés au ras du sol dans une surface référence de 0,1 m² disposée au hasard à l'intérieur d'une place-échantillon de 625 m². Les places-échantillons de Beauport et de Cap-Tourmente étaient situées à la même distance de la limite inférieure de la bande de végétation (50 m à l'intérieur de la bande). Quelques échantillons des parties souterraines des tiges et des rhizomes ainsi que des sédiments ont été prélevés sous la surface de référence. Les échantillons de végétation ont été triés pour éliminer les espèces autres que *Scirpus americanus* et *Spartina alterniflora*. Seulement les parties vivantes de ces plantes ont été conservées. Ces échantillons étaient ensuite lavés à l'eau et séchés à une température de 80°C pendant 48 heures. Les échantillons étaient pesés ($\pm 0,1$ g) et finalement broyés pour les fins de l'analyse chimique. Les concentrations de cuivre, de zinc et de potassium ont été mesurées par spectrophotométrie d'absorption atomique après une digestion de 1,0 g d'échantillon dans de l'acide nitrique concentré. Les concentrations de phosphore ont été analysées par spectrophotométrie avec la méthode au vanadomolybdate d'ammonium après une digestion nitrique et perchlorique des échantillons de végétation et de sédiment. Une extraction sélective a aussi été faite sur les échantillons de sédiments avec une solution de chlorure de magnésium (1N) pour mesurer les concentrations de cuivre et de zinc extractibles (Tessier *et al.*, 1979). La quantité de ces métaux extractibles par

une solution 1N de MgCl₂ correspond à la quantité de métal la moins fortement liée aux particules (Gambrell *et al.*, 1976) et peut être considérée comme représentative de la fraction disponible (F_a) de ces métaux pour les plantes. Le phosphore disponible dans les sédiments a été mesuré par la méthode Olsen (Olsen & Dean, 1965). Cette fraction constitue un indice de fertilité des sols très utilisé en agriculture (McKeague, 1977).

Résultats et discussion

SÉDIMENTS

Les sédiments se trouvant en contact avec les rhizomes de *Scirpus americanus* présentent en moyenne des concentrations totales en Cu, Zn, P et K de 13,4 µg/g, 74,0 µg/g, 1095 µg/g et 2229 µg/g à Beauport, alors qu'elles atteignent respectivement 36,5 µg/g, 147 µg/g, 1290 µg/g et 3800 µg/g au Cap-Tourmente (tableau I). Les sédiments provenant du marais intertidal de Cap-Tourmente présentent donc des concentrations de Cu, Zn, K et P beaucoup plus importantes par rapport aux sédiments de Beauport. Sérodés (1975) et d'Anglejan (1981) mentionnent la présence d'une déposition préférentielle des particules organiques et des polluants associés dans les régions côtières de la zone de mélange de l'estuaire du Saint-Laurent tels que Cap-Tourmente, Montmagny et l'île-aux-Grues. Aucune évolution dans le temps n'a été observée dans les concentrations des quatre éléments-cibles dans les sédiments.

Les sédiments provenant du marais salé de Kamouraska, en contact avec les rhizomes de *Spartina alterniflora* présentent des concentrations totales moyennes de 17,5 µg/g de Cu, de 54,4 µg/g de Zn et de 915 µg/g de P. Ces sédiments ont des concentrations totales inférieures à celles observées dans les deux marais à scirpe, à l'exception du Cu où les concentrations totales sont du même ordre que celles de la station de Beauport.

La fraction disponible (F_a) de Cu, Zn et P présente une très faible proportion de la quantité totale de ces éléments présents dans les sédiments et cette proportion ne présente pas de relation avec la teneur totale. Le pourcentage de cette fraction est variable selon le type d'élément et selon l'endroit. Ainsi les pourcentages de cuivre et de zinc disponibles par rapport aux concentrations totales sont plus élevés à Beauport alors que la plus forte proportion de phosphore assimilable dans les sédiments se rencontre au Cap-Tourmente. Les sédiments de Beauport ont un rapport cuivre assimilable/cuivre total trois fois

TABLEAU I
Caractéristiques chimiques des sédiments
($\mu\text{g/g}$ poids sec \pm E.T.)

Stations		Cu	Zn	P	K
Beauport (N = 7)	Total	13,4 \pm 4,3	74,0 \pm 9,9	1095 \pm 68,8	2230 \pm 450
	F _a	0,30 \pm 0,06	0,60 \pm 0,06	9,8 \pm 2,6	—
	F _a /Total	0,022	0,008	0,009	—
Cap-Tourmente (N = 6)	Total	36,5 \pm 1,4	147 \pm 12,3	1295 \pm 28,6	5600 \pm 361
	F _a	0,30 \pm 0,09	0,87 \pm 0,13	34,0 \pm 3,3	—
	F _a /Total	0,008	0,006	0,026	—
Kamouraska (N = 8)	Total	17,5 \pm 3,5	54,4 \pm 10,0	914 \pm 98	—
	F _a	0,16 \pm 0,04	0,21 \pm 0,11	18,9 \pm 6,6	—
	F _a /Total	0,009	0,004	0,021	—

plus élevé que les sédiments de Cap-Tourmente. Le rapport phosphore assimilable/phosphore total dans les sédiments est par contre trois fois plus élevé à Cap-Tourmente qu'à Beauport. Les sédiments de Kamouraska présentent des rapports assez semblables à ceux de Cap-Tourmente même si les sédiments y ont une apparence très différente (Sérodès & Dubé, 1983).

VÉGÉTATION

L'analyse chimique des tissus de *Scirpus americanus* prélevés pendant un court laps de temps montre des variations dans les concen-

trations de Cu, Zn, P et K dans les différentes parties de cette plante et entre les deux stations expérimentales (tableau II). Les concentrations de cuivre et de zinc sont plus importantes dans les rhizomes, puis dans les tiges souterraines et moins importantes dans les tiges aériennes et cela pour les deux stations expérimentales. Des observations similaires ont été faites par Ragsdale & Thorhaug (1980) sur la côte est des États-Unis, pour l'espèce *Spartina alterniflora*. Les concentrations de cuivre et de zinc dans les différentes parties de la plante sont toujours plus importantes à Beauport qu'à Cap-Tourmente.

TABLEAU II
Caractéristiques chimiques de différentes parties de *Scirpus americanus* ($\mu\text{g/g}$ poids sec)
durant le pic de croissance

Stations	Date	Cu			Zn			P			K		
		A*	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Beauport	08-08	5,4	6,4	8,4	22,5	29,0	37,5	2 281	3 140	2 880	23 000	32 300	8 700
	10-08	4,5	3,9	7,1	17,4	20,0	35,0	2 073	2 480	2 224	21 100	20 100	4 900
	12-08	5,5	5,1	9,1	17,6	21,0	33,0	2 170	2 860	2 066	24 900	23 300	6 800
	16-08	4,5	4,7	7,0	17,1	23,0	35,0	2 004	2 590	2 396	19 900	21 100	6 800
	18-08	4,9	5,1	6,3	16,3	23,0	30,0	2 045	2 706	2 280	23 500	25 900	8 000
	20-08	4,1	5,0	7,7	17,1	22,0	29,0	1 938	2 550	2 626	19 700	22 100	7 000
	\bar{X}	4,8	5,0	7,6	18,0	23,0	33,3	2 085	2 721	2 412	22 016	24 133	7 033
	E.T. \pm	0,6	0,8	1,0	2,2	3,2	3,3	123	245	296	2 106	4 475	1 294
Cap-Tourmente	09-08	4,0	3,9	8,8	15,5	19,0	28,0	2 922	2 860	3 030	19 700	21 800	7 300
	11-08	3,6	3,4	7,1	13,5	16,0	23,0	2 207	2 610	2 690	17 800	21 300	6 600
	13-08	5,4	7,8	6,8	15,6	19,0	30,0	2 490	2 676	2 830	21 900	25 900	9 500
	17-08	3,1	4,0	5,4	14,6	16,0	21,0	2 682	2 770	3 480	23 100	22 800	9 900
	19-08	3,8	5,1	5,9	13,6	20,0	22,0	2 467	2 810	2 720	23 500	25 200	13 600
	21-08	3,4	4,4	6,9	13,6	21,0	23,0	2 624	2 550	3 400	22 800	20 100	14 000
	\bar{X}	3,9	4,8	6,8	14,4	18,5	24,5	2 565	2 713	3 025	21 467	22 850	10 150
	E.T. \pm	0,8	1,6	1,2	1,0	2,1	3,6	240	121	344	2 251	2 276	3 096

* A: tige aérienne; B: tige souterraine; C: rhizome

Le phosphore et le potassium ne suivent pas les mêmes tendances que le cuivre et le zinc. Le phosphore se distribue dans la plante de façon différente entre les deux stations expérimentales. À Beauport, les concentrations de phosphore sont plus élevées dans les tiges souterraines, puis dans les rhizomes et moins importantes dans les tiges aériennes. Au Cap-Tourmente, les concentrations de phosphore sont plus élevées dans les rhizomes, puis les tiges souterraines et moins importantes dans les tiges aériennes. Le potassium se retrouve à des concentrations importantes dans les tiges souterraines, puis dans les tiges aériennes et à des concentrations beaucoup moindres dans les rhizomes. Il faut noter que le phosphore et le potassium atteignent des concentrations de l'ordre de 2000 µg/g et de 22 000 µg/g dans les tiges aériennes alors que le cuivre et le zinc ne sont qu'à des teneurs de l'ordre de 5 µg/g et de 20 µg/g dans les tiges aériennes.

Woodwell & Whitney (1977) ont montré que la végétation des marais intertidaux joue un rôle important dans l'assimilation des éléments nutritifs et des métaux lourds dans les zones polluées par les rejets d'égouts. Bien que les tiges aériennes présentent des concentrations inférieures aux

autres parties de la plante, la tendance observée entre deux stations expérimentales pour les quatre éléments-cibles dans *Scirpus americanus* suit la même tendance observée dans les rapports entre la fraction assimilable et la concentration totale de ces éléments dans les sédiments.

L'analyse chimique des échantillons de la partie aérienne de *Scirpus americanus* et de *Spartina alterniflora* prélevés à différents moments pendant la saison estivale montre une baisse des concentrations de cuivre, de zinc, de phosphore et de potassium au cours de la saison de croissance pendant que la biomasse aérienne s'accroît puis décline (tableau III). Ce phénomène a été mentionné par Gleason *et al.* (1979) pour les métaux lourds et par Reimold (1972) puis Woodwell & Whitney (1977) pour le cas du phosphore dans des marais à spartine de la côte est des États-Unis. Cette baisse des éléments de base dans les tiges aériennes reflète la dilution graduelle de ces éléments dans les tissus en croissance (William & Murdoch, 1969). Les concentrations de Cu, Zn et K dans les rhizomes des deux espèces-cibles au même moment ne montraient pas cette baisse caractéristique alors que la concentration de phosphore dans les rhizomes de *Scirpus*

TABLEAU III

Variations temporelles de la biomasse et des concentrations de Cu, Zn, P et K dans *Scirpus americanus* et *Spartina alterniflora* (µg/g)

Stations	Date	Biomasse aérienne (poids sec) g/m ²	Cu		Zn		P		K	
	1982		Tige	Rhizome	Tige	Rhizome	Tige	Rhizome	Tige	Rhizome
Beauport	30-05	13,6	18,0	13,4	54,1	32,6	4 000	2 580	28 925	9 190
	06-06	43,2	13,9	15,6	45,0	43,1	2 980	2 580	30 573	4 585
	24-06	133,6	8,2	13,8	37,5	37,9	3 240	2 900	21 985	3 443
	18-07	249,2	7,0	13,7	36,3	43,8	2 240	2 600	17 904	4 296
	08-08	245,6	6,8	14,9	29,2	36,2	1 860	1 860	16 069	3 717
	05-09	206,8	4,6	12,7	24,1	35,6	1 300	1 800	12 196	4 715
	13-10	53,6	5,0	12,5	22,4	35,0	880	1 780	15 168	6 226
Cap-Tourmente	01-06	1,5	—	12,8	—	16,5	—	4 760	—	9 755
	26-06	16,4	11,8	12,4	40,2	19,5	3 240	3 640	22 375	6 189
	21-07	80,0	3,6	18,4	18,0	33,0	2 100	2 800	25 460	3 670
	08-08	208,4	4,6	19,5	19,4	29,7	2 320	2 060	16 458	5 564
	08-09	178,0	3,1	—	14,5	—	1 980	1 680	19 100	—
	02-10	131,2	5,2	14,0	10,2	25,1	1 220	1 780	12 237	6 017
Kamouraska	09-06	49,2	11,8	16,1	17,6	36,6	3 420	660	15 723	26 342
	18-06	57,2	8,0	12,2	13,7	40,9	3 200	1 340	14 693	13 642
	12-07	185,0	6,7	10,4	12,3	36,3	2 980	700	15 132	4 449
	15-07	260,0	6,0	11,3	9,8	39,6	2 400	540	12 697	6 852
	11-08	355,0	7,6	—	13,6	—	1 540	740	7 401	—
	21-08	444,0	5,9	20,7	8,3	27,6	1 540	400	7 592	2 297
	04-09	293,0	5,0	9,5	7,8	27,4	1 140	440	8 290	3 421
20-09	255,0	6,0	12,0	9,2	32,0	1 180	780	7 724	6 724	

americanus présentaient aussi cette baisse des concentrations au cours de la saison de croissance de la végétation.

MASSES MINÉRALES

La masse minérale d'un élément dans la végétation représente le produit de la concentration de l'élément par le poids total de la partie aérienne par unité de surface, c'est-à-dire la quantité de l'élément incorporée dans cette partie de la plante par mètre carré.

Les masses minérales de cuivre, zinc, phosphore et potassium montrent une progression similaire à celle de la biomasse. Le pic survient au mois d'août pour ensuite décliner (tableau IV). En transformant les masses minérales en pourcentage basé sur la valeur maximale atteinte, on obtient un indice du taux d'absorption pour les différents éléments. L'assimilation du cuivre, du zinc, du phosphore et du potassium par *Scirpus americanus* et *Spartina alterniflora* se fait plus rapidement que l'accroissement de sa biomasse durant la période de croissance. D'un autre côté, la perte de ces éléments survient plus rapidement que la perte de la biomasse durant la période de dégénérescence.

Cette disparité entre l'accroissement saisonnier en éléments chimiques et l'accroissement saisonnier de la biomasse montre que l'absorption de ces éléments par *Scirpus americanus* et *Spartina alterniflora* n'est pas simplement une conséquence de la croissance des tissus. Des tendances similaires ont été mentionnées par Gleason *et al.* (1979) pour *S. alterniflora* dans les marais salés de la baie de Chesapeake et pour plusieurs autres plantes d'eau douce (Boyd, 1969; Boyd & Vickers, 1971). L'accumulation des éléments nutritifs dans la végétation au début de la saison de croissance peut représenter une assimilation accrue des éléments nutritifs durant la phase de synthèse rapide des protéines (Loehwing, 1951). Squiers & Good (1974) mentionnent que 70% des protéines produites annuellement par *S. alterniflora* sont déjà présentes quand seulement 30% de la croissance est complétée, et que la proportion des protéines diminue durant l'été par rapport aux quantités de fibres végétales. L'assimilation accélérée du phosphore et du potassium du début de la saison de croissance peut être influencé par le métabolisme de la plante durant son développement. Les plantes peuvent absorber et accumuler les éléments-clés au début de la saison pour ensuite les utiliser quand les

TABLEAU IV

Masses minérales de Cu, Zn, P et K dans les tiges aériennes de *Scirpus americanus* et de *Spartina alterniflora*

Stations	Date	Biomasse (poids sec)		Cu		Zn		P		K	
	1982	g/m ²	%	g/m ²	%	g/m ²	%	g/m ²	%	g/m ²	%
Beauport (<i>Scirpus americanus</i>)	30-05	13,6	5	0,2	14	0,7	8	54,4	10	393,4	9
	06-06	43,2	17	0,6	34	1,9	21	128,7	23	1 321	30
	24-06	133,6	54	1,1	63	5,0	55	432,9	78	2 937	66
	18-07	249,2	100	1,7	100	9,1	100	558,2	100	4 462	100
	08-08	245,6	99	1,7	96	7,2	79	456,8	82	3 947	88
	05-09	206,8	83	1,0	55	5,0	55	268,8	48	2 522	57
	13-10	53,6	22	0,3	16	1,2	13	47,2	8	813,0	18
Cap-Tourmente (<i>Scirpus americanus</i>)	01-06	1,5	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	26-06	16,4	8	0,2	20	0,7	16	53,1	11	367,0	11
	21-07	80,0	38	0,3	30	1,4	36	168,0	35	2 037	59
	08-08	208,4	100	1,0	100	4,0	100	483,5	100	3 430	100
	08-09	178,0	85	0,6	57	2,6	64	352,4	73	3 400	99
Kamouraska (<i>Spartina alterniflora</i>)	02-10	131,2	63	0,7	71	1,3	33	160,1	33	1 606	47
	09-06	49,2	11	0,58	22	0,87	18	168,2	25	770	23
	18-06	57,2	13	0,45	17	0,78	16	183,0	27	340	25
	02-07	185,0	42	1,24	46	2,28	47	551,0	81	2 800	83
	15-07	260,0	59	1,56	58	2,55	53	624,0	91	3 300	98
	11-08	355,0	80	2,70	100	4,83	100	546,7	80	2 630	78
	21-08	444,0	100	2,62	97	3,69	76	683,8	100	3 370	100
	04-09	293,0	66	1,47	54	2,29	47	334,0	49	2 430	72
20-09	255,0	57	1,53	57	2,35	49	300,9	44	1 970	59	

conditions pour la croissance sont optimales. Ce procédé vise à diminuer la compétition avec les autres espèces durant la période maximale de croissance selon Boyd (1969).

La différence entre la perte de biomasse et la perte des éléments de base durant la période de dégénérescence montre la grande mobilité de ces éléments. Le phosphore est l'élément présentant la plus grande mobilité, car on observe lors de la période de dégénérescence, une perte accélérée dans la partie aérienne des deux espèces de plante.

RELATION SÉDIMENT-PLANTE

Il n'existe pas, à première vue, de relation entre les concentrations totales de métaux et d'éléments nutritifs dans les sédiments et les concentrations de ces éléments dans les tissus de *Scirpus americanus* et de *Spartina alterniflora*. On assume généralement que les plantes se fournissent en éléments de base à partir des fractions assimilables de ces éléments dans les sédiments (McRoy & Barsdate, 1970; McRoy *et al.*, 1972; Reimold, 1972).

Les fractions disponibles de phosphore dans les sédiments (tableau I) sont approximativement 30 à 110 fois celles du cuivre et 16 à 39 fois celles du zinc, alors que *Scirpus americanus* contient approximativement 390 à 665 fois plus de phosphore que de cuivre et 103 à 170 fois plus de phosphore que de zinc, et que *Spartina alterniflora* contient 200 à 445 fois plus de phosphore que de cuivre et 115 à 245 fois plus de phosphore que de zinc (tableaux II et III). Si les méthodes analytiques pour déterminer les fractions disponibles de P, Cu et Zn sont représentatives de l'assimilation par les plantes intertidales, alors celles-ci montrent une absorption sélective du phosphore par rapport au zinc et au cuivre. Il a été montré d'ailleurs (tableau IV), que durant la période de croissance active, *Scirpus americanus* et *Spartina alterniflora* assimilent les éléments essentiels (P et K) plus rapidement que les métaux lourds (Cu et Zn). Cela indique que la plante possède un mécanisme capable d'éviter l'absorption de toutes les quantités de métal avec lesquelles elle entre en contact et d'absorber de façon préférentielle les éléments nutritifs. Mais dans une zone polluée par les métaux lourds comme Beauport où le rapport fraction disponible/concentration totale est plus élevé, on note une augmentation des concentrations de Cu et de Zn dans la partie aérienne de la plante (tableau IV). À cette station, *Scirpus americanus* montre aussi une absorption préférentielle de phosphore, mais elle est moins accentuée en terme de pourcentage qu'à la station de Cap-Tourmente.

Les masses minérales de cuivre, de zinc et de phosphore associées à la végétation dans les marais intertidaux sont donc minimales comparées aux quantités totales de ces éléments dans les sédiments. L'assimilation des métaux-traces et leur exportation par la végétation dans les marais intertidaux en milieu nordique doivent être considérées comme une contribution mineure par rapport aux quantités totales de ces métaux qui passent à travers l'Estuaire. D'un autre côté, l'assimilation des éléments nutritifs peut être considérée comme plus importante. Bien des auteurs (Banus *et al.*, 1975; Bourg *et al.*, 1979) sont aussi d'avis que la végétation des marais intertidaux joue seulement un rôle secondaire dans l'assimilation et l'exportation des métaux lourds. Banus *et al.* (1975) considèrent toutefois que dans les marais intertidaux où il existe une source d'enrichissement en métaux lourds, la végétation est responsable d'une plus grande exportation de métaux lourds. Ainsi, Simpson *et al.* (1983) ont étudié une zone intertidale contaminée par un égout pluvial et concluent que la végétation participe de façon importante à la rétention de N, P, Cu, Pb et Ni qui entrent dans les marais durant la période de croissance. Sur une base annuelle, la végétation joue un rôle limité dans la rétention des métaux lourds, mais ce rôle est important durant la saison de croissance selon Simpson *et al.* (1982).

Conclusion

La capacité d'accumulation des métaux en trace à l'intérieur des marais intertidaux est principalement reliée aux sédiments et non aux plantes. En considérant les concentrations en Cu et en Zn et les poids respectifs des sédiments et de la végétation par unité de surface, la majorité du Cu et du Zn d'un marais intertidal se retrouve dans les sédiments. Les fractions disponibles de Cu et de Zn représentent de très faibles quantités par rapport aux concentrations totales mais elles suffisent largement à représenter les quantités de Cu et de Zn retrouvées dans les tissus de *Scirpus americanus* et de *Spartina alterniflora*. La présence d'une contamination par des rejets d'égouts municipaux dans le marais intertidal de Beauport se manifeste par une plus grande concentration de Cu et de Zn dans les tissus de la partie aérienne de *Scirpus americanus* et par une plus forte proportion de la fraction disponible de ces métaux dans les sédiments de ce marais.

L'assimilation et l'exportation de K et de P par la végétation est par contre plus importante que celles des métaux lourds. Les éléments nutritifs ont montré une plus grande mobilité et ils peuvent être recyclés plus rapidement dans la chaîne alimentaire.

Remerciements

Cette recherche a été appuyée financièrement par la direction des Eaux intérieures, région du Québec, Environnement Canada et par le Conseil des recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. Nous tenons aussi à remercier MM. Barbeau et Côté du Département de chimie de l'Université Laval.

Références

- BANUS, M. D., I. VALIELA & J. M. TEAL, 1975. Lead, zinc and cadmium budgets in experimentally enriched salt marsh ecosystems. — *Estuar. coastal mar. Sci.*, 3: 421-430.
- BOURG, A. C. M., I. VALIELA & J. M. TEAL, 1979. Heavy metal budgets in salt marsh ecosystems. — Pages 365-368 in International Conference on Management and Control of Heavy Metals in Environment, London, 514 p.
- BOYD, C. E., 1969. Production, mineral nutrient absorption and biochemical assimilation by *Justicia americana* and *Alternanthera philoxeroides*. — *Arch. Hydrobiol.*, 66: 139-160.
- BOYD, C. E. & D. H. VICKERS, 1971. Relationships between production, nutrient accumulation and chlorophyll synthesis in an *Eleocharis quadrangulata* population. — *Can. J. Bot.*, 49: 833-888.
- CARBONNEAU, M. & J.-L. TREMBLAY, 1972. Étude du rôle de *Scirpus americanus* dans la dépollution des eaux contaminées par les métaux lourds. — *Naturaliste can.*, 99: 523-532.
- D'ANGLEJAN, B., 1981. On the advection of turbidity in the St. Lawrence middle estuary. — *Estuaries*, 4-1: 2-15.
- DIONNE, J.-C., 1981. L'action des glaces sur les littoraux. — Comptes rendus, 6^e Conférence P.O.A.C., 3: 955-973.
- GALLAGHER, J. L., R. J. REIMOLD, R. A. LINTHURST & W. J. PFEIFFER, 1980. Serial production, mortality and mineral accumulation export dynamic in *Spartina alterniflora* and *Juncus roemerianus* plant stands in a Georgia salt marsh. — *Ecology*, 61: 303-312.
- GAMBRELL, R. P., R. A. KHALID & W. H. PATRICK, 1976. Physico-chemical parameters that regulate mobilization and immobilization of toxic heavy metals. — Pages 418-434 in P. A. Krenkel, J. Harrison & J. C. Burdick (eds.). Proceedings of the specialty conference on dredging and its environmental effects. American Society of Civil Engineers, New York, N.Y., 418 p.
- GAUTHIER, J., D. LEHOUX & J. ROSA, 1980. Les marécages intertidaux dans l'estuaire du Saint-Laurent. — Environnement Canada, Service canadien de la faune, 91 p.
- GLEASON, M. L., J. E. DRIFMEYER & J. C. ZIEMAN, 1979. Seasonal and environmental variation in Mn, Fe, Cu and Zn content of *Spartina alterniflora*. — *Aquat. Botany*, 7: 385-392.
- GODIN, G., 1979. La marée dans le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 106: 105-121.
- HATCHER, A. I., 1977. Aspects of carbon and nitrogen cycling in a *Spartina* dominated salt marsh on the Northumberland Strait Nova Scotia and the effects of impoundment. — M.Sc. thesis, Dalhousie Univ., Nova Scotia, 90 p.
- LOEHWING, W. F., 1951. Mineral nutrition in relation to ontogeny of plants. — Pages 343-358 in R. Tuong (ed.). Mineral nutrition of plants. Univ. of Wisconsin Press, Madison, 469 p.
- MALO, D. & D. GOUIN, 1977. Incidences des rejets industriels et municipaux. — Tomes 1 et 2. — Comité d'étude sur le fleuve Saint-Laurent, Service de protection de l'Environnement, rapport technique n° 12, 466 p.
- McKEAGUE, J. A., 1977. Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols. — Comité canadien de pédologie, Soil Research Institute, Agriculture Canada, 223 p.
- McROY, C. P. & R. J. BARSDATE, 1970. Phosphate absorption in eelgrass. — *Limnol. Oceanogr.*, 15: 6-13.
- McROY, C. P., R. J. BARSDATE & M. NEBERT, 1972. Phosphorus cycling in an eelgrass (*Zostera marina* L.) ecosystem. — *Limnol. Oceanogr.*, 17: 58-67.
- NIXON, S. W., 1980. Between coastal marshes and coastal waters — a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in the estuarine productivity and water chemistry. — Pages 437-525 in P. Hamilton & K. B. Macdonald (eds.). Estuarine and Wetland Processes with emphasis on modelling, 653 p.
- ODUM, E. P., 1976. Ecology. 2nd ed. — Holt, Reinhart & Winston, New York, 254 p.
- OLSEN, S. R. & L. A. DEAN, 1965. Phosphorus. — Pages 1035-1049 in C. A. Black (ed.). Method of soils analysis. Agronomy, no. 9, part 2, Am. Soc. Agron., Madison, Wisconsin, 1285 p.
- RAGSDALE, H. L. & A. THORHAUG, 1980. Trace metal cycling in the U.S. coastal zone: a synthesis. — *Am. J. Bot.*, 67: 1102-1112.
- REIMOLD, R. J., 1972. The movement of phosphorus through the salt marsh cordgrass *Spartina alterniflora* Loisel. — *Limnol. Oceanogr.*, 17: 606-611.
- RICE, D. L. & K. R. TENORE, 1981. Dynamics of carbon and nitrogen during the decomposition of detritus derived from estuarine macrophytes. — *Estuar. coastal mar. Sci.*, 13: 681-690.
- SÉRODES, J.-B., 1975. Étude de la qualité des sédiments et suspensions du fleuve Saint-Laurent entre Québec et Trois-Pistoles. — Univ. Laval, Centre de recherches sur l'eau, rapport CRE-75/4, 154 p.
- SÉRODES, J.-B. & M. DUBÉ, 1983. Dynamique sédimentaire d'un estran à spartines (Kamouraska, Québec). — *Naturaliste can.*, 110: 11-26.
- SÉRODES, J.-B. & J.-P. TROUDE, 1984. Sedimentation cycle of a freshwater tidal flat in the St. Lawrence estuary. — *Estuaries*, 7-2: 117-125.
- SÉRODES, J.-B., J. DESCHÊNES & J.-P. TROUDE, 1985. Temps de submersion des marais à scirpe (*Scirpus americanus*) de l'estuaire du Saint-Laurent. — *Naturaliste can.*, 112: 119-129.
- SIMPSON, R. L., R. E. GOOD, R. WALKER & B. R. GRASCO, 1983. The role of a Delaware river fresh-

- water tidal wetland in the retention of nutrients and heavy metals. — J. Environ. Qual., 12: 41-48.
- SIMPSON, R. L., R. E. GOOD, B. J. DUBINSKI & J. J. PASQUALE, 1982. Heavy metal retention in a Delaware river freshwater tidal wetland. — New Jersey Acad. Sci. Bull., 27: 37.
- SQUIERS, E. R. & R. E. GOOD, 1974. Seasonal changes in the productivity, caloric content and chemical composition of a population of salt marsh cordgrass (*Spartina alterniflora*). — Chesapeake Sci., 15: 63-71.
- TESSIER, A., P.G.C. CAMPBELL & M. BISSON, 1979. Sequential extraction procedure for the speciation of particulate trace metal. — Analyt. Chem., 51: 844-851.
- TURNER, R. E., 1976. Geographic variations in salt marsh macrophytes production: a review. — Contr. mar. Sci., 20: 47-68.
- WILLIAM, R. B. & M. B. MURDOCH, 1969. The potential importance of *Spartina alterniflora* in conveying zinc, manganese and iron into estuarine food chain. — Pages 431-439 in D. J. Nelson & F. C. Evans (eds.). Proc. 2nd natl. Symp. Radioecol., U.S. Atomic Energy Commission, 612 p.
- WOODWELL, G. M. & D. E. WHITNEY, 1977. The flux pond ecosystem study: exchanges of phosphorus between a salt marsh and the coastal waters of Long Island Sound. — Mar. Biol., 41: 1-6.

A COMPARISON OF ALGAL PERIPHYTON COMMUNITIES DEVELOPED ON ARTIFICIAL SUBSTRATA IN TWO DISSIMILAR CONTAINMENT SYSTEMS

W.P. LUCEY

*Department of Biology, University of Victoria
Victoria (British Columbia) V8W 2Y2*

J. DENISEGER

*Waste Management Branch, Ministry of Environment
Provincial Government of British Columbia*

and

A. AUSTIN

*Department of Biology, University of Victoria
Victoria (British Columbia) V8W 2Y2*

Résumé

En vue de réévaluer la communauté de périphton d'un grand lac oligotrophe, sujet à une contamination par les métaux lourds (Cd, Cu, Pb et Zn), deux systèmes différents de substrats artificiels submergés ont été installés simultanément dans deux stations littorales. L'étude faite avant la contamination (1967) et utilisant une augette ouverte de faible profondeur a été reprise. D'autre part, les surfaces colonisées de biofilms contenues dans de nouveaux échantillonneurs fermants (cylindres 2,0 L transparents en acrylique) étaient prélevées en deux étapes. Dans un premier temps, leur déclenchement à la surface enferme instantanément *in situ* les substrats artificiels et un volume d'eau ambiante sans créer de mouvement d'eau décelable. Mais on n'a pas encore résolu les problèmes posés en tirant ensuite les échantillonneurs fermés hors de l'eau, soit en évitant, en réduisant ou en quantifiant les pertes. Cet instrument permet un certain suivi quant aux perturbations causées aux communautés colonisatrices par les conditions du milieu ou les techniques utilisées. L'analyse comparative des deux échantillonneurs ne démontre aucune différence significative dans la composition en espèces, la diversité, le nombre d'espèces ou la densité de cellules.

Abstract

During re-evaluation of the algal periphyton community of a large oligotrophic lake, subject to prolonged heavy metal (Cd, Cu, Pb and Zn) contamination, two dissimilar artificial substratum containment systems were deployed simultaneously at two littoral stations. Pre-impact field techniques (1967), employing a benthic shallow open tray structure were duplicated and compared with an *in situ* sealable sampler consisting of a 2.0 L transparent acrylic cylinder deployed pelagically. Retrieval of biofilm colonized artificial surfaces contained in the latter seeks to effect some degree of control over environment and methodology induced disruptions of the community on the contained substrata. Generally the two month old periphyton communities which developed within both containment systems exhibited considerably similar species composition, species diversity, species number and cell density. The new design can be rapidly deployed to assess the relative environmental impact on algal periphyton, at any depth in the pelagic and littoral zones, especially where benthic or surface sampling may be inappropriate.

Introduction

Several standardized laboratory procedures exist for preparation and processing of algal per-

iphyton (as defined by Cooke, 1956 and hereafter referred to as periphyton or biofilm) employed in qualitative and quantitative water quality assessment (Vollenweider, 1969; Greenson *et al.*,

1977; Wetzel, 1983). Unfortunately, methodologies for procuring or sampling these biofilms from the field is less well developed and lacks standardization. The growing recognition of the value of periphyton communities in comparing relative pollutional effects (Hammons, 1981; Cairns, 1982; Wetzel, 1983) has resulted in several reports describing alternative methods for sampling and collecting periphyton from the field (Gale, 1975; Lowe & Gale, 1980; Hamala *et al.*, 1981). Nevertheless, little or no attempt at a synthesis exists in recent collected papers (Weitzel, 1979; Wetzel, 1983) which otherwise contribute significantly to authentication of the use of communities developed on artificial substrata (Cairns, 1982) in assessing water quality.

Employing replicated side-by-side experiments, Weitzel *et al.*, (1979) observed that periphyton productivity could be as significantly affected by field site location and sampler design as by ambient water quality. Similarly, other workers have sought to identify factors limiting or modifying the usefulness of biofilm development including artificial substrata composition (Tippett, 1970; Gale *et al.*, 1979; Blinn *et al.*, 1980), loss and removal of organisms from substrata (Gale, 1975; Gough & Woelkerling, 1976), comparisons of methodologies (Bott *et al.*, 1978) and of attached biofilm community structure on artificial and natural substrata (Gale *et al.*, 1979; Fontaine & Nigh, 1983). However, few studies relating periphyton community development to variability in sampler design and to ambient water quality have been reported (Weitzel *et al.*, 1979).

During the late 1960's, prior to benthic disposal of heavy metal mine tailings (Cd, Cu, Zn and Pb), an investigation was undertaken to accumulate baseline data on algal periphyton in a relatively undisturbed, oligotrophic lake (Buttle Lake, southwestern British Columbia). A subsequent study in the early 1980's sought to evaluate changes in the periphyton community following a fourteen year exposure to tailings effluent (Austin, 1983). During this study a number of alternative field methods (Austin *et al.*, 1981) were compared with conventional techniques (Sladeckova, 1962; Wetzel, 1964) still commonly employed (Hammons, 1981; Wetzel, 1983). Although samplers designed to permit quantitative sampling of periphyton on a variety of substrata have been reported, their use is typically restricted to one of two categories: (1) surface or near-surface, floating samplers, typically a modification of Patrick's Catherwood diatometer (Patrick *et al.*, 1954; Weber, 1970; Austin *et al.*, 1981) or (2) benthic samplers (Brown & Austin, 1971; Ertl, 1971; Lowe & Gale, 1980; Hamala *et al.*, 1981).

The present paper reports initial attempts, within a conceptual framework (Austin *et al.*, 1981), to design a system for containment of periphyton, developed upon artificial substrata, which can be deployed in a wide range of appropriate habitats and lead to some control over such environmental variables as grazing and losses on retrieval (Rosemarin & Gelin, 1978; Sand-Jensen, 1983). The latter may be important since recent evidence (Lang & Austin, 1984) indicates surface or near-surface depths may be sub-optimal in assessing periphyton biofilm community structure, standing crop, biomass or species vertical distribution within a water body. At this juncture the study compares contained periphyton communities developed within the subsurface closing sampler with those of a more conventional open tray benthic design.

Methods

A complete site description and history of the sampling locations (Buttle Lake) can be found in Austin (1983).

Of the two littoral sites sampled (Fig. 1), one (station 2) was located within the south basin proximal to (500 metres from) the source of tailings discharge whilst the distal (station 5) was located at the north end of the lake, 25 km distant. Although five sampling sites on Buttle Lake are under active investigation, the above distinctly separate sites were selected to compare the development of algal periphyton within the two sampling container designs. Of several sampling (substrata containment) designs under consideration two are reported here, one conventional open tray type, used in the 1960's and early 1980's, and a new *in situ* 'closing' type under development.

The former open slotted framework tray, containing the artificial substrata (borosilicate microscope slides — 2.5 × 7.5 cm), was covered with a hinged, open mesh (3.0 cm) screen lid, which, together with the grid floor, provided reasonable freedom of water movement and penetration of light. Recovery, utilizing a small boat, involved hooking a buoyant bridle with a telescoping hook and lifting the sample substrata container onto the deck were randomly selected, coded slides were removed and replaced; the 'serviced' tray was then returned to its original position and depth. A complete description of this exposure frame is contained in Brown & Austin (1971).

The newly designed 'closing' containment system consists of a clear acrylic container (10.0 cm diameter) comprising two concentrically nesting, snugly fitting, fenestrated cylinders sealed at opposite ends (Fig. 2). In the open position, the fenestrations are aligned, permitting continuity

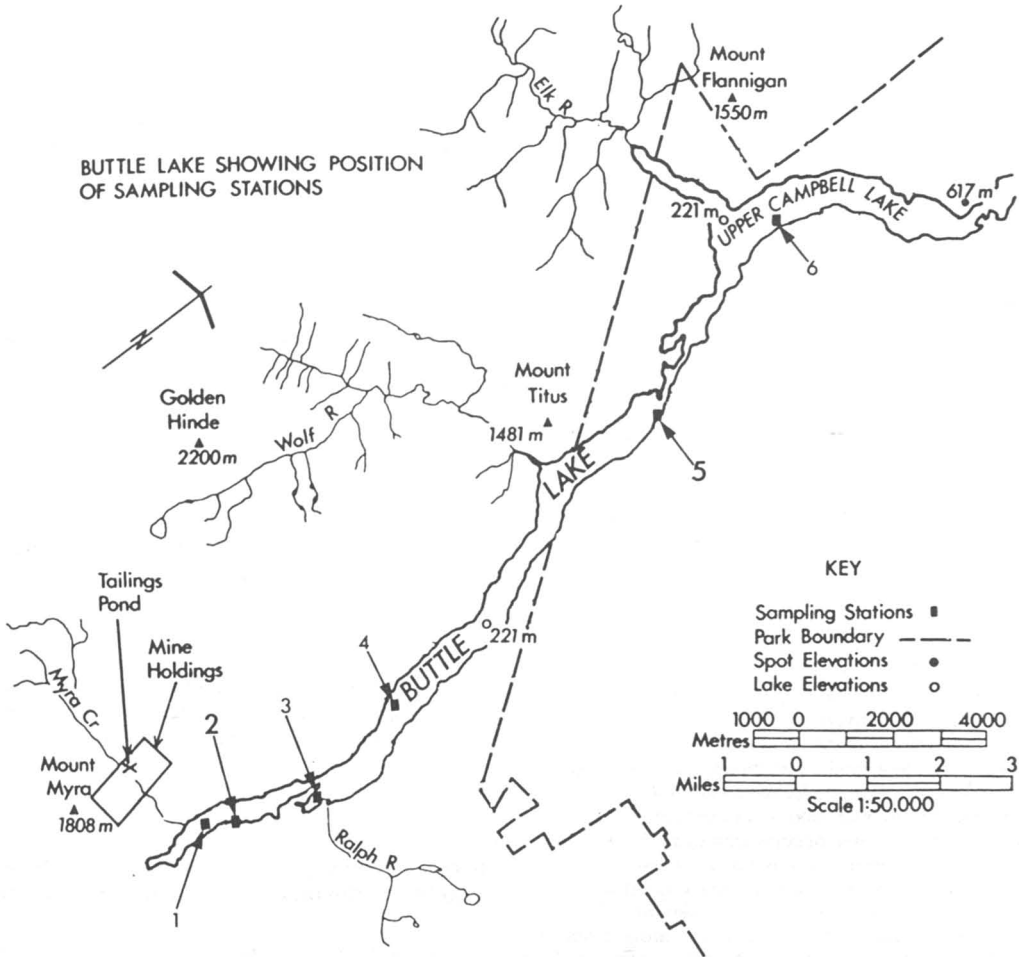


Figure 1. Map of Buttle Lake showing position of sampling stations and some features of the surrounding watershed.

with the ambient water body (Fig. 2A). A minimum of twelve glass slide sampling substrata, maintained vertically, were housed within the container. Closure is effected by removing a cotter pin (Fig. 2B), to which a line and subsurface float are attached, whereby a simple elastic mechanism (Fig. 2C) instantly rotates the cylinders from an open to a closed position; for retrieval the container is closed and brought to the surface. Subsurface mooring from bottom anchors was necessary to minimize vandalism in a recreational lake. Removal of the upper lid permits the slides, with their attached community and, if necessary, the contained water, to be removed with minimal disturbance. All cylinder and tray containers were completely cleaned prior to deployment in the field.

Since water movement is known to affect algal periphyton development it was necessary to

compare differences between the two sample substrata containers. To obtain a measure of water movement through and within both containment systems, a modification of Doty's (1971) 'clod card' methodology was employed. This technique uses the rate at which calcium sulfate blocks dissolve (positively correlated to water flow across the blocks). Clod cards were placed within replicate samplers to provide a measure of water exchange over the contained substrata; water flow through the samplers was measured in a large tank and a lake.

The containment systems studied in Buttle Lake were deployed in parallel at a depth of 2 m. To provide a sufficiently large number of substrata from which to subsample, three closing type (12 slides per device) and one open tray type (60-70 slides) container were deployed per station. A detailed rationale for the use of single, open tray

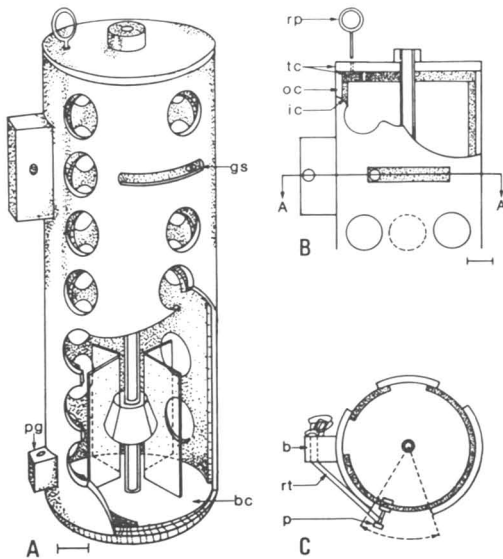


Figure 2. Constructional details of a closing container for periphyton sampling on artificial substrata. Scale bars equal to 2.0 cm. A) Three dimensional sketch with cut-away section to show inner cylinder infrastructure: cut-away shows position of fenestrations in both cylinders in open position and the removable bottom cover (bc) held in place by a rubber strap tensioned from peg (pg) to a similar peg on opposite side of outer cylinder. Note bottom cover is counter-sunk, or lipped, to fit rims of both inner and outer cylinders; one tier of sample substrata (microscope slides) is shown in position. B) Side view of top $\frac{1}{3}$ of container with cut-away showing hollow central shaft (cs) which is cemented to the outer top cover (tc); the inner cylinder (ic) which rotates within outer cylinder (oc) and around hollow central shaft, is shown in section; in the open position the locking ring-pin (rp) passes through lids of both cylinders; pin is shown removed (triggered) and cylinders have rotated to closed position. C) Cross section of substrata container at plane AA (see B) passing through buttress attachment (b) of elastic rutter tube (rt) and attachment of latter to post (p) bolted to inner cylinder and moving through guide slot (gs — see A) through a limit of travel of 45° .

substrata containers in lentic habitats, together with a statistical assessment of the procedure, can be found in Brown & Austin (1971). Based upon earlier investigations of periphyton community development in Buttle Lake (Austin, 1983), two month old biofilms were used to compare variability of algal community structure developed within the two containment designs.

Upon retrieval, all slides from both containment systems were individually transferred to small squat jars containing 230 mL of a buffered (disodium tetraborate) 5% formalin-distilled- H_2O solution. Periphyton growth was scraped from all

surfaces of the slides into the jars and homogenous aliquots were withdrawn by pipette. Subsamples were settled in Utermohl (Zeiss) sedimentation chambers using Lugol's solution. Using 20 random microscope fields (Sandgren & Robinson, 1984), in which a minimum of 500 cells per sample were counted, algal cells were enumerated with a Zeiss inverted microscope; counts were converted to numbers per square millimetre. A minimum numbers plot (Venrick, 1978) indicated that additional fields did not yield significant differences in species number or organisms per mL. Whenever possible, all organisms encountered were identified to species. Those which resisted accurate taxonomic identification were given appropriate codes, sketched, described and photographed. Additionally, Hyrax mounts were produced to facilitate diatom identification. Identifications followed Cleve-Euler (1968), Prescott (1962), Smith (1959), Patrick & Reimer (1966, 1975), Hustedt (1930), Bourelly (1966, 1968, 1970), Boyer (1927), and Starmach (1966).

Data analysis

The Shannon-Weaver diversity index (H') was used to estimate the species diversity of the periphyton assemblages (Shannon, 1948):

$$H' = - \sum_{i=1}^k P_i \log P_i$$

where k is the number of categories and P_i is the proportion of the observations found in category i .

The evenness quantity (J) (Pielou, 1966), or relative diversity, was calculated:

$$J = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

where $H'_{\max} = \log k$.

Similarity index (SIMI) (Stander, 1970) and degree of dissimilarity (DI) (Levandowsky, 1972) were used to estimate the similarities between periphyton assemblages. SIMI values approach a maximum value of one when the relative abundance of the taxa in the assemblages approach equality and, when the assemblages share no common taxa, a value of zero results:

$$SIMI = \frac{\sum_{i=1}^S P_{ij} \log P_{in}}{\sum_{i=1}^S P_{ij}^{2^{-1}} \sum_{i=1}^S P_{in}^{2^{-1}}}$$

where P_{ij} and P_{in} are the mean relative abundances (expressed as a proportion) for the i^{th} species in

the j^{th} and n^{th} communities, and S is equal to the number of species.

Dissimilarity index (DI) has a maximum value of one when assemblages are identical (Czarnecki, 1979). This estimate is expressed as

$$DI(1,2) = \frac{S}{1 - \sum_{i=1}^S (\min x_{1,i}, x_{2,i})} \bigg/ \frac{S}{\sum_{i=1}^S (\max x_{1,i}, x_{2,i})}$$

where x_{1i} and x_{2i} are values based on the relative abundance of the i^{th} taxon in assemblages 1 and 2, respectively, and S is the total number of taxa in the sample.

Results and discussion

Prior to the 1967 discharge of tailings containing heavy metals into Buttle Lake (Clark & Morrison, 1982; Clark, 1980) algal periphyton assemblage composition and density (Austin, 1983) were not significantly different at sites sampled. These communities were dominated by species indicative of well oxygenated, clean oligotrophic waters. Since the mines inception community composition has been significantly altered with shifts in dominant associations and the loss of both previously abundant and rare forms known to be intolerant of heavy metal stress. Other more tolerant forms, previously rare, have increased in abundance (Austin, 1983). Similar quantitative and qualitative alterations in community composition were observed by Say & Whitton (1980) during an as-

essment of flora in a stream showing a zinc gradient. In a recent review, Rai *et al.* (1981) cite a number of studies correlating reductions in species number and diversity with a variety of metal-stressed environments.

In the present study a total of seventy algal periphyton species were encountered in eight week old communities developed on the artificial substrata in open tray and closing containers deployed in parallel at the two sampling stations. Of these, at station 2, 38 taxa were common to both samplers, while 8 rare forms were restricted to the open tray and 15 to the new closing cylinder design (Table I). Of the 51 taxa enumerated at station 5, 33 were common to both designs, while 8 species were unique to the open tray sampler and 10 to the new closing design (Table II). The percentage (of total species) found at stations 2 and 5 were: open tray — 75 and 80%, and closing container — 80 and 84%, respectively.

Of the colonizing taxa observed in this study, the dominant species in all containers were the diatoms *Navicula cryptocephala* and *Synedra filiformis* which accounted for at least 55% and up to 77% of total cells counted. A minor dominant association of *Achnanthes microcephala*, *Achnanthes minutissima*, *Synedra acus*, and *Fragilaria vaucheriae* v. *capitellata* combined with these major dominants to comprise from 88% to 98% of total cells (Fig. 3). Those species comprising the minor diatom association were found in virtually identical percentage abundances in both containers. However, the percentage abundances of

TABLE I

Major species and average population (cell number/mm²) estimates of periphyton at station 2

Taxon	Jan. I*	Jan. II	April I	April IIA	April IIB	April IIC	Sept. I	Sept. IIA	Sept. IIB
BACILLARIOPHYTA									
<i>Achnanthes flexella</i>	0.10	—	0.47	0.07	0.13	—	0.32	0.26	0.20
<i>A. lanceolata</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.13	0.07
<i>A. linearis</i>	0.42	0.22	0.30	1.26	0.51	0.43	1.28	0.70	0.20
<i>A. microcephala</i>	27.96	2.69	91.33	6.23	7.42	5.59	15.36	7.75	7.75
<i>A. minutissima</i>	4.23	2.08	2.69	4.39	4.65	1.79	23.52	7.94	7.94
<i>Actinella</i> sp.	0.05	—	—	—	—	0.04	—	—	—
<i>Amphipleura pellucida</i>	0.05	—	—	—	—	0.02	—	0.07	—
<i>Amphora ovalis</i>	0.05	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asterionella formosa</i>	0.21	—	—	0.04	—	—	0.48	—	0.07
<i>Caloneis silicula</i>	0.10	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratoneis arcus</i>	0.21	—	—	0.02	0.37	0.24	0.32	0.07	—
<i>Cyclotella stelligera</i>	—	0.13	0.30	0.26	0.34	0.36	0.96	0.45	0.32
<i>Cymbella caespitosum</i>	0.05	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. cymbiformis</i> v. <i>cymbiformis</i>	0.58	0.67	1.07	0.17	0.26	0.47	1.60	0.77	0.77
<i>C. cymbiformis</i> v. <i>non punctata</i>	0.04	0.10	—	0.07	—	0.17	—	0.07	—
<i>C. inelegans</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.07	—
<i>C. sinuata</i>	0.16	0.10	—	—	—	0.02	—	—	—
<i>Diploneis finnica</i>	—	—	0.11	0.13	—	—	—	—	—

TABLE I (continued)

Major species and average population (cell number/mm²) estimates of periphyton at station 2

Taxon	Jan. I*	Jan. II	April I	April IIA	April IIB	April IIC	Sept. I	Sept. IIA	Sept. IIB
<i>Epithemia turgida</i>	0.04	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Epithemia</i> sp.	0.37	0.07	—	0.09	—	—	—	—	—
<i>Eunotia curvata</i> v. <i>curvata</i>	0.21	—	0.04	0.04	—	0.04	0.42	0.13	0.26
<i>Eunotia</i> sp.	0.48	0.42	—	—	—	0.04	0.62	0.13	0.39
<i>Eunotia</i> sp.	—	—	—	0.09	—	—	—	—	—
<i>Eunotia</i> sp.	—	—	—	0.09	—	—	—	—	—
<i>Fragilaria brevistriata</i> v. <i>inflata</i>	—	0.07	0.21	0.21	0.04	—	—	0.07	—
<i>F. vaucheriae</i> v. <i>capitellata</i>	0.26	0.10	—	1.15	2.22	1.79	2.40	2.56	2.11
<i>Frustulia rhomboides</i>	0.26	0.03	0.17	0.13	—	0.04	—	0.07	0.07
<i>Gomphonema olivaceum</i>	0.04	—	—	0.04	—	—	0.16	0.07	0.07
<i>Melosira distans</i> v. <i>alpigena</i>	0.22	—	—	0.02	—	—	—	—	—
<i>Meridion circulare</i> v. <i>circulare</i>	0.47	0.10	0.09	0.13	—	0.17	—	—	0.07
<i>Navicula cryptocephala</i>	134.31	8.86	153.56	14.53	22.48	11.61	52.64	31.75	33.57
<i>N. radiosa</i> v. <i>radiosa</i>	—	—	—	0.04	0.04	0.04	—	—	—
<i>Neidium iridis</i> v. <i>amphigomphus</i>	0.09	—	—	—	0.04	—	—	—	—
<i>Nitzschia dissipata</i>	—	0.03	0.09	—	—	—	—	—	—
<i>Nitzschia</i> sp.	0.51	0.54	0.11	1.09	1.54	1.32	1.09	1.28	0.77
<i>Pinnularia biceps</i> v. <i>biceps</i>	—	0.03	0.28	0.13	0.13	0.13	—	—	0.07
<i>P. subcapitata</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.13	0.19
<i>Pinnularia</i> sp.	—	—	0.04	—	—	—	—	—	—
<i>Pinnularia</i> sp.	0.11	—	0.09	—	—	—	—	—	—
<i>Pinnularia</i> sp.	0.62	0.23	0.21	—	—	—	—	—	—
<i>Pinnularia</i> sp.	0.21	0.03	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinnularia</i> sp.	0.11	—	0.11	—	—	—	0.16	—	—
<i>Rhizosolenia eriensis</i>	—	—	—	—	—	0.09	—	—	—
<i>Rhopalodia gibba</i>	—	0.03	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stauroneis nobilis</i>	—	—	—	—	0.04	—	—	—	—
<i>Synedra acus</i>	2.99	0.20	1.28	3.24	3.59	5.31	17.92	8.51	14.21
<i>S. filiformis</i>	7.61	2.95	5.97	14.83	28.03	18.75	31.36	35.46	19.84
<i>S. ulna</i> v. <i>longissima</i>	0.54	—	—	—	0.04	—	1.60	1.09	0.64
<i>Synedra</i> sp.	—	—	—	—	0.04	0.04	—	—	—
<i>T. flocculosa</i>	0.20	0.19	0.21	—	0.04	0.04	0.16	0.26	0.13
<i>Tetracyclus</i> sp.	—	—	—	—	—	0.02	—	—	—
Unidentified centric	0.11	0.10	—	—	0.04	—	—	0.07	—
CHLOROPHYTA									
<i>Cosmarium ralfsii</i>	—	—	—	—	—	—	0.32	0.19	0.07
<i>Cosmarium</i> sp.	—	—	—	—	—	0.09	—	—	—
<i>Euastrum sphyroides</i> v. <i>sphyroides</i>	—	—	—	—	—	—	0.16	0.07	0.07
<i>Mougeotia</i> sp.	0.49	—	0.17	—	—	—	—	—	—
<i>Oocystis gigas</i>	—	—	—	—	—	0.02	—	—	—
<i>Staurastrum</i> sp.	—	—	—	—	—	—	0.32	—	—
CHRYSOPHYTA									
<i>Dinobryon bavaricum</i>	—	—	—	0.30	—	—	—	—	—
<i>D. divergens</i>	—	—	—	0.17	—	—	—	—	—
<i>D. sertularia</i>	2.48	1.18	0.85	0.21	0.17	0.36	0.80	0.51	0.19
PYRRHOPHYTA									
<i>Peridinium pusillum</i>	0.09	0.10	0.15	0.11	—	0.09	1.12	0.51	1.28
Taxa — total	37	26	25	30	22	29	24	29	26
Cell density (no/mm ²)	187.04	21.25	259.90	49.28	72.16	49.12	154.09	101.14	94.32
Diversity (H')	1.11	2.00	0.97	1.94	1.74	1.81	1.90	1.54	1.86
Evenness (J)	0.31	0.62	0.30	0.58	0.55	0.53	0.60	0.46	0.57

* I = open tray; II = closing design; with replicates where applicable.

N. cryptocephala and *S. filiformis*, the major dominants, varied somewhat with container type. *N. cryptocephala* was, in all cases, present in higher percentage abundances in the open tray container. The diatom dominated community also included several species of Chlorophyta, Pyrrophyta and Chrysophyta.

Species diversity has become a widely employed biological index of pollution (Cairns *et al.*, 1972). Diversity index (H') and species evenness (J) are compared in Tables I and II. With the exception of the January and April sampling period at station 2 (station number hereafter noted in parentheses following the month), minimal differences in H' values were observed between container types or closing type replicates. For these two sampling periods numerical dominance of *N. cryptocephala* and *A. microcephala* accounted for the low diversity and evenness values in the open tray container relative to the closing type (Fig. 3). In April (1), these two dominants constituted 94.2 and 39.3% of total cell numbers, in the open and closing containers, respectively. The Shannon-Weaver calculation of species diversity (function H') typically yields values greater than 2.0 for unperturbed freshwater communities (Patrick, 1968; Brown, 1973; Ennis, 1975). Species diversity index values for periphyton communities from both containers, were less than or equal to 2.0 (Tables I and II), indicative of a stressed aquatic environment (Sigmon *et al.*, 1977; Muller, 1980). The dominance of the five taxa previously mentioned is seen in species evenness values (J) which generally ranged from 0.45-0.55 (Tables I and II). As observed for species diversity, the same overall species compositional trends between container designs were noted when comparing species evenness values.

Cell densities at station 2 were always higher for the open tray container than those of the closing type (Table I), whereas, at station 5, for the months of January and April, the reverse was found (Table II). There appears to be little difference in inter or intra container comparisons of diversity (H') or evenness (J) values indicating relatively uniform community structure on the enclosed artificial substrata within these two container designs. Thus, water quality indices obtained using either containment design were not influenced by cell density differences.

SIMI values showed assemblage similarity in 18 out of 18 comparisons while DI values showed dissimilarity in 6 out of 18 cases (Table III). SIMI values range from 0.58 to 0.99 with only four values below 0.75. All four of these values were estimated for April (2) comparisons. All other open tray and closing container comparisons exhibited very high similarity.

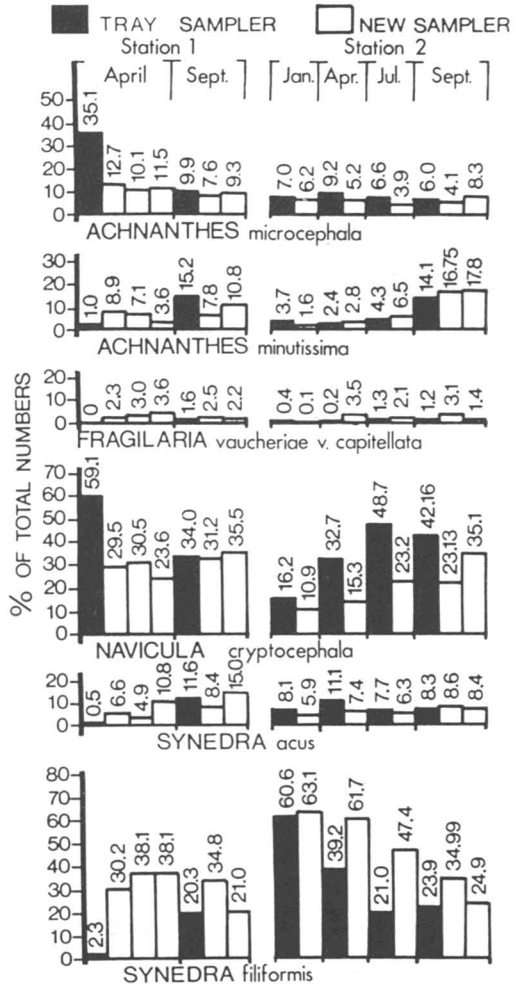


Figure 3. Histograms showing % of total numbers for the major periphyton species found in tray and closing sampler systems in Buttle Lake (stations 2 and 5).

DI estimates ranged widely from very similar (0.11) to high dissimilarity (0.75). The four values indicating greatest dissimilarity were estimated from comparisons of April (2) open tray and closing type samples. Although the other two DI values greater than or equal to 0.50 indicated slight dissimilarity, the SIMI values for these periods — January (2) and July (5) (Table III) — indicated high similarity among compared community structures. This apparent contradiction between indices is likely due to a differential emphasis placed upon species density and number by these two formula. SIMI is relatively insensitive to rare taxa through its emphasis on the number of individuals per taxon. DI, on the other hand, places less emphasis on the number of individuals but more emphasis on the number of taxa (Czarnecki,

1979). This may indicate that in the January and July samples the more common taxa are similar in relative abundance while discrepancies existed in the rarer taxa.

To test the overall replicability of the closing container several of these samplers were deployed simultaneously at both sampling stations. SIMI and DI value comparisons (Table III), ranging from 0.94 to 0.99 and 0.11 to 0.29, respectively, indicate virtually identical assemblages. Species composition showed little variation between replicates, as did total numbers, species diversity or evenness. Similarly, a previous study (Brown & Austin, 1971), indicated that open tray containers were not a major source of variation in periphyton sampled and that only one such exposure frame per station was required. Thus, as measured by these two similarity assessments, inter-sampler comparisons, of the contained periphyton as-

semblages, resemble each other quite closely, except for the few cases noted above.

Austin & Deniseger (1985), examining the community composition of Buttle Lake over a seventeen-year period, found significant temporal and spatial alterations in the aquatic biota as a correlative function of the horizontal heavy metal gradient within this water body. Thus, those species unique to a container, although perhaps responding to container induced micro-habitat variability, most likely reflect a heterogeneously distributed but minimally maintained lake population, resulting in patchy substrate colonization. However, the similarity in number and types of species found colonizing contained glass substrata in either container suggests neither design excludes an ecologically significant proportion of the algal genera at either station. It is interesting to note that the new design had a higher aggregate

TABLE II

Major species and average population estimates (cell number/mm²) of periphyton at station 5

Taxon	Jan. I*	Jan. II	April I	April II	July I	July II	Sept. I	Sept. IIA	Sept. IIB
BACILLARIOPHYTA									
<i>Achnanthes flexella</i>	—	0.07	—	—	0.48	—	0.53	0.26	0.07
<i>A. linearis</i>	0.19	0.26	0.32	0.46	—	0.26	0.64	0.52	0.07
<i>A. microcephala</i>	3.87	3.87	5.89	3.79	10.56	5.19	12.59	7.17	12.42
<i>A. minutissima</i>	2.02	0.99	2.14	2.00	9.12	8.64	27.84	26.30	21.18
<i>A. stewarti</i> v. <i>stewarti</i>	—	—	—	—	—	—	0.11	—	—
<i>Actinella</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	0.07	—
<i>Asterionella formosa</i>	0.07	0.07	—	—	—	—	—	0.13	—
<i>Biddulphiales</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	0.07	0.07
<i>Ceratoneis arcus</i>	—	—	—	0.16	—	0.07	—	0.13	0.07
<i>Cyclotella stelligera</i>	0.23	0.73	0.55	0.36	1.76	0.26	0.43	0.07	0.19
<i>C. cuspidata</i> v. <i>cuspidata</i>	—	—	—	—	—	—	0.11	—	—
<i>C. cymbiformis</i> v. <i>cymbiformis</i>	—	0.19	0.32	—	0.96	0.39	0.75	0.58	0.77
<i>C. cymbiformis</i> v. <i>non punctata</i>	—	0.03	—	—	—	—	—	0.07	—
<i>C. inelegans</i>	—	0.03	—	—	—	—	—	0.07	0.07
<i>C. sinuata</i>	0.10	—	0.03	—	—	—	—	—	—
<i>Eunotia robusta</i>	—	—	0.03	—	—	—	—	0.07	0.13
<i>Eunotia curvata</i> v. <i>curvata</i>	—	—	—	—	—	—	0.32	0.13	0.07
<i>Eunotia</i> sp.	—	—	—	—	0.48	0.71	1.92	0.84	0.19
<i>Eunotia</i> sp.	0.16	0.64	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eunotia</i> sp.	—	0.07	—	—	—	—	—	—	—
<i>Fragilaria brevistriata</i> v. <i>inflata</i>	—	0.29	—	0.20	0.16	—	—	—	—
<i>F. vaucheriae</i> v. <i>capitellata</i>	0.20	0.07	0.67	2.51	2.08	2.82	6.72	4.16	2.11
<i>Frustulia rhomboides</i>	—	—	0.03	—	—	—	0.32	—	—
<i>Gomphonema olivaceum</i>	—	—	—	—	0.16	—	0.21	0.07	0.13
<i>Melosira distans</i> v. <i>alpigena</i>	—	—	—	—	0.32	0.13	—	0.07	—
<i>Meridion circulare</i> v. <i>circulare</i>	—	—	—	—	0.32	—	—	—	—
<i>Navicula cryptocephala</i>	8.93	6.82	12.38	11.06	77.60	30.98	100.80	35.07	52.61
<i>N. radiosa</i> v. <i>radiosa</i>	—	—	0.07	—	—	0.07	—	—	—
<i>Nitzschia dissipata</i>	0.07	0.07	—	—	—	—	0.21	—	—
<i>Nitzschia</i> sp.	0.87	1.15	0.76	1.54	2.88	1.79	1.71	0.83	1.28
<i>Pinnularia biceps</i> v. <i>biceps</i>	0.03	—	0.19	—	0.16	0.07	0.11	—	—
<i>P. subcapitata</i>	—	0.03	—	—	—	0.07	0.21	0.07	0.07
<i>Pinnularia</i> sp.	—	—	0.07	—	—	—	—	—	—

TABLE II (continued)

Major species and average population (cell number/mm²) estimates of periphyton at station 5

Taxon	Jan. I*	Jan. II	April I	April II	July I	July II	Sept. I	Sept. IIA	Sept. IIB
<i>Pinnularia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	0.07	—
<i>Pinnularia</i> sp.	—	0.03	0.03	—	—	—	0.11	0.13	—
<i>Rhopalodia gibba</i>	—	—	—	—	—	—	0.11	—	—
<i>Synedra acus</i>	4.45	3.71	3.78	5.32	12.26	8.45	15.15	14.98	12.61
<i>S. filiformis</i>	33.41	39.42	14.31	44.60	33.44	63.36	44.16	54.27	37.38
<i>S. ulna</i> v. <i>longissima</i>	0.03	—	0.03	—	—	0.32	0.32	0.19	0.19
<i>Synedra</i> sp.	—	—	—	—	0.16	—	0.11	0.20	0.19
<i>Tabellaria fenestrata</i>	—	0.13	—	0.05	—	—	—	0.83	—
<i>T. flocculosa</i>	0.10	0.23	—	0.05	—	—	0.64	0.45	0.64
CHLOROPHYTA									
<i>Cosmarium ralfsii</i>	—	0.07	—	—	—	0.07	—	—	—
<i>Cosmarium</i> sp.	—	—	—	—	0.32	—	—	—	—
<i>Euastrum sphyroides</i> v. <i>sphyroides</i>	0.03	—	—	—	—	0.07	—	0.13	0.13
<i>Mougeotia</i> sp.	—	—	0.07	0.05	4.16	6.08	0.11	0.39	0.26
<i>Oocystis gigas</i>	0.07	—	—	—	0.80	—	—	—	—
<i>Staurastrum</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	0.07
CHRYSOPHYTA									
<i>Dinobryon divergens</i>	—	—	—	—	0.16	0.07	—	0.32	—
<i>D. sertularia</i>	0.26	0.13	0.23	0.15	3.36	3.84	0.11	—	0.19
PYRRHOPHYTA									
<i>Peridinium pusillum</i>	0.10	0.07	0.03	—	—	0.13	0.96	0.32	0.71
Taxa — total	20	25	21	15	22	23	28	33	27
Cell density (no/mm ²)	55.19	59.17	41.93	72.30	161.70	133.84	217.31	149.03	143.87
Diversity (H')	1.35	1.51	1.75	1.35	1.62	1.67	1.82	1.75	1.73
Evenness (J)	0.45	0.47	0.57	0.50	0.52	0.53	0.55	0.50	0.52

* I = open tray; II = closing design; with replicates where applicable.

number of taxa, at both stations, over the entire sampling period. This suggests that recruitment potential on contained substrata is at least that of the open tray container, an indication that water movement across the contained substrata was not significantly restricted or was not affecting algal periphyton development under the test conditions.

The direct relationship between water velocity across substrata and such periphyton community parameters as biomass, chlorophyll yield, structural characteristics, and species composition has been well documented (McIntire, 1968; Antoine & Benson-Evans, 1982; Thurb & Benson-Evans, 1982), especially under laboratory conditions. Doty (1971) has ascertained that dissolution rates of calcium sulfate blocks (clod cards) attached to artificial surfaces, is primarily a function of water flow across the clods. In-lab determination of water flow rates across clod cards housed within open and closing containers were determined as a function of calcium sulfate weight loss with time

(431 hours). Analysis of weight loss scores (Student's *t* test) indicated a significant difference between samplers. An examination of the between sampler difference means (average difference from the unadjusted difference scores) suggests the closing type has approximately 15% less flow across its contained surfaces. A two variable multiple regression yielded prediction equations of $Final_1 = -0.89 + 1.04(ini) - 0.61(time)$ and $Final_2 = 2.28 + 0.75(ini) - 0.61(time)$ with the dependant variable of final weight ($n=8$, adjusted $R^2 = 0.97$). Alternatively, with the dependant variable as difference weight the prediction equations are $Difference_1 = -0.608(time) - 0.89 + 0.04(ini)$ and $Difference_2 = -0.601(time) - 0.214(ini) + 2.28$ ($n=8$, adjusted $R^2 = 0.95$), where 1 and 2 refer to open and closing design, respectively, ini is the initial weight and time is the interval at which loss of calcium sulfate was measured. These values suggest a linear loss of calcium sulfate with time and further indicate that only a minor difference in water flow through the samplers exists. Field studies in a local lake re-

TABLE III
SIMI and DI values for open tray (I) and closing
sampler (II) comparisons*

		SIMI	DI
Station 2	Jan. I vs IIA	0.94	0.50
	April I vs IIA	0.72	0.69
	April I vs IIB	0.65	0.70
	April I vs IIC	0.58	0.75
	April I vs IIA/B/C	0.65	0.71
	Sept. I vs IIA	0.94	0.29
	Sept. I vs IIB	0.99	0.19
	Sept. I vs IIA/B	0.97	0.24
Station 5	Jan. I vs IIB	0.99	0.18
	April I vs IIA	0.87	0.47
	July I vs IIB	0.75	0.55
	Sept. I vs IIA	0.84	0.42
	Sept. I vs IIB	0.97	0.24
	Sept. I vs IIA/B	0.92	0.33
Station 2	April IIA vs IIB	0.99	0.20
	April IIA vs IIC	0.97	0.11
	April IIB vs IIC	0.98	0.29
	Sept. IIA vs IIB	0.94	0.29
Station 5	Sept. IIA vs IIB	0.94	0.28

* Upper case alphabet letters refer to sampler replicates.

vealed similar differences in dissolution rates between containment designs. However, mean clod card weight losses in the latter were lower, a reflection of lower water velocities within the lake. These tests suggest the closing container's fenestration configuration does not appear to substantially reduce water flow across its contained substrata relative to that of the open tray design.

Light levels as shown by extinction depth measurements (Clark & Morrison, 1982) were reduced throughout the year at station 2 due to a combination of glacial melt flour and mine tailings which are known to have a lengthy residence time in the southern basin (station 2). Furthermore, we have found that the acrylic tube, of which the closing container is constructed, reduces internal light intensities a maximum of 5-13% (two-year old, cleaned samplers). The latter values conform with Wetzel (1964) who noted acrylic reduces light by 10-15% in the photosynthetically significant portion of the spectrum. In combination with lower winter light levels the plexiglass may have resulted in light limitation in the closing sampler. However, Peterson *et al.* (1983) have not reported any light mediated changes in community structure when employing acrylic tubes similar to those used in the closing type sampler.

From Table I it can be seen that during January and April the diatom *N. cryptocephala* totally dominated the tray sampler community at station 2. The reverse trend occurred at station 5 where the summer community (July and September) became dominated by this taxon. To account for similar abundance variability in the distribution of diatoms on artificial surfaces, Brown & Austin (1971) proposed that a competition and replacement relationship existed between two other "true periphytic" diatoms, in the latter study. Since microhabitat fluctuations are known to be important in determining diatom community structures *N. cryptocephala*'s known heavy metal tolerance (Austin, 1983) may permit it to rapidly colonize and out-compete other taxa for space. It is possible that low light intensities coupled with heavy metal stress (winter) or high light and reduced metal levels (summer) may preferentially favour this organism. Although light intensity effects on diatoms are likely to be temperature dependent little information on threshold light intensities affecting reproduction and growth in this species appears in the literature. Further studies are necessary to establish its other environmental sensitivities, particularly shade tolerance, which may have become a limiting factor within the closing sampler.

While community densities within the open tray were generally higher (reflecting their contained communities periodic domination by the two species noted above), the closing container always maintained the highest number of total taxa throughout the study, at both stations. In spite of occasional biomass differences between the two designs, analysis of two-month old communities, using similarity indices, reveals relatively few differences. These results suggest the new closing design, relative to the traditional open tray, provides no less realistic and relevant ecological information concerning community development on contained artificial substrata. Thus, based upon these results, water quality assessments were not substantially different, regardless of which container was used, at either station.

It is possible that exposure periods may have to be of shorter duration in eutrophic systems should grow on walls of the closing container become influential. This may be offset by shorter immersion times necessary for stable community development under such nutrient rich conditions. As with other sampler designs the potential for cell loss within the container exists when, following retrieval, the artificial substratum is drawn through the air-water interface. Such losses could be minimized or eliminated by placing the slides into a small transfer container held under the surface, prior to their removal. Nevertheless the closing container does have several potential advantages

over traditionally employed open tray containment systems including reduced community disturbance on retrieval and ready access, without special skills and equipment, from a small boat. The latter especially in open or shallow waters of lentic or lotic systems where surface or benthic sampling would be inappropriate is: vandalism, rough water, steeply sloped or unstable bottoms and in remote lakes where SCUBA is impractical or dangerous. Furthermore, the container can be employed to sample the vertical distribution of periphyton, a factor rarely reported (Lang & Austin, 1984).

By virtue of its instantaneous closing action the container captures not only the attached periphytic community but also transient pelagic organisms, such as herbivores, which would otherwise be lost by conventional designs during the retrieval process. The retrieval of this container, together with its enclosed substrata attached biofilm, can be considered to consist of two operations (actually of any sampling device and which are rarely acknowledged as distinct). Firstly, surface triggering of the new design instantly encloses, *in situ*, the contained volume and biofilm colonized substrata, without creating any measureable water movements. Subsequently, withdrawing the closed container from the water body permits investigation of the important and as yet unresolved issue of avoiding, reducing or quantifying losses during retrieval (Ertl, 1971; Rosemarin & Gelin, 1978). While the bar-clamp sampler (Gale, 1975) has been designed to quantitatively address this problem principally in rivers and streams, it requires the aid of SCUBA divers and does not necessarily avoid the loss of transient or loosely attached species. These losses would result from the physical disturbance generated by the diver and, perhaps more importantly, as a consequence of the water movements (in the form of even small pressure waves) generated during application of the container to the substrata, either at depth or in shallow waters. The design reported here, possibly unique among closing type samplers, displaces upon closing no water volume, which otherwise would create the water movements inherent in all other closing designs we can find reported in the literature. This design, therefore, permits instantaneous isolation and encapsulation of colonized substrata surfaces *in situ* allowing them to be retrieved with no loss of contained biota during their transport through the water column.

Acknowledgments

This work was funded jointly by NSERC, the Ministry of the Environment, Provincial Government of British Columbia, and the University of Victoria Committee on

Research, Leave and Travel. The authors would like to thank Dr. Malcolm Clark, Gordon Davies, Tom Gore, Mark Pearce, Howard Jackson, Graham Dudgeon, and Donna Wong, Antoinette Spruit-Ros and Catherine Tétu for valuable assistance. Appreciation for continuing co-operation in the field is extended to the Bouldings of the Strathcona Outdoor Recreation Centre.

References

- ANTOINE, S.E. & K. BENSON-EVANS, 1982. The effects of current velocity on the rate of growth of benthic algal communities. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 67: 575-583.
- AUSTIN, A.P., 1983. Evaluation of changes in a large oligotrophic wilderness park lake exposed to mine tailings effluent for 14 years: The periphyton. — *Le Naturaliste can.*, 110: 119-134.
- AUSTIN, A.P. & J. DENISEGER, 1985. Periphyton community changes along a heavy metal gradient in a long narrow lake. — *Envir. exp. Botany*, 25: 41-52.
- AUSTIN, A.P., J. DENISEGER & M.J.R. CLARK (in press). Lake algal populations and physico-chemical changes after 14 years input of metallic mining wastes. — *Wat. Res.*
- AUSTIN, A.P., S. LANG & M. POMEROY, 1981. Simple methods for sampling periphyton with observations on sampler design criteria. — *Hydrobiologia*, 85: 33-47.
- BLINN, D.W., A. FREDERICKSEN & V. KORTE, 1980. Colonization rates and community structure of diatoms on three different rock substrata in a lotic system. — *Br. phycol. J.*, 15: 303-310.
- BOTT, T.L., J.T. BROCK, C.E. CUSHING, S.V. GREGORY, D. KING & R.C. PETERSEN, 1978. A comparison of methods for measuring primary productivity and community respiration in streams. — *Hydrobiologia*, 60: 3-12.
- BOURELLY, P., 1966. Les algues d'eau douce, tome I. — Éditions N. Boubée et Cie, Paris, 511 p.
- BOURELLY, P., 1968. Les algues d'eau douce, tome III. — Éditions N. Boubée et Cie, Paris, 512 p.
- BOURELLY, P., 1970. Les algues d'eau douce, tome II. — Éditions N. Boubée et Cie, Paris, 438 p.
- BOYER, C., 1927. Synopsis of North American Diatomaceae, part I, II. — *Acad. nat. Sci. Philad.*, 583 p.
- BROWN, S.D., 1973. Species diversity of periphyton communities in the littoral of a temperate lake. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 58: 787-800.
- BROWN, S.D. & A.P. AUSTIN, 1971. A method of collecting periphyton in lentic habitats with procedures for subsequent sample preparation and quantitative assessment. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 56: 557-580.
- CAIRNS, J. (ed.), 1982. Artificial substrates. — *Ann Arbor Science Publishers Inc.*, Ann Arbor, Michigan, 279 p.
- CAIRNS, J., G.R. LANZA & B.C. PARKER, 1972. Pollution related structural and functional changes in aquatic communities with emphasis on freshwater

- algae and protozoa. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 124: 79-127.
- CLARK, M.J.R., 1980. A preliminary review of Buttle Lake water quality. — Report 80-2, Province of British Columbia, Ministry of Environment, 33 p.
- CLARK, M.J.R. & T.O. MORRISON, 1982. Impact of the Westmin Resources Ltd. mining operation on Buttle Lake and the Campbell River watershed. — Province of British Columbia, Ministry of Environment, 960 p.
- CLEVE-EULER, A. 1968. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. — Biblio. Phyc. Bd., 5 J. Cramer, 961 p.
- COOKE, W.B., 1956. Colonization of artificial bare areas by micro-organisms. — Bot. Rev., 22: 613-638.
- CZARNECKI, D.B., 1979. Epipellic and epilithic diatom assemblages in Montezuma Wall National Monument, Arizona. — J. Phycol., 15: 346-352.
- DOTY, M.S., 1971. Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. — Botanica Mar., 14: 32-35.
- ENNIS, G.L., 1975. Distribution and abundance of benthic algae along phosphate gradients in Kootenay Lake, British Columbia. — Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 19: 562-570.
- ERTL, M., 1971. A quantitative method of sampling periphyton from rough substrates. — Limnol. Oceanogr., 16: 576-577.
- FONTAINE, T.D. & D.G. NIGH, 1983. Characteristics of epiphyte communities on natural and artificial submerged lotic plants: substrate effects. — Arch. Hydrobiol., 96: 293-301.
- GALE, W.F., 1975. Ultrasonic removal of epilithic algae in a bar clamp sampler. — J. Phycol., 11: 472-473.
- GALE, W.F., A.J. GURZYNSKI & R.L. LOWE, 1979. Colonization and standing crops of epilithic algae in the Susquehanna River, Pennsylvania. — J. Phycol., 15: 117-123.
- GOUGH, S.B. & W.J. WOELKERLING, 1976. On the removal and quantification of algal Aufwuchs from macrophyte hosts. — Hydrobiologia, 48: 203-207.
- GREESON, P.E., T.A. EHLKE, G.A. IRWIN, B.W. LIUM & K.V. SLACK (eds.), 1977. Methods for collection and analysis of aquatic biological and microbiological samples. — U.S. Dept. of the Interior, Geol. Surv., Washington, D.C., 332 p.
- HAMALA, J.A., S.W. DUNCAN & D.W. BLINN, 1981. A portable pump sampler for lotic periphyton. — Hydrobiologia, 80: 189-191.
- HAMMONS, A.S., 1981. Methods for ecological toxicology. — Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan, 307 p.
- HUSTEDT, F., 1930. Bacillariophyta (Diatomeae) Heft 10. — in A. Pascher (ed.). Die Susswasserflora Mitteleuropas. Gustav Fisher, Jena, 466 p.
- LANG, S. & A.P. AUSTIN, 1984. Vertical distribution of biomass and species composition of a periphytic community on an artificial substrate in an oligotrophic water-supply lake. — Arch. Hydrobiol., 99: 269-286.
- LEVANDOWSKY, M., 1972. An ordination of phytoplankton in ponds of varying salinity and temperature. — Ecology, 53: 398-407.
- LOWE, R.L. & W.F. GALE, 1980. Monitoring river periphyton with artificial benthic substrates. — Hydrobiologia, 69: 235-244.
- McINTIRE, C.D., 1968. Structural characteristics of benthic algal communities in laboratory streams. — Ecology, 49: 520-537.
- MULLER, P., 1980. Effects of artificial acidification on the growth of periphyton. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 37: 355-363.
- PATRICK, R., 1968. The structure of diatom communities in similar ecological conditions. — Am. Nat., 102: 173-183.
- PATRICK, R. & C.M. REIMER, 1966. The diatoms of the United States. I. — Monogr. Acad. nat. Sci., Series, no. 13, 688 p.
- PATRICK, R. & C.M. REIMER, 1975. The diatoms of the United States. II(1). — Monogr. Acad. nat. Sci., Series, no. 13, 213 p.
- PATRICK, R., M.H. HOHN & J.H. WALLACE, 1954. A new method for determining the pattern of the diatom flora. — Notul. Nat., 259: 1-12.
- PETERSON, B.J., J.E. HOBBIE & T.L. CORLISS, 1983. A continuous flow periphyton bioassay: tests of nutrient limitation in a tundra stream. — Limnol. Oceanogr., 28: 583-591.
- PIELOU, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. — J. theoret. Biology, 13: 131-144.
- PRESCOTT, G.W., 1962. Algae of the Western Great Lakes area. — Wm. Brown Co., Dubuque, Iowa, 977 p.
- RAI, L.C., J.P. GAUR & H.D. KUMAR, 1981. Phycology and heavy metal pollution. — Biol. Rev., 56: 99-151.
- ROSEMARIN, A.S. & C. GELIN, 1978. Epilithic algal presence and pigment composition on naturally occurring and artificial substrates in Lakes Trummen and Fiolen, Sweden. — Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 20: 808-813.
- SANDGREN, C.D. & J.V. ROBINSON, 1984. A stratified sampling approach to compensating for non-random sedimentation of phytoplankton cells in inverted microscope settling chambers. — Br. phycol. J., 19: 67-72.
- SAND-JENSEN, K., 1983. Physical and chemical parameters regulating growth of periphytic communities. — In R.G. Wetzel (ed.). Periphyton of freshwater ecosystems. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 346 p.
- SAY, P.J. & B.A. WHITTON, 1980. Changes in flora down a stream showing a zinc gradient. — Hydrobiologia, 76: 255-262.
- SHANNON, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. — Bell System tech. J., 27: 379-423, 623-656.
- SIGMON, C.F., H.J. KANIA & R.J. BEYERS, 1977. Reductions in biomass and diversity resulting from exposure to mercury in artificial streams. — J. Fish. Res. Bd Can., 34: 493-500.
- SLADECKOVA, A., 1962. Limnological investigation methods for the periphyton (Aufwuchs) community. — Bot. Rev., 28: 286-350.

- SMITH, G.M., 1959. Freshwater algae of the United States. — McGraw Hill Book Co. Inc., New York, 719 p.
- STANDER, J.M., 1970. Diversity and similarity of benthic fauna of Oregon. — M. Sc. thesis, Oregon State Univ., Corvallis, 72 p.
- STARMACH, K., 1966. Flora Slodkowodna Polski. Tomes 1-14. — Instytut. Botaiki, Warsaw.
- TIPPETT, R., 1970. Artificial surfaces as a method of studying populations of benthic micro-algae in fresh water. — Br. phycol. J., 5: 187-199.
- THURB, H.H. & K. BENSON-EVANS, 1982. The effect of different current velocities on the red alga *Lemanea* in a laboratory stream.— Arch. Hydrobiol., 96: 65-72.
- VENRICK, E.L., 1978. How many cells to count? — Pages 167-180 in A. Sournia (ed.). Phytoplankton manual. Unesco, New York, 337 p.
- VOLLENWEIDER, R.A., 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. — Int. Biol. Programme Handb. 12, Blackwell Sci. Pub., Oxford and Edinburgh, 213 p.
- WEBER, C.I., 1970. Methods of collection and analysis of plankton and periphyton samples in the water pollution surveillance system. — U.S. Dept. of the Interior, Cincinnati, 101 p.
- WEITZEL, R.L. (ed.), 1979. Methods and measurements of periphyton communities: a review. — ASTM STP 690, Amer. Soc. for Testing and Materials, 183 p.
- WEITZEL, R.L., S.L. SANOCKI & H. HOLECEK, 1979. Sample replication of periphyton collected from artificial substrates. — Pages 90-115 in R.L. Weitzel (ed.). Methods and measurements of periphyton communities: a review. — ASTM STP 690, Amer. Soc. for Testing and Materials, 183 p.
- WETZEL, R.G., 1964. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large, shallow lake. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 49: 1-61.
- WETZEL, R.G. (ed.), 1983. Periphyton of freshwater ecosystems. — Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 346 p.

LES DIATOMÉES BENTHIQUES DE SUBSTRATS DURS DES EAUX MARINES ET SAUMÂTRES DU QUÉBEC

5. NAVICULALES, NAVICULACEAE;

LES GENRES *DONKINIA*, *GYROSIGMA* ET *PLEUROSIGMA*¹

A. CARDINAL

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

M. POULIN

Musée national des sciences naturelles, Division de la Botanique
Ottawa (Ontario) K1A 0M8

et

L. BÉRARD-TERRIAULT

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

Résumé

Cet article porte sur les genres de Naviculaceae (Naviculales) suivants: *Donkinia*, *Gyrosigma* et *Pleurosigma*. Trente-quatre taxons y sont décrits, dont trois sont nouveaux pour la science, soit *Gyrosigma evanescens*, *G. wansbeckii* var. *minuta* et *Pleurosigma decorum* var. *quebecensis*. La description des taxons est accompagnée de références, d'illustrations en microscopie optique ou en microscopie électronique à balayage, de données biométriques et d'informations sur la répartition régionale.

Abstract

This paper deals with the genera *Donkinia*, *Gyrosigma* and *Pleurosigma* of the family Naviculaceae, Naviculales. Thirty four taxa are described of which three, *Gyrosigma evanescens*, *G. wansbeckii* var. *minuta* and *Pleurosigma decorum* var. *quebecensis* are new to science. Descriptions of the taxa are presented with selected references, micrographs taken with the light or scanning electron microscopes, biometric data and regional distributions.

Introduction

Dans un article récent (Cardinal *et al.*, 1984) nous avons décrit 40 taxons de Naviculaceae appartenant aux genres autres que *Navicula*, *Donkinia*, *Gyrosigma* et *Pleurosigma*. Nous poursuivons maintenant l'étude de cette famille avec la description des représentants sur les côtes québécoises de ces derniers genres, à l'exception de *Navicula*, dont les caractéristiques communes sont d'avoir une forme et (ou) un raphé sigmoïde de même qu'un type d'ornementation où deux patrons de stries s'entrecroisent.

Peu d'auteurs se sont penchés récemment sur ces genres en milieu marin, de sorte que nous n'avons souvent d'autre recours que de faire appel à des travaux très anciens, et plus particulièrement à ceux de Peragallo (1890-1891), une magistrale monographie exclusive à ces genres, et de Cleve (1894) qui leur accorde beaucoup d'attention. Quelques travaux plus récents n'ont pas sous-estimé leur importance (v.g. Hendey, 1964), mais un seul auteur (Cox, 1983a,b) a tenté de remettre à jour toute l'information disponible pour l'un d'entre eux, *Donkinia*.

Force est d'admettre que l'accès difficile à ces genres en a fait hésiter plus d'un, les critères taxonomiques reposant essentiellement sur la forme des valves et le type très fin de striation.

¹ Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

L'introduction, entre autres par Cox (1981), de caractères cytologiques (plastés) comme critères taxonomiques chez les diatomées apporte de nouveaux éléments non négligeables, mais difficilement utilisables pour l'identification routinière de ce type de matériel.

Dans ce travail où nous avons relevé la présence de 34 taxons (3 *Donkinia*, 17 *Gyrosigma* et 14 *Pleurosigma*), nous avons dû nous astreindre à baser nos identifications et descriptions sur les critères classiques retenus jusque-là par nos prédécesseurs. Grâce toutefois à l'utilisation intensive de la microscopie électronique à balayage, nous avons pu percevoir un élément de la structure fine des valves qui semble prédestiné à jouer un rôle important dans toute étude taxonomique ultérieure. Il s'agit des «barres centrales» («solid bars» in Schrader, 1973) qui se présentent comme des crêtes surélevées et courbées de part et d'autre de la partie médiane de l'aire centrale et des extrémités proximales du raphé. Ces barres centrales, selon les taxons, peuvent être plus ou moins saillantes (fig. 11, 48), continues (fig. 66), étranglées (fig. 42) ou divisées en deux entités (fig. 42), lisses (fig. 72) ou irrégulières (fig. 11), se prolongeant (fig. 54) ou non (fig. 60) dans les interstries. De telles caractéristiques semblent très stables pour un taxon donné. Nous ne pouvons toutefois nous rendre à l'énoncé de Cox (1977) où elle affirme que ces barres centrales («ribs») sont de longueur égale de part et d'autre du centre chez *Pleurosigma* et inégale chez *Gyrosigma*. Nos nombreuses observations chez dix taxons nous permettent plutôt de conclure que ces deux barres centrales sont très généralement d'égale longueur chez les deux genres. De telles structures existent également chez le genre *Donkinia*, mais un matériel trop peu abondant ne nous a pas permis d'en faire un examen valable.

Dans cette étude, nous sommes demeurés très prudents. En effet, nous avons rattaché dans toute la mesure du possible nos taxons à des descriptions déjà existantes, en les précisant toutefois dans la grande majorité des cas. À l'exception de trois taxons nouveaux (*Gyrosigma evanescens*, *G. wansbeckii* var. *minuta* et *Pleurosigma decorum* var. *quebecensis*) et de deux modifications nomenclaturales (*Gyrosigma balticum* var. *diminutum*, *G. subsalsum*), tous les autres représentants se sont vu apposer une épithète spécifique déjà existante. Nous avons noté un certain nombre de problèmes taxonomiques sur lesquels il y aurait lieu de se pencher avec un matériel plus abondant (cultures?). Ainsi les complexes *Pleurosigma elongatum* / *P. delcatalum*, *P. strigosum* / *P. angulatum* et *P. praelongum* / *P. latiusculum* pourraient faire l'objet

d'études plus approfondies où seraient établies les limites de variabilité infraspécifique.

Matériel et méthodes

L'aire échantillonnée et la méthodologie sont explicitées dans Poulin *et al.* (1984). Nous présentons toutefois (fig. 1) la carte indiquant les grandes régions maritimes du Québec. L'information taxonomique est présentée pour 34 taxons à l'aide de descriptions complètes et illustrées. La synonymie a été vérifiée dans VanLandingham (1967-1979). L'ensemble des collections est pour l'instant conservé au laboratoire d'André Cardinal à l'Université Laval. L'abréviation MEB signifie microscope électronique à balayage.

Taxonomie

Genre *Donkinia* Ralfs

Cellules solitaires. Valves linéaires ou linéaires-lancéolées aux extrémités aiguës ou scalpelliformes, étranglées en leur centre en vue cingulaire. Raphé très fortement sigmoïde, surélevé sur une carène. Aire axiale très étroite. Stries très finement ponctuées, croisées ou en quinconce. Deux ou quatre plastés lobés. Bande intercalaire sans ornementation.

Donkinia baltica Karsten (fig. 1a, 2)

Cox (1983a), p. 556, fig. 6-11. Cox (1983b), p. 578.

Valves plutôt linéaires à marges parallèles. Extrémités scalpelliformes et obtuses. Raphé en forte diagonale au centre de la valve et atteignant rapidement les marges. Aire centrale oblique et très réduite. Stries finement ponctuées, équidistantes et se coupant à angle droit.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
2	118-125 µm	16-17 µm	25-26	25-26

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Donkinia carinata (Donkin) Ralfs (fig. 3)

Peragallo (1890-1891), p. 29, pl. 9, fig. 6. Van Heurck (1899), p. 248, pl. 35, fig. 912. Hendey (1964), p. 251. Cox (1983b), p. 576, fig. 1, 9-12.

Valves généralement linéaires-lancéolées avec les extrémités aiguës et légèrement sub-rostrées. Raphé très fortement incliné en diagonale au centre de la valve et atteignant très rapidement les marges. Aire centrale petite, oblique et or-

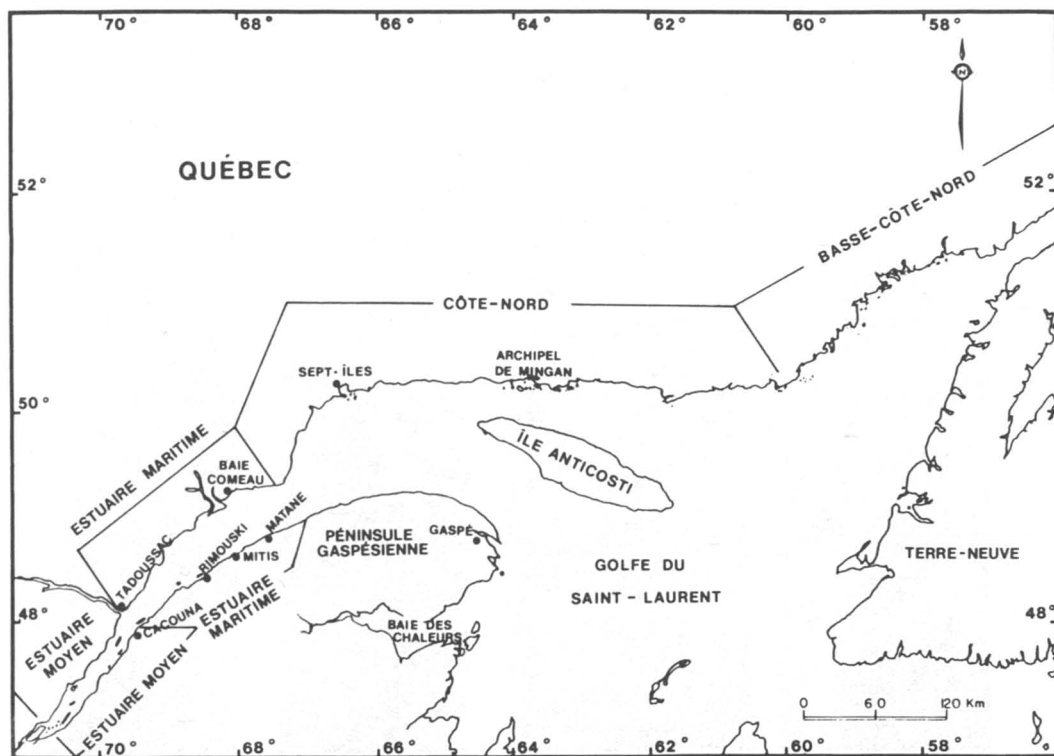


Figure 1. Carte présentant les limites des régions maritimes du Québec.

biculaire. Stries finement ponctuées, organisées en quinconce et équidistantes.

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
5	70-94 μm	10-13 μm	20-23	21-22

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (très rare).

Donkinia recta (Donkin) Van Heurck var. *recta* (fig. 4)

Van Heurck (1880-1885), p. 119, pl. 17, fig. 9. Peragallo (1890-1891), p. 30, pl. 9, fig. 4. Hendey (1964), p. 251, pl. 35, fig. 7.

Valves linéaires à marges parallèles. Extrémités scalpelliformes et légèrement obtuses. Raphé en forte diagonale au centre de la valve et atteignant rapidement les marges. Aire centrale petite, oblique et oblongue. Stries finement ponctuées, équidistantes et se croisant à angle droit, les stries longitudinales étant légèrement défléchies vers les marges au centre de la valve.

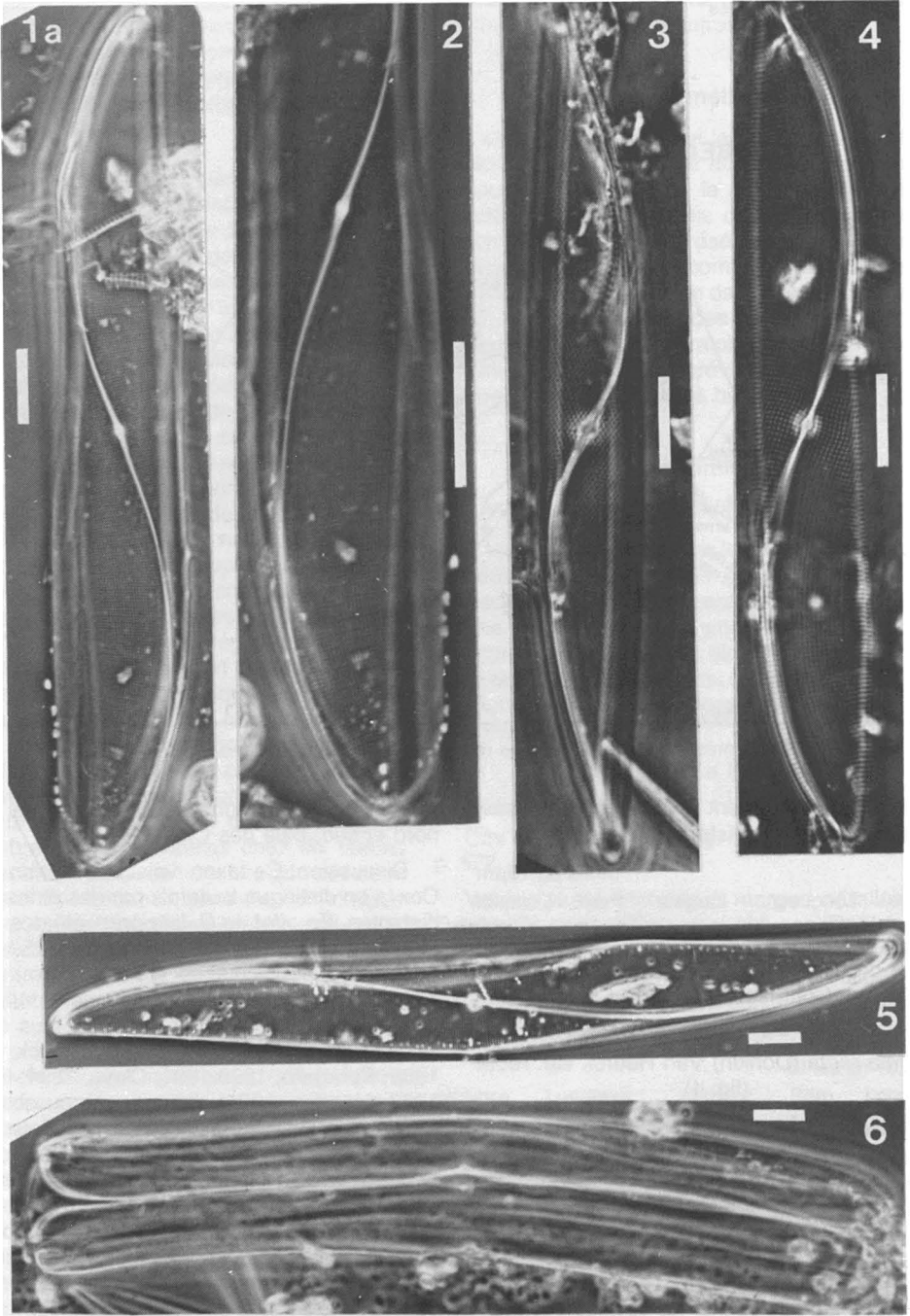
Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Longit.
11	86-123 μm	13-14 μm	16-20	17-20

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (rare).

Discussion: Ce taxon, voisin du *Donkinia lata* Cox, s'en distingue toutefois par des stries équidistantes. En effet, le *D. lata* présente des stries longitudinales nettement plus denses (25/10 μm) que les perpendiculaires (19-20/10 μm) (Cox, 1983b). Par contre, les descriptions antérieures de *D. recta* ne mentionnent jamais plus de 23 stries longitudinales en 10 μm (Van Heurck, 1880-1885; Peragallo, 1890-1891; Cleve, 1894; Boyer, 1927; Hendey, 1964); nous avons pu observer sur une lame de la collection de Van Heurck (H. Van Heurck, n° 194, *Donkinia recta* (Donkin) Grunow in Van Heurck) que les stries étaient équidistantes et de l'ordre de 23/10 μm . Nous maintenons pour l'instant l'épithète spécifique *recta* puisque nous n'avons pas été en mesure de vérifier les spécimens de Donkin en provenance de Crosswell.

Genre *Gyrosigma* Hassall

Cellules généralement solitaires. Valves de forme linéaire à lancéolée, faiblement ou fortement sigmoïdes. Raphé plus ou moins sigmoïde, bordé d'une aire axiale très étroite. Stries plus ou moins finement ponctuées, ces ponctuations étant



Figures 1a-6. Figures 1a, 2. *Donkinia baltica* (fig. 1a, vue valvaire; fig. 2, demi-valve). Figure 3. *Donkinia carinata*, vue valvaire. Figure 4. *Donkinia recta*, vue valvaire. Figures 5, 6. *Gyrosigma arcticum* (fig. 5, vue valvaire; fig. 6, vue cingulaire). Échelles: 10 μ m.

constituées d'une seule perforation, formant des rangées transversales et longitudinales se coupant à angle droit. Absence de bandes intercalaires.

Gyrosigma arcticum (Cleve) Cleve var. *arcticum*
(fig. 5-12)

Cleve (1894), p. 119. Boyer (1927), p. 465. Rao & Lewin (1976), p. 195, fig. 234. *Rhoicosigma arcticum* (Cleve, 1873, p. 18, pl. 3, fig. 16a, 16b; Peragallo, 1890-1891, p. 32, pl. 10, fig. 16, 17).

Valves de forme linéaire-lancéolée, faiblement sigmoïdes. Apex très variables, mais généralement sub-aigus. Raphé oblique n'atteignant pas les marges, généralement ondulé au centre de la valve; extrémités proximales bulbeuses et très rapprochées. L'allure de la valve, la disposition du raphé de même que la forme des apex peuvent varier considérablement étant donné la courbure prononcée de la valve que l'on peut observer en vue cingulaire (fig. 6). Aire centrale petite et circulaire, présentant sur la face interne une barre centrale très saillante de part et d'autre des extrémités proximales du raphé (fig. 11). Stries très finement ponctuées et plus denses dans le patron longitudinal.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
76	80-250 µm	15-26 µm	17-22	25-30

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (commun).

Gyrosigma aff. *arcticum* var. *subflexuosa*
(Cleve) Mills
(fig. 13, 14)

Donkinia subflexuosa (Cleve, 1894, p. 119).
Gyrosigma arcticum (Cleve, 1895, pl. 1, fig. 3, 4).

Valves linéaires, courbées en sens opposé aux extrémités seulement. Apex sub-aigus. Raphé droit ou faiblement ondulé, légèrement oblique et se rapprochant des marges aux extrémités. Aire centrale réduite et légèrement oblongue. Stries longitudinales plus denses que les stries perpendiculaires bien visibles.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
11	124-216 µm	11-21 µm	19-21	25-30

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord; baie des Chaleurs (très rare).

Gyrosigma balticum (Ehrenberg) Rabenhorst
var. *balticum*
(fig. 16, 19)

Peragallo (1890-1891), p. 18, pl. 7, fig. 19, 20. Cleve (1894), p. 118. Patrick & Reimer (1966), p. 324, pl. 25, fig. 1. Navarro (1982), p. 324, fig. 66-68. John (1983), p. 113, pl. 47, fig. 1-3.

Valves linéaires et courbées en sens opposé aux extrémités seulement. Apex plutôt obtus. Raphé faiblement ondulé et excentrique, se rapprochant légèrement des marges aux extrémités. Stries ponctuées et équidistantes; stries longitudinales légèrement défléchies vers les marges au centre de la valve. Présence en vue interne, de barres centrales très minces délimitant à l'intérieur un nodule central ovoïde, et vers l'extérieur une aire asymétrique réduite dépourvue de ponctuations (Navarro, 1982, fig. 67, 68). En vue externe, les extrémités proximales du raphé sont terminées en crochets orientés en sens opposé et sont relativement éloignées l'une de l'autre.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
6	344-515 µm	31-34 µm	12-13	13-14

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Gyrosigma balticum var. *diminutum* (Grunow)
nov. comb.
(fig. 15)

Pleurosigma (balticum var.) *diminutum* (Cleve & Grunow, 1880, p. 56; Peragallo, 1890-1891, p. 18, pl. 7, fig. 31, 32). *Gyrosigma diminutum* (Cleve, 1894, p. 119).

Diffère de la variété nominale par une plus petite taille, des apex fortement scalpelliformes et obtus, une ondulation plus évidente du raphé et un patron de striation plus dense.

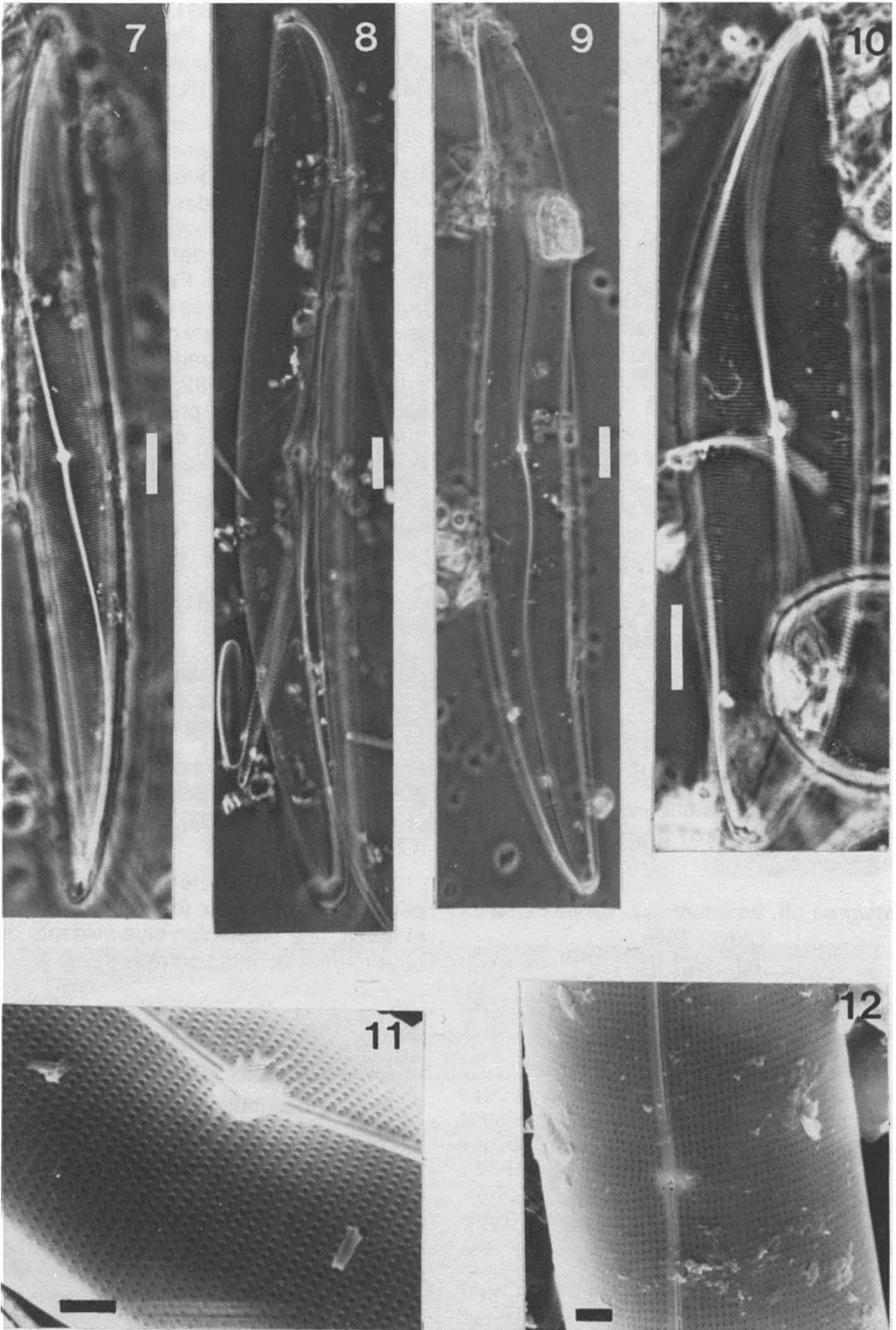
Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
1	114 µm	14 µm	17	20

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

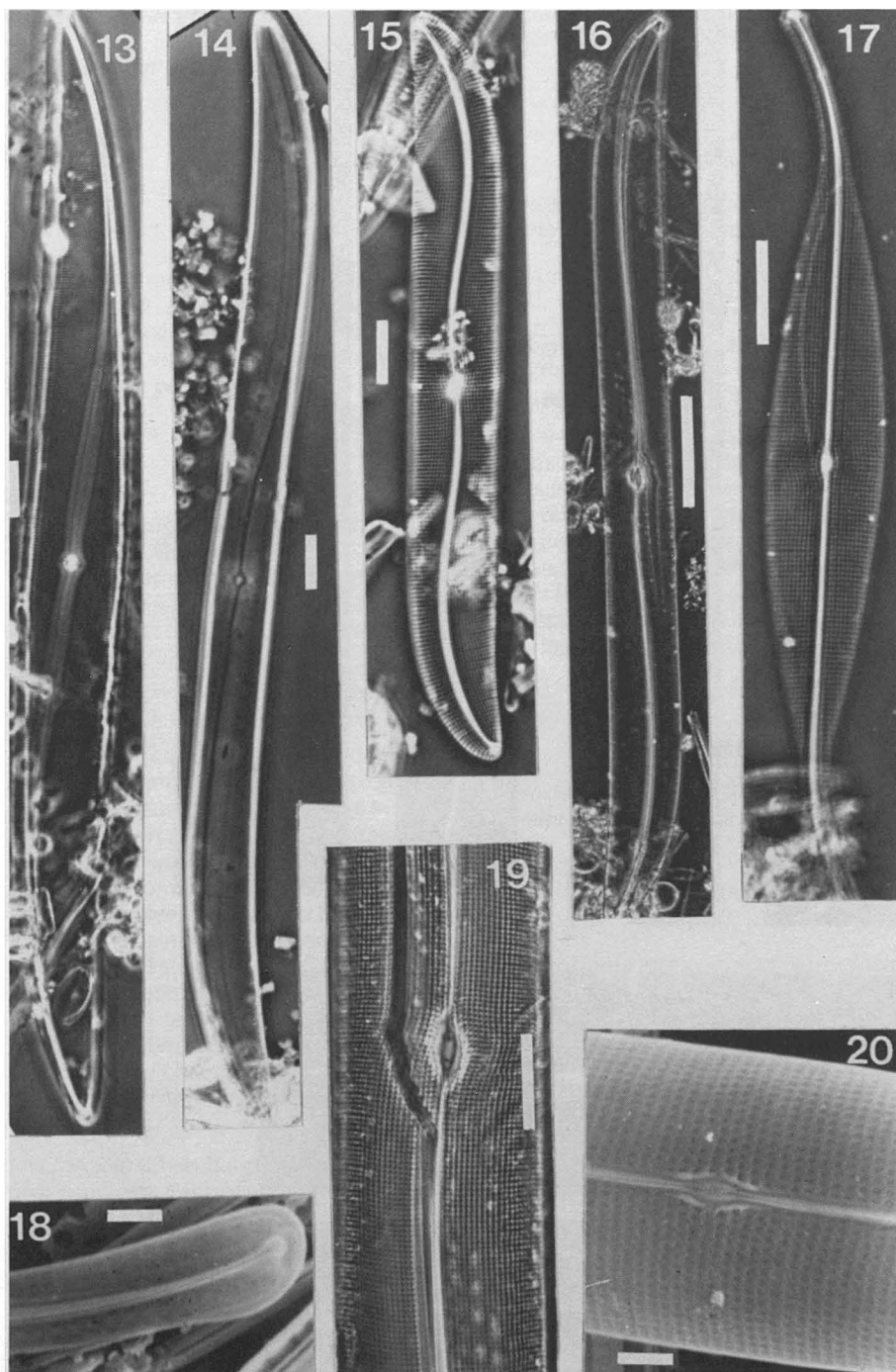
Discussion: Comme l'avaient déjà envisagé Cleve & Grunow (1880), nous préférons ramener ce taxon à une variété du *G. balticum* puisque toutes ses caractéristiques l'en rapprochent indéniablement, et que les légères différences observées ne sont pas suffisantes pour l'élever à un niveau spécifique propre.

Gyrosigma evanescens sp. nov.
(fig. 32-34)

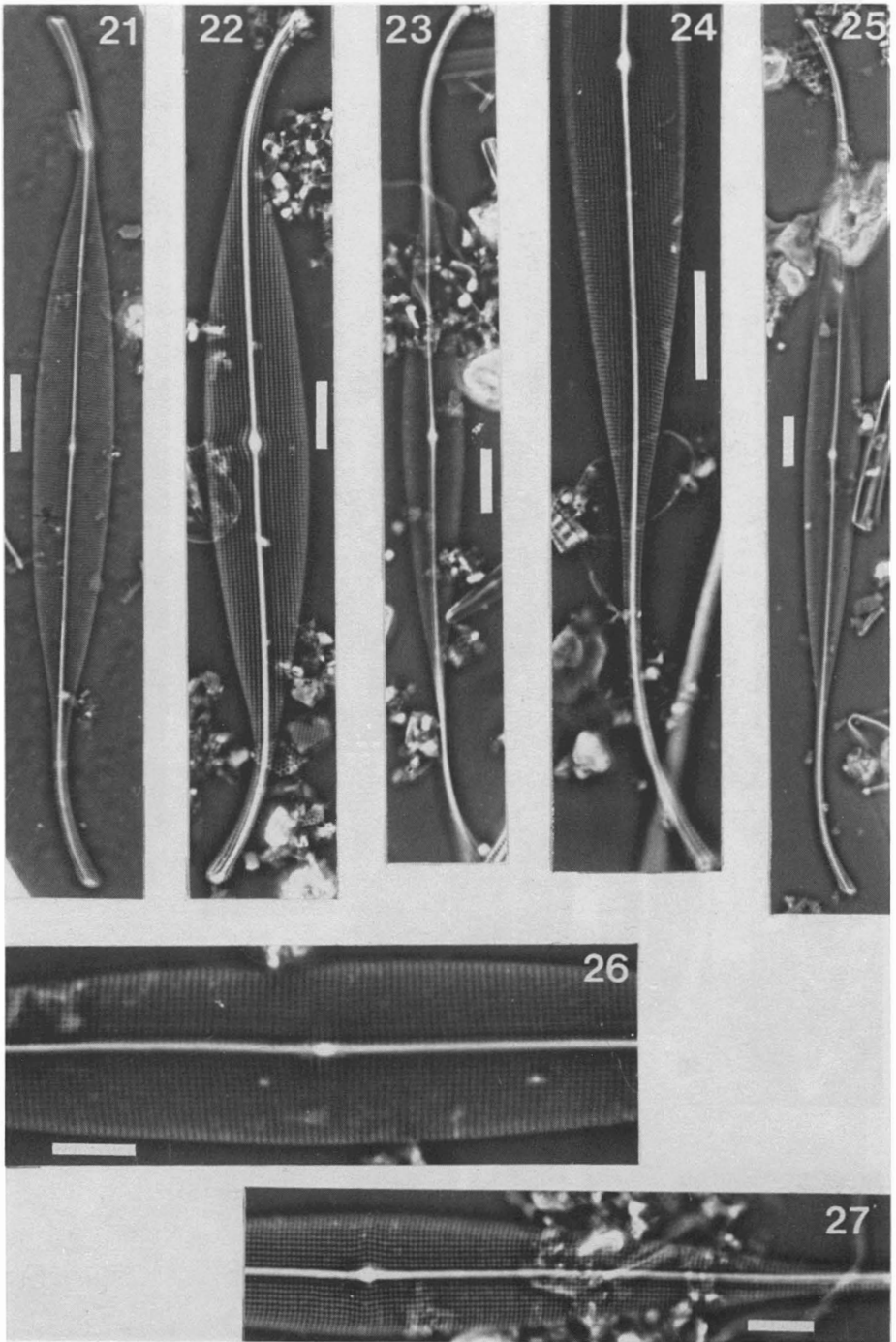
Valvae lineares scalpelliformibus extremitatibus. Raphé diagonalis, recta vel modice undulata, in extremitatibus margines propinquans. Raphis proximae extremitates rectae et modice



Figures 7-12. *Gyrosigma arcticum* (fig. 7-10, vue valvaire; fig. 11 MEB, vue interne, centre; fig. 12 MEB, vue externe, centre). Échelles: 2 μm (fig. 11, 12), 10 μm (fig. 7-10).



Figures 13-20. Figures 13, 14. *Gyrosigma arcticum* var. *subflexuosa*, vue valvaire. Figure 15. *Gyrosigma balticum* var. *diminutum*, vue valvaire. Figures 16, 19. *Gyrosigma balticum* (fig. 16, vue valvaire; fig. 19, centre). Figure 17. *Gyrosigma fasciola*, vue valvaire. Figures 18, 20. *Gyrosigma fasciola* var. *arcuata* (fig. 18 MEB, vue interne, apex; fig. 20 MEB, vue interne, centre). Echelles: 2 μm (fig. 18, 20), 10 μm (fig. 13-15, 17, 19), 50 μm (fig. 16).



Figures 21-27. Figures 21, 26. *Gyrosigma fasciola* var. *arcuata*, vue valvaire. Figure 22. *Gyrosigma fasciola* var. *sulcata*, vue valvaire. Figures 23, 27. *Gyrosigma fasciola* var. *closterioides*, vue valvaire. Figures 24, 25. *Gyrosigma fasciola* var. *tenuirostris*, vue valvaire. Échelles: 5 µm (fig. 26), 10 µm (fig. 21-25, 27).

bulbosae. *Area centralis parva et circularis*. *Striae tenuiter punctatae, longitudinalibus striis perpendicularibus distincte densioribus*.

Numerus	Longitudo	Latitudo	Striae in 10µm	
			Perpendi- culares	Longitu- dinales
10	120-202 µm	24-29 µm	18-21	26-28

Valves linéaires aux extrémités scalpelliformes. Raphé en diagonale, droit ou légèrement ondulé, se rapprochant des marges aux extrémités. Extrémités proximales du raphé droites et légèrement bulbeuses. Aire centrale petite et circulaire. Stries finement ponctuées, les longitudinales nettement plus denses que les perpendiculaires.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm	
			Perp.	Longit.
10	120-202 µm	24-29 µm	18-21	26-28

Holotype: sur bloc rocheux de l'étage intertidal, Métis, Co. Matane, Québec. Coll. A. Cardinal, 13. 08.1981. Département de biologie, Université Laval, Québec, lame n° 229, déposé aux Musées nationaux du Canada (Division de la Botanique), Ottawa (CANA n° 22079).

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (très rare).

Discussion: Nous croyons devoir proposer une nouvelle épithète spécifique pour ce taxon. En effet, de par la configuration des valves et le type de striation, on pourrait le rapprocher des *Gyrosigma eximium* (Thwaites) Boyer ou *G. temperei* Cleve; toutefois, la forme beaucoup plus large et non sigmoïde des valves l'éloigne du *G. eximium*, et les extrémités proximales bulbeuses du raphé permettent de le distinguer du *G. temperei*. L'orientation en diagonale du raphé l'isole également de ces deux taxons. On pourrait aussi songer à le rapprocher du *G. arcticum* (Cleve) Cleve, mais le fait de l'observer toujours bien plan laisse croire à l'absence de courbure de la valve en vue cingulaire.

Gyrosigma fasciola (Ehrenberg) Griffith & Henfrey
var. *fasciola*
(fig. 17)

Cleve (1894), p. 116. Hendey (1964), p. 248. Patrick & Reimer (1966), p. 328, fig. 4. Rao & Lewin (1976), p. 195, fig. 262. John (1983), p. 114, pl. 47, fig. 5-7. *Pleurosigma fasciola* (Peragallo & Peragallo, 1897-1908, p. 173, pl. 34, fig. 30-32).

Valves elliptiques-lancéolées, prolongées par deux becs étroits et courbés dans des directions opposées. Apex arrondis. Raphé toujours équidistant des marges de la valve. Aire centrale petite et allongée. Stries finement ponctuées, les lon-

gitudinales légèrement plus denses et quelque peu défléchies vers les marges au centre de la valve.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm	
			Perp.	Longit.
7	78-85 µm	10-12 µm	20-21	21-24

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (rare).

Gyrosigma fasciola var. *arcuata* (Donkin) Cleve
(fig. 18, 20, 21, 26)

Cleve (1894), p. 116. Cleve-Euler (1952), p. 13, fig. 1339b. *Pleurosigma arcuatum* (Peragallo, 1890-1891, p. 216, pl. 8, fig. 34, 35).

Diffère de la variété nominale par un patron de stries nettement plus dense, les longitudinales étant plus serrées que les perpendiculaires. Nous avons observé, en vue interne, la présence de barres centrales irrégulières de part et d'autre du nodule central sur lesquelles viennent se greffer les interstries. Il y a tout lieu de croire que cette organisation de l'aire centrale serait identique chez toutes les variétés de cette espèce.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm	
			Perp.	Longit.
29	80-127 µm	10-12 µm	24-28	28-30

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (commun).

Gyrosigma fasciola var. *closterioides* (Grunow)
Proschkina-Lavrenko
(fig. 23, 27)

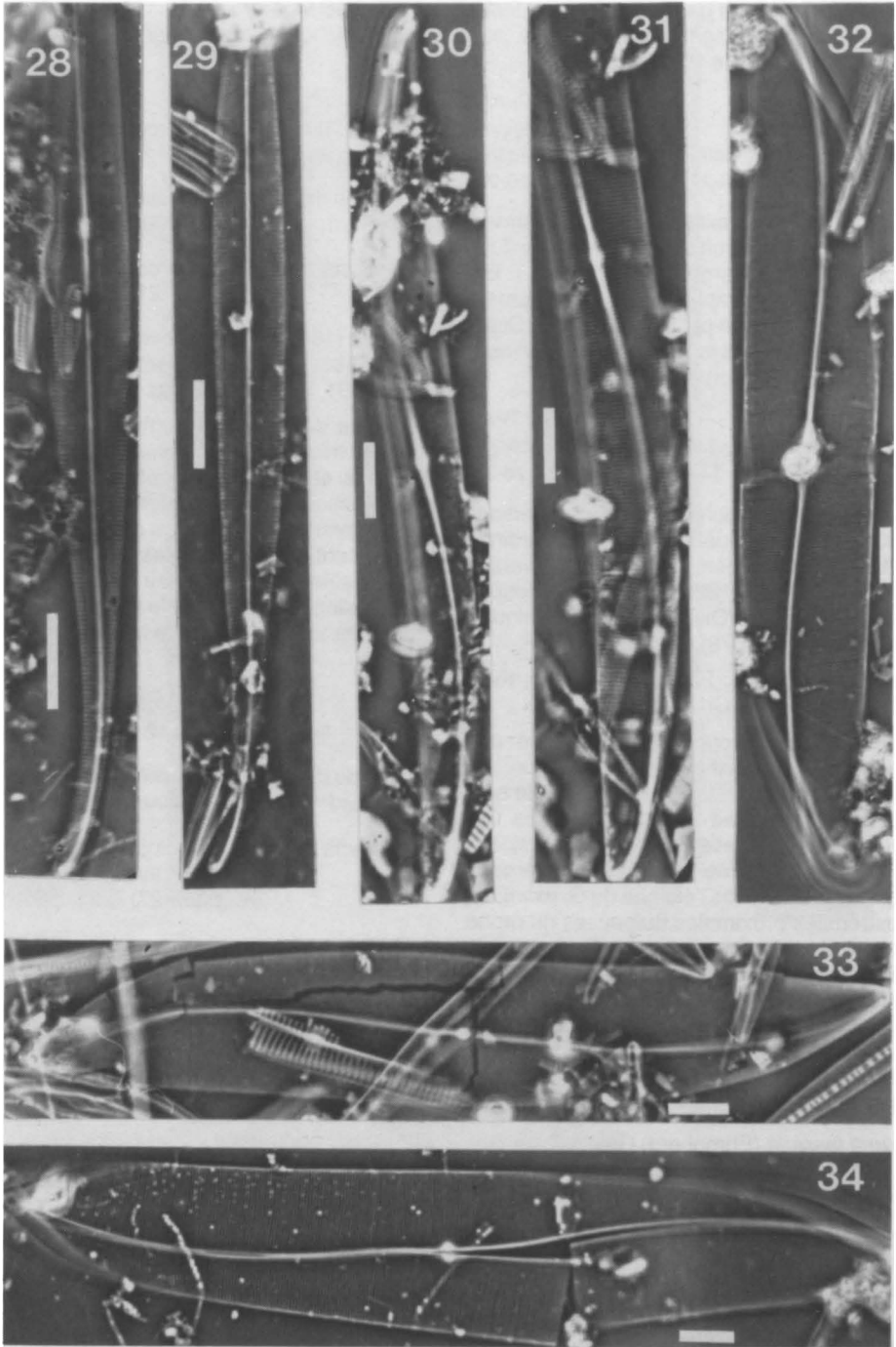
Pleurosigma prolongatum var. *closterioides* (Grunow, 1884, p. 105, pl. 1, fig. 58; Peragallo, 1890-1891, p. 26, pl. 8, fig. 40). *Gyrosigma prolongatum* var. *closterioides* (Cleve, 1894, p. 117; Hendey, 1973, p. 314).

Se distingue de la variété nominale par des extrémités recourbées dans le même sens et un patron de stries légèrement plus dense.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm	
			Perp.	Longit.
1	135 µm	10 µm	24	26

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Discussion: À l'instar de Proschkina-Lavrenko (1950), nous rapprochons ce taxon de *G. fasciola* plutôt que de *G. prolongatum* (W. Smith) Griffith & Henfrey à cause de la présence très nette d'extrémités abruptement allongées en forme de bec plutôt que d'être graduellement atténuées comme chez le *G. prolongatum*.



Figures 28-34. Figures 28, 29, *Gyrosigma prolongatum*, vue valvaire. Figures 30, 31, *Gyrosigma subsalsum*, vue valvaire. Figures 32-34, *Gyrosigma evanescens*, vue valvaire. Echelles: 10 μ m.

Gyrosigma fasciola var. *sulcata* (Grunow) Cleve
(fig. 22)

Cleve (1894), p. 116. Hendey (1964), p. 249. *Pleurosigma sulcatum* (Cleve & Grunow, 1880, p. 55, pl. 4, fig. 75; Peragallo, 1890-1891, p. 25, pl. 8, fig. 43).

Se distingue de la variété nominale par des valves légèrement plus larges et surtout par un type de striation différent, les stries longitudinales étant nettement plus distantes que les perpendiculaires.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
20	88-126 µm	13-16 µm	19-20	14-17

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (commun).

Gyrosigma fasciola var. *tenuirostris* (Grunow)
Cleve
(fig. 24, 25)

Cleve (1894), p. 116. *Pleurosigma (fasciola* var.?) *tenuirostris* (Cleve & Grunow, 1880, p. 55, pl. 4, fig. 76; Peragallo, 1890-1891, p. 26, pl. 8, fig. 42). *Gyrosigma tenuirostrum* (Cleve-Euler, 1952, p. 13, fig. 1340).

Diffère de la variété nominale par une taille plus grande et des becs proportionnellement plus allongés ainsi que par des stries perpendiculaires légèrement plus denses.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
2	158-180 µm	12-13 µm	22-23	20-21

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Gyrosigma prolongatum (W. Smith) Griffith & Henfrey var. *prolongatum*
(fig. 28, 29)

Cleve (1894), p. 117. Boyer (1916), p. 76, pl. 38, fig. 13. Hendey (1964), p. 249. *Pleurosigma prolongatum* (Smith, 1853, p. 67, pl. 22, fig. 212; Peragallo, 1890-1891, p. 26, pl. 8, fig. 39).

Valves étroitement lancéolées et régulièrement atténuées du centre vers les apex qui sont courbés en sens opposés. Raphé droit, en position centrale. Aire centrale petite et allongée. Stries longitudinales plus denses que les perpendiculaires.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
3	120-150 µm	8-10 µm	20-22	26

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (très rare).

Gyrosigma subsalsum (Wislouch & Kolbe)
comb. nov.
(fig. 30, 31)

Pleurosigma subsalsum (Wislouch & Kolbe, 1916; Cleve-Euler, 1952, p. 16, fig. text. A; Simonsen, 1962, p. 83, pl. 2, fig. 3; Tynni, 1978, p. 11, pl. 6, fig. 32).

Valves linéaires avec les extrémités légèrement courbées en sens opposé. Raphé sigmoïde, se rapprochant régulièrement des marges sans les atteindre. Aire centrale petite et étroitement allongée. Stries très fines et plus denses dans le patron longitudinal.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
7	96-155 µm	9-11 µm	25-27	35+

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Discussion: Il semble que Kolbe soit le seul à avoir perçu un patron de stries oblique à très fort grossissement (Cleve-Euler, 1952). Nous avons observé avec certitude un patron longitudinal de stries perpendiculaires au patron transversal, mais trop fin toutefois pour être estimé avec précision. Nous proposons donc le transfert de cette espèce du genre *Pleurosigma* au genre *Gyrosigma*.

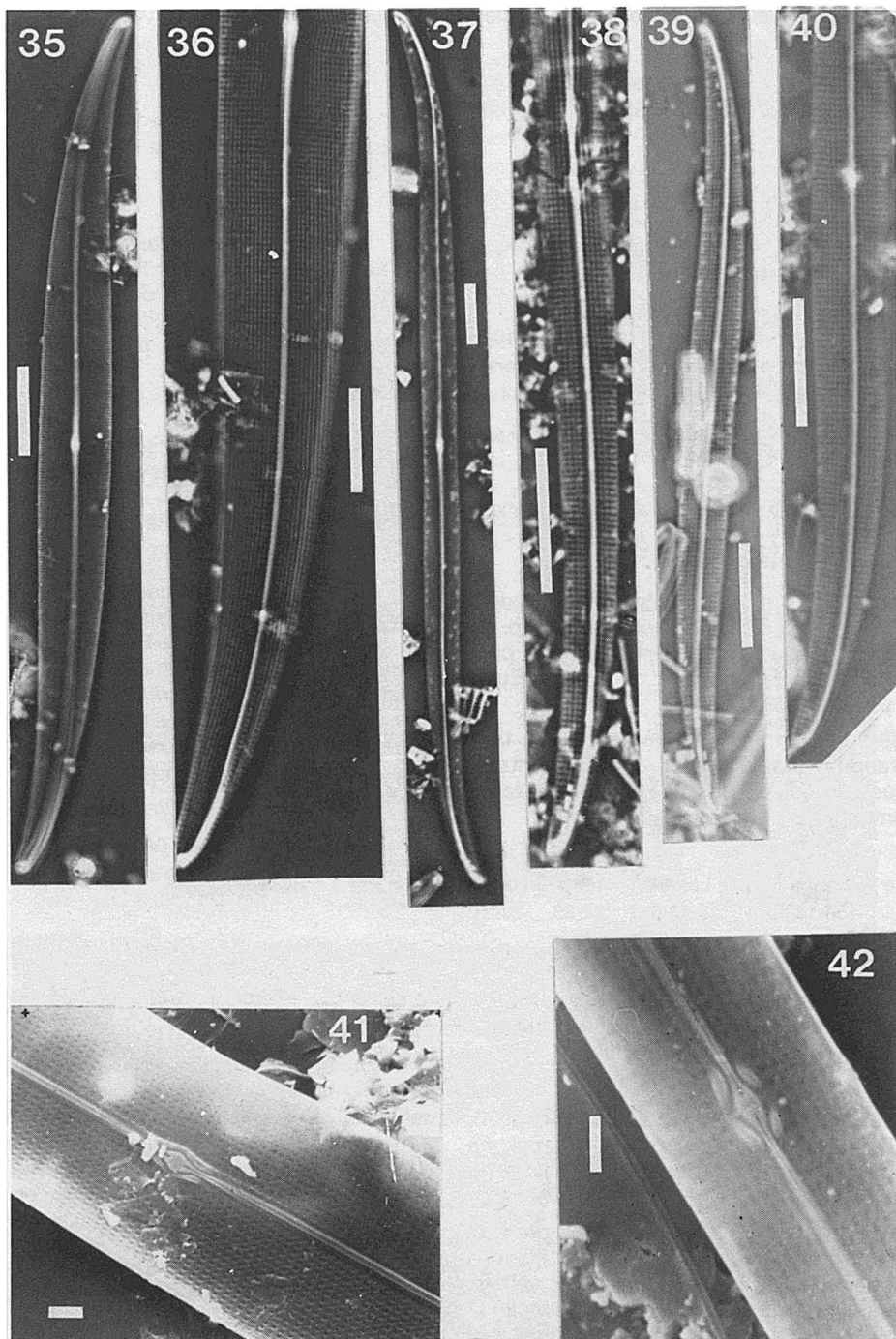
Gyrosigma tenuissimum (W. Smith) Griffith & Henfrey var. *tenuissimum*
(fig. 35, 36, 41)

Cleve (1894), p. 117. Cleve-Euler (1952), p. 14, fig. 1343a. Hendey (1964), p. 249. *Pleurosigma tenuissimum* (Peragallo, 1890-1891, p. 24, pl. 8, fig. 13).

Valves linéaires-lancéolées, sigmoïdes avec les extrémités effilées. Raphé médian et droit au centre, se rapprochant des marges aux extrémités. Aire centrale petite et elliptique, présentant sur la face interne, de part et d'autre du nodule central, deux barres centrales, l'une légèrement étranglée en son centre, l'autre nettement divisée en deux entités. Stries finement ponctuées et plus denses dans le patron longitudinal. Stries longitudinales légèrement défléchies vers les marges dans la région centrale de la valve.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Longit.
21	134-185 µm	12-15 µm	17-20	22-25

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (rare).



Figures 35-42. Figures 35, 36, 41. *Gyrosigma tenuissimum* (fig. 35, vue valvaire; fig. 36, demi-valve; fig. 41 MEB, vue interne, centre). Figures 37, 38. *Gyrosigma tenuissimum* var. *angustissima* (fig. 37, vue valvaire; fig. 38, demi-valve). Figures 39, 40, 42. *Gyrosigma tenuissimum* var. *hyperborea* (fig. 39, vue valvaire; fig. 40, demi-valve; fig. 42 MEB, vue interne, centre). Échelles: 2 μm (fig. 41, 42), 10 μm (fig. 35-40).

Gyrosigma tenuissimum var. *angustissima*
Simonsen
(fig. 37, 38)

Simonsen (1959), p. 83, pl. 12, fig. 7.

Diffère du type par des valves nettement plus étroites, linéaires sur toute leur longueur sauf aux extrémités, et par un patron de stries perpendiculaires plus dense.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Longit.
13	115-167 µm	6-9 µm	21-24	23-26

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (rare).

Gyrosigma tenuissimum var. *hyperborea*
(Grunow) Cleve
(fig. 39, 40, 42)

Cleve (1894), p. 117. Cleve-Euler (1952), p. 14, fig. 1343b. Poulin & Cardinal (1982), p. 1266, fig. 5, 18. *Pleurosigma tenuissimum* var. *hyperborea* (Cleve & Grunow, 1880, p. 58, pl. 4, fig. 77). *Pleurosigma* (*tenuissimum* var.?) *hyperborea* (Peragallo, 1890-1891, p. 24, pl. 8, fig. 14).

Se distingue de la variété nominale par des valves très étroites et un patron de stries longitudinales beaucoup plus dense.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Longit.
9	57-94 µm	6 µm	20-24	28-30

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (très rare).

Gyrosigma wansbeckii (Donkin) Cleve
var. *wansbeckii*
(fig. 43, 44, 48)

Cleve (1894), p. 119. Hendey (1964), p. 248, pl. 35, fig. 5. *Pleurosigma wansbeckii* (Peragallo, 1890-1891, p. 19, pl. 7, fig. 23-27).

Valves linéaires, légèrement sigmoïdes, aux extrémités obtuses. Raphé droit ou légèrement ondulé, faiblement oblique et excentrique aux extrémités. Aire centrale oblongue et présentant sur la face interne deux barres centrales régulières et continues. Stries finement ponctuées et plus denses dans le patron longitudinal. Stries longitudinales défléchies vers les marges dans la région centrale de la valve.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Longit.
33	93-166 µm	12-14 µm	17-20	21-24

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (commun).

Gyrosigma wansbeckii var. *minuta* nov. var.
(fig. 45, 46)

Valvae lineares, modice sigmoideae, obtusis extremitatibus. Raphe recta vel modice undulata, leviter obliqua, atque in extremitatibus marginis appropinquans. Area centralis oblonga, paululum inaequalis. Striae tenuiter punctatae, in longitudinale ordinatione modice densiores. Longitudinales striae in valvae centrale area ad margines deflexae.

Striae in 10 µm

Numerus	Longitudo	Latitudo	Perpendi- culares	Longitu- dinales
7	59-74 µm	6-8 µm	24-26	26-28

Valves linéaires, légèrement sigmoïdes, aux extrémités obtuses. Raphé droit ou légèrement ondulé, faiblement oblique et se rapprochant des marges aux extrémités. Aire centrale oblongue et quelque peu asymétrique. Stries finement ponctuées et légèrement plus denses dans le patron longitudinal. Stries longitudinales défléchies vers les marges dans la région centrale de la valve.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Longit.
7	59-74 µm	6-8 µm	24-26	26-28

Holotype: sur blocs rocheux de l'étage intertidal, Métis, Co. Matane, Québec. Coll. A. Cardinal, 04.08.1981. Département de biologie, Université Laval, Québec, lame n° 171-1, déposé aux Musées nationaux du Canada (Division de la Botanique), Ottawa (CANA n° 22080).

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud (très rare).

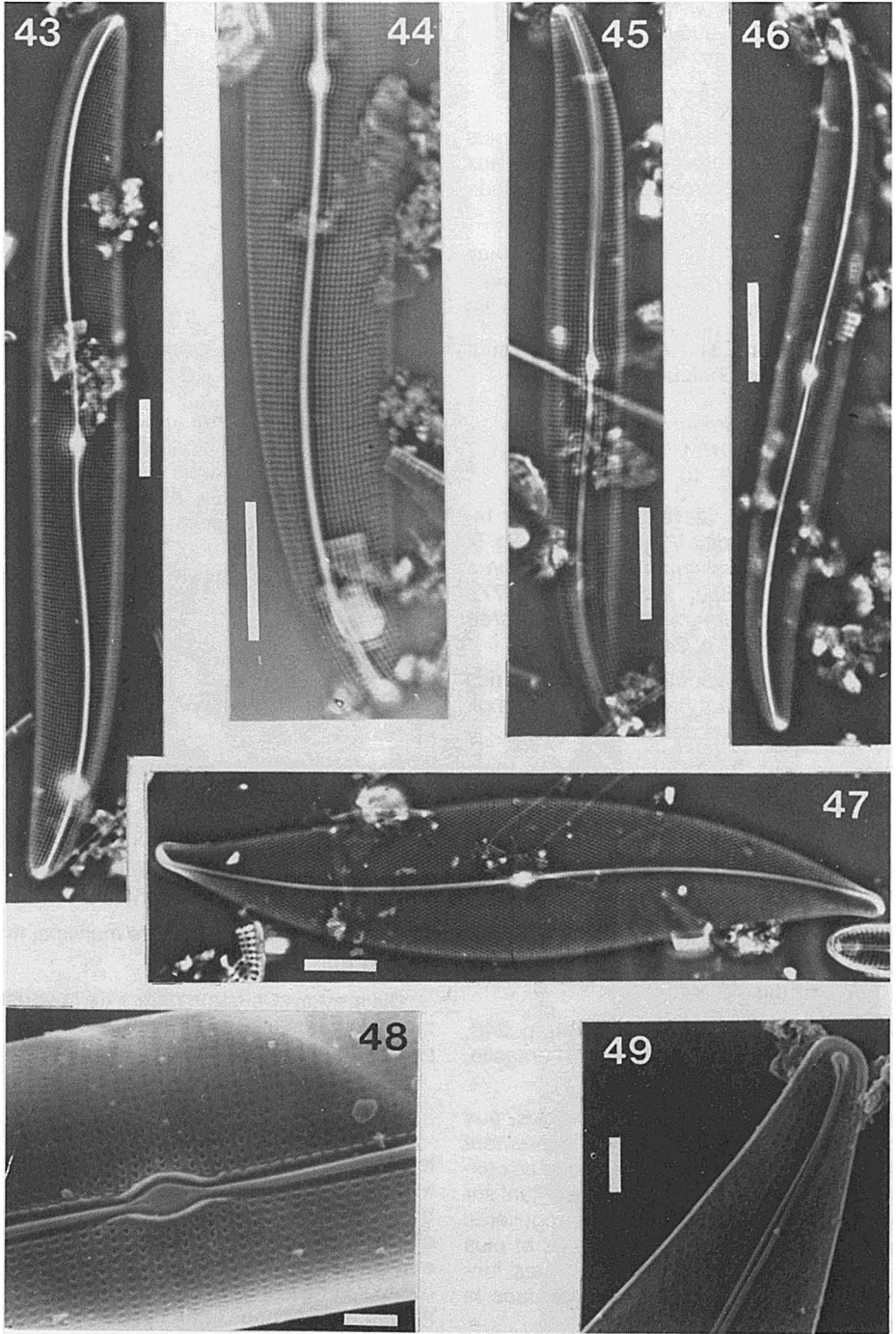
Discussion: Ce taxon diffère de la variété nominale par une taille nettement plus réduite et un patron de stries perpendiculaires plus dense.

Genre *Pleurosigma* W. Smith

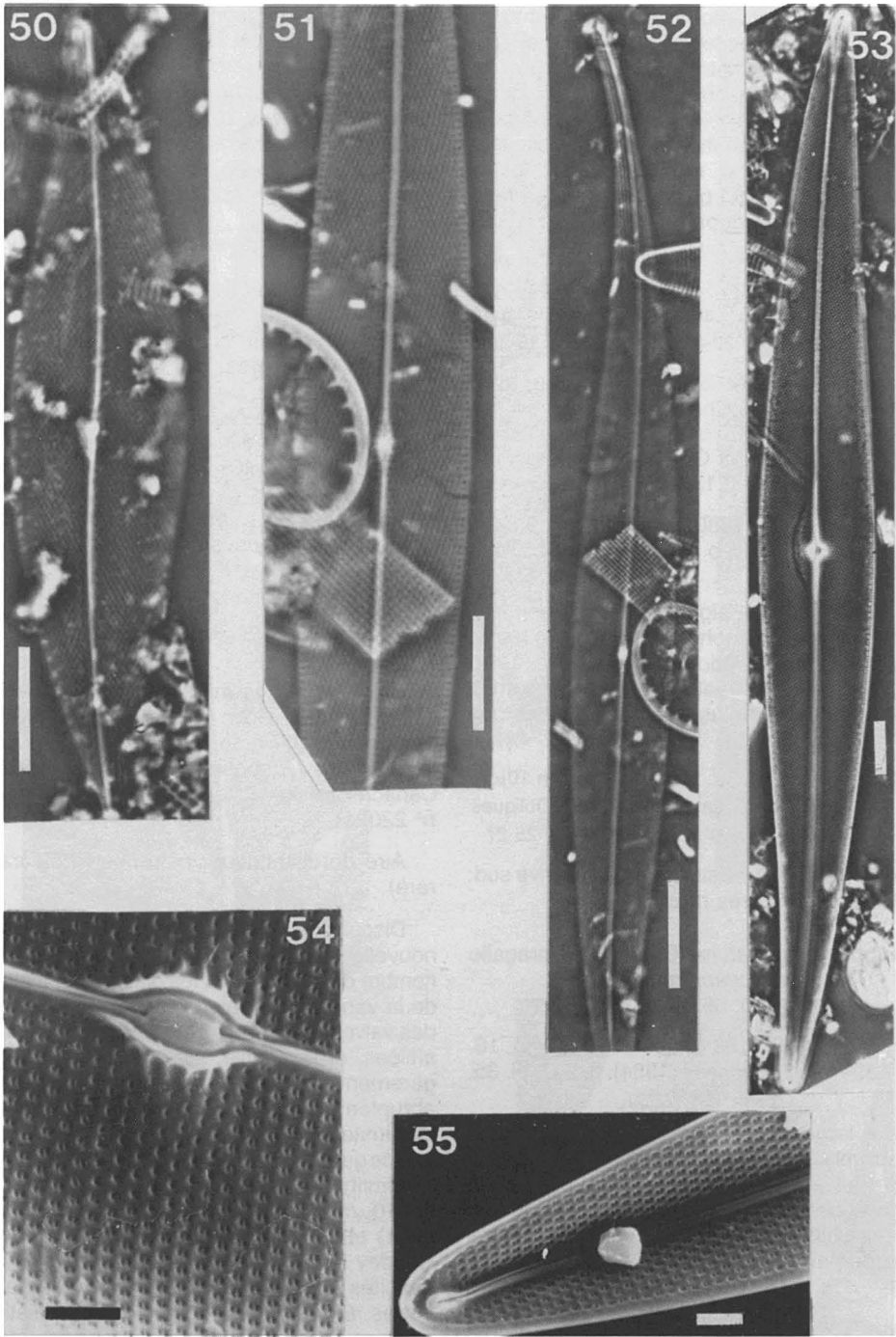
Cellules généralement solitaires. Valves de formes linéaire à lancéolée, faiblement ou fortement sigmoïdes. Raphé plus ou moins sigmoïde bordé d'une aire axiale très étroite. Stries plus ou moins finement ponctuées, ces ponctués étant constituées d'une ou de deux perforations, organisées en rangées transversales et obliques. Absence de bandes intercalaires.

Pleurosigma aestuarii (Brébisson) W. Smith
var. *aestuarii*
(fig. 47, 49)

Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 164, pl. 33, fig. 9. Hendey (1964), p. 247, pl. 36, fig. 5.



Figures 43-49. Figures 43, 44, 48. *Gyrosigma wansbeckii* (fig. 43, vue valvaire; fig. 44, demi-valve; fig. 48 MEB, vue interne, centre). Figures 45, 46. *Gyrosigma wansbeckii* var. *minuta*, vue valvaire. Figures 47, 49. *Pleurosigma aestuarii* (fig. 47, vue valvaire; fig. 49 MEB, vue interne, apex). Échelles: 2 μm (fig. 48, 49), 10 μm (fig. 43-47).



Figures 50-55. Figure 50. *Pleurosigma minutum*, vue valvaire. Figures 51, 52. *Pleurosigma clevei*, vue valvaire. Figures 53-55. *Pleurosigma delicatulum* (fig. 53, vue valvaire; fig. 54 MEB, vue interne, centre; fig. 55 MEB, vue interne, apex). Échelles: 2 μm (fig. 54, 55), 5 μm (fig. 51), 10 μm (fig. 50, 52, 53).

Valves largement lancéolées, nettement sigmoïdes, aux extrémités légèrement sub-rostrées. Raphé sigmoïde, se maintenant au centre de la valve, sauf à l'extrémité où il devient sub-marginal. Aire centrale petite et oblongue. Stries finement ponctuées, les ponctuations étant constituées d'une seule perforation, et équidistantes, organisées en quinconce sur presque toute la surface de la valve mais se coupant à angle droit à l'extrémité (fig. 49).

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Obliques
19	90-128 µm	20-31 µm	19-22	19-20

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (rare).

Pleurosigma clevei Grunow var. *clevei*
(fig. 51, 52)

Cleve & Grunow (1880), p. 52, pl. 3, fig. 70a. Peragallo (1890-1891), p. 13, pl. 5, fig. 17. Cleve (1894), p. 37.

Valves lancéolées, sigmoïdes, aux apex longuement atténués. Raphé central et droit sauf aux extrémités où il adopte la courbure de la valve. Aire centrale petite et oblongue. Stries obliques légèrement plus denses que les stries perpendiculaires.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Obliques
3	122-152 µm	10-12 µm	22-23	25-27

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (très rare).

Pleurosigma cuspidatum (Cleve) H. Peragallo
var. *cuspidatum*
(fig. 56, 57)

Peragallo (1890-1891), p. 12, pl. 5, fig. 16. Cleve (1894), p. 35. Hendey (1964), p. 247, pl. 35, fig. 6.

Valves largement lancéolées, non sigmoïdes, aux extrémités aiguës et légèrement rostrées. Raphé droit en position centrale. Aire centrale évidente et circulaire. Stries grossièrement ponctuées, les obliques très légèrement plus denses que les perpendiculaires.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Obliques
8	76-98 µm	21-27 µm	19-24	21-26

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (rare).

Pleurosigma decorum var. *quebecensis* nov. var.
(fig. 61, 62)

Valvae lanceolatae, distinctae sigmoideae, acutis extremitatibus. Raphe obliqua, sigmoidea, in extremitatibus margines attingens. Area centralis parva et circularis. Striae tenuiter punctatae, perpendicularibus striis obliquis densioribus; striae obliquae gradatim cum raphe parallelae evidentes, in extremitatibus undulantes atque transversales strias subangulo 90° decussantes.

Numerus	Longitudo	Latitudo	Striae in 10 µm	
			Perpendi- culares	Obliquae
1	202 µm	18 µm	19	16

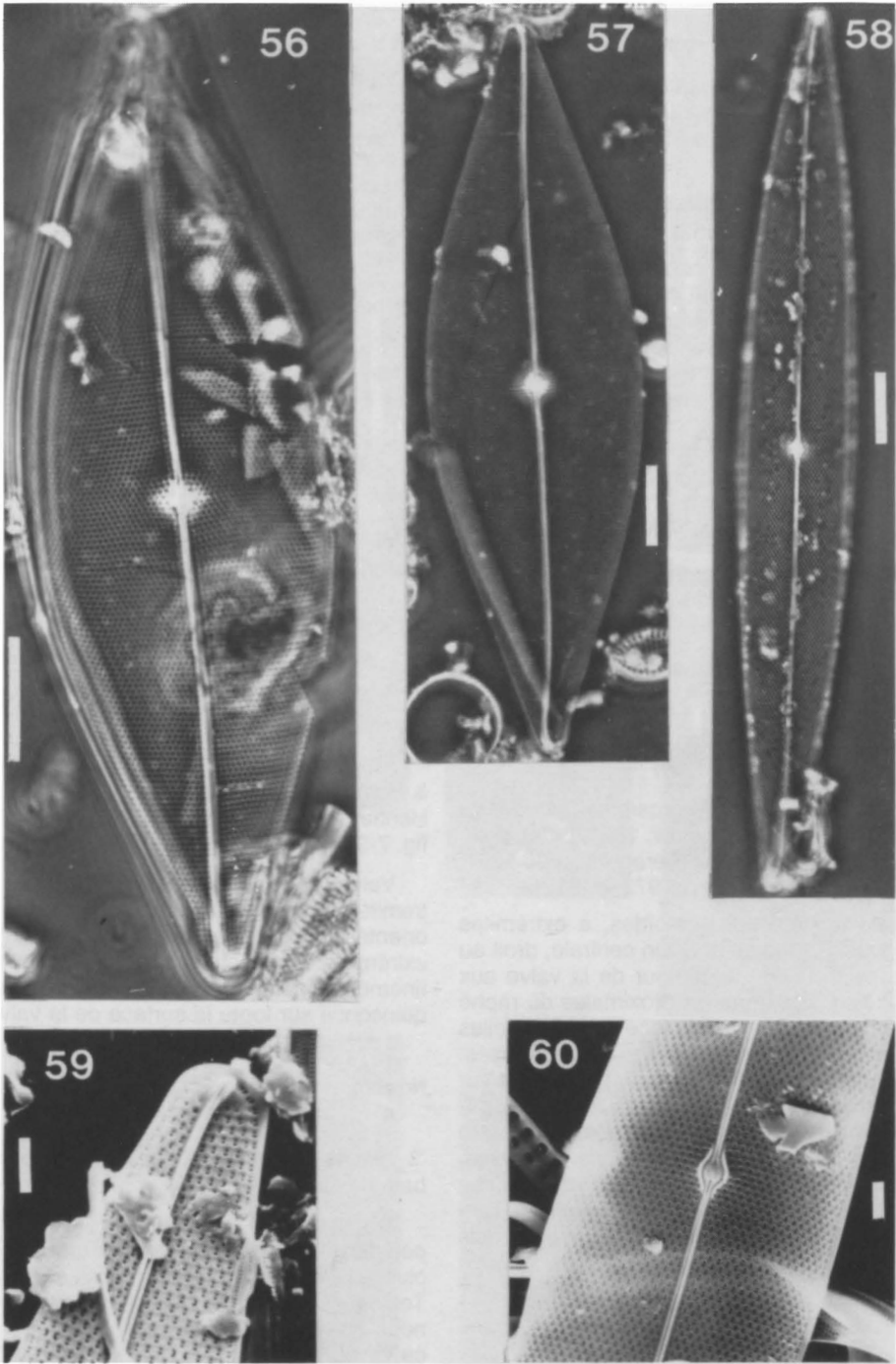
Valves lancéolées, nettement sigmoïdes, aux extrémités aiguës. Raphé oblique, sigmoïde, atteignant les marges aux extrémités. Aire centrale petite et circulaire. Stries finement ponctuées, les perpendiculaires plus denses que les obliques; les stries obliques devenant graduellement parallèles au raphé et ondulantes aux extrémités, et coupant les transversales à angle droit.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 µm	
			Perp.	Obliques
1	202 µm	18 µm	19	16

Holotype: étage médiolittoral, baie des Chaleurs, Québec. Coll. A. Cardinal, 07.1983. Département de biologie, Université Laval, Québec, lame n° 649-4, déposé aux Musées nationaux du Canada (Division de la Botanique), Ottawa (CANA n° 22081).

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Discussion: Nous croyons devoir créer une nouvelle variété pour ce taxon puisqu'un certain nombre de caractéristiques différent suffisamment de la variété nominale pour le justifier. La forme des valves offre des extrémités sensiblement plus effilées, et leur taille, surtout la largeur, est légèrement inférieure. Le raphé courbe moins abruptement pour se rapprocher des marges aux extrémités. Les stries obliques sont plus denses que ce qui est rapporté dans la description originale de Smith (1853) pour *P. decorum* var. *decorum* (14/10 µm) et dans les travaux de Peragallo (1890-1891) et de Van Heurck (1880-1885); toutefois Hendey (1964) et John (1983) ont observé des densités de stries obliques comparables aux nôtres. Enfin, et c'est à notre sens la distinction majeure, les stries obliques deviennent aux extrémités tout à fait perpendiculaires aux stries transversales, créant ainsi un patron croisé plutôt qu'en quinconce. Nos observations du *P. decorum* var. *decorum* des collections de Smith (W. Smith, n° 132, Ipswich, *Pleurosigma decorum* W. Smith — isotype) nous ont permis de constater que



Figures 56-60. Figures 56, 57. *Pleurosigma cuspidatum*, vue valvaire. Figures 58-60. *Pleurosigma intermedium* (fig. 58, vue valvaire; fig. 59 MEB, vue interne, apex; fig. 60 MEB, vue interne, centre). Échelles: 2 μm (fig. 59, 60), 10 μm (fig. 56-58).

chez cet isotype les stries conservaient leur patron en quinconce jusqu'aux extrémités.

Pleurosigma delicatulum W. Smith
var. *delicatulum*
(fig. 53-55)

Smith (1853), p. 64, pl. 21, fig. 202. Cleve (1894), p. 37. Hendey (1964), p. 243. Johansen & Rushforth (1981), p. 352, pl. 4, fig. 7.

Valves longuement lancéolées, très légèrement sigmoïdes, graduellement effilées jusqu'aux extrémités aiguës. Raphé en position centrale sur toute la valve. Aire centrale petite et oblique, présentant sur la face interne des barres centrales régulières et d'égale longueur d'où partent, vers la périphérie, de courtes extensions siliceuses évidentes. Stries équidistantes, finement ponctuées, ces ponctuations étant constituées de perforations simples autour de l'aire centrale, puis doubles sur le reste de la valve (fig. 54).

Stries en 10 µm				
Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
23	202-337 µm	19-24 µm	19-22	18-22

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (rare).

Pleurosigma elongatum var. *fallax* (Grunow) Cleve
(fig. 65-69)

Cleve (1894), p. 38. *Pleurosigma* (*elongatum* var. ?) *fallax* (Cleve & Grunow, 1880, p. 50, pl. 3, fig. 66). *Pleurosigma fallax* (Peragallo, 1890-1891, p. 7, pl. 2, fig. 23; Hendey, 1973, p. 312).

Valves lancéolées, sigmoïdes, à extrémités sub-aiguës. Raphé en position centrale, droit au centre, puis suivant le contour de la valve aux extrémités. Les extrémités proximales du raphé sont très rapprochées sur la face externe où elles courbent abruptement dans des sens opposés. Aire centrale petite et oblongue, présentant sur la face interne des barres centrales lisses, généralement d'égale longueur de part et d'autre du nodule central, sans extensions siliceuses. Stries équidistantes et finement ponctuées, ces ponctuations étant constituées d'une simple rangée de perforations autour de l'aire centrale, puis de perforations doubles sur le reste de la valve (fig. 66).

Stries en 10 µm				
Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
86	104-216 µm	15-22 µm	20-24	19-25

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (commun).

Pleurosigma elongatum var. *gracilis* Grunow
(fig. 63, 64)

Cleve & Grunow (1880), p. 50. Peragallo (1890-1891), p. 7, pl. 2, fig. 20-21.

Valves lancéolées, légèrement sigmoïdes et aux extrémités sub-aiguës. Raphé en position centrale, droit au centre, puis suivant les contours de la marge et s'en rapprochant légèrement aux extrémités. Aire centrale petite et orbiculaire. Stries finement ponctuées, régulièrement plus denses dans le patron perpendiculaire.

Stries en 10 µm				
Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
5	162-285 µm	24-27 µm	19-20	17

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord (très rare).

Discussion: Ce taxon est, de toute évidence, très voisin du *Pleurosigma elongatum* var. *fallax*; seuls l'en distinguent la largeur légèrement plus grande des valves et un patron de stries obliques régulièrement moins dense. Une étude plus approfondie s'impose toutefois et nous maintenons pour l'instant la présente appellation.

Pleurosigma aff. *formosum* W. Smith
var. *formosum*
(fig. 74, 75)

Smith (1853), p. 63, pl. 20, fig. 195. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 156, pl. 30, fig. 1-3. Hendey (1964), p. 242. John (1983), p. 132, pl. 55, fig. 7-9.

Valves linéaires-lancéolées, sigmoïdes, à extrémités largement sub-obtuses. Raphé nettement orienté en diagonale, atteignant les marges aux extrémités. Aire centrale petite et oblongue. Stries finement ponctuées, équidistantes, disposées en quinconce sur toute la surface de la valve.

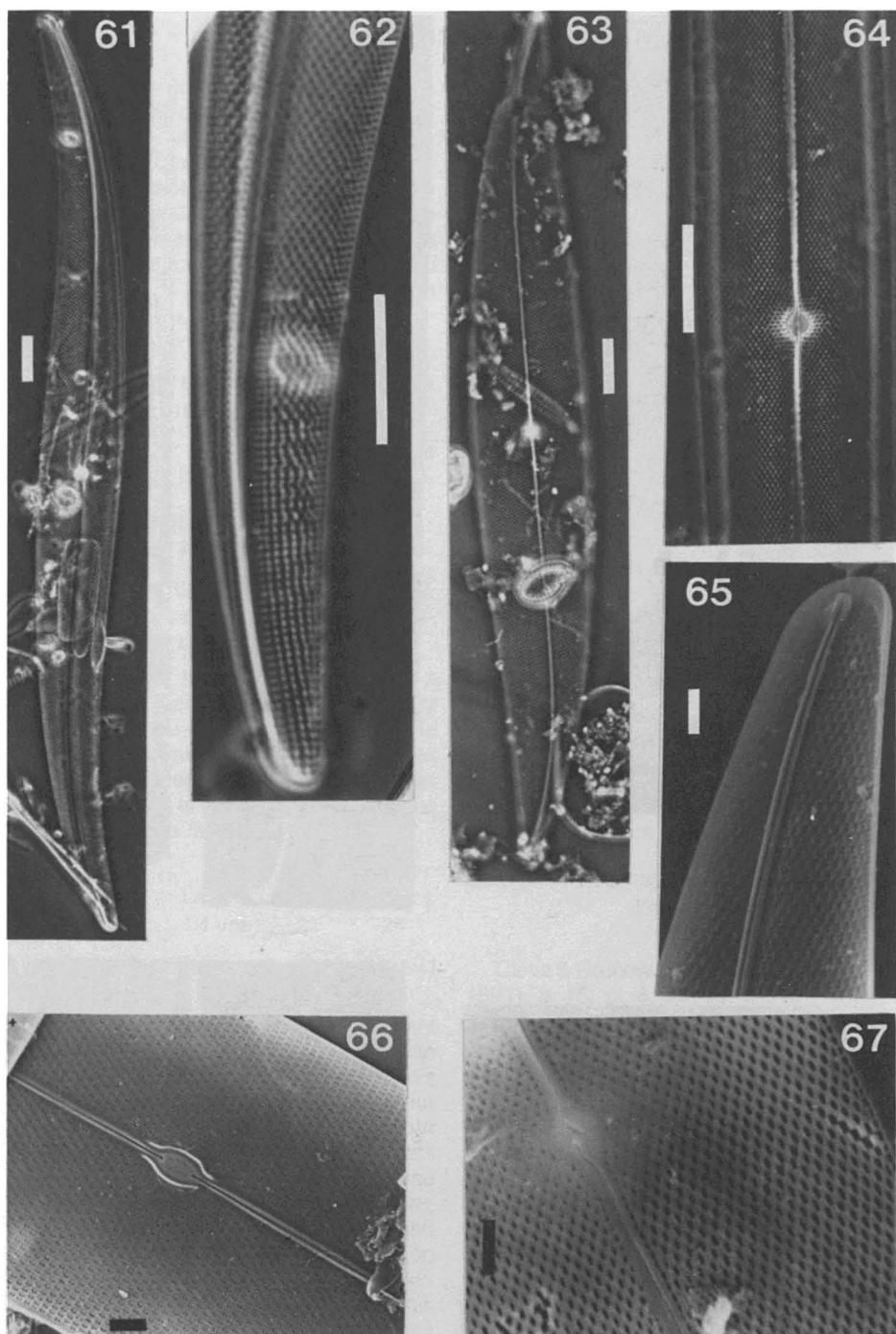
Stries en 10 µm				
Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
8	180-272 µm	28-30 µm	16-18	16-17

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (rare).

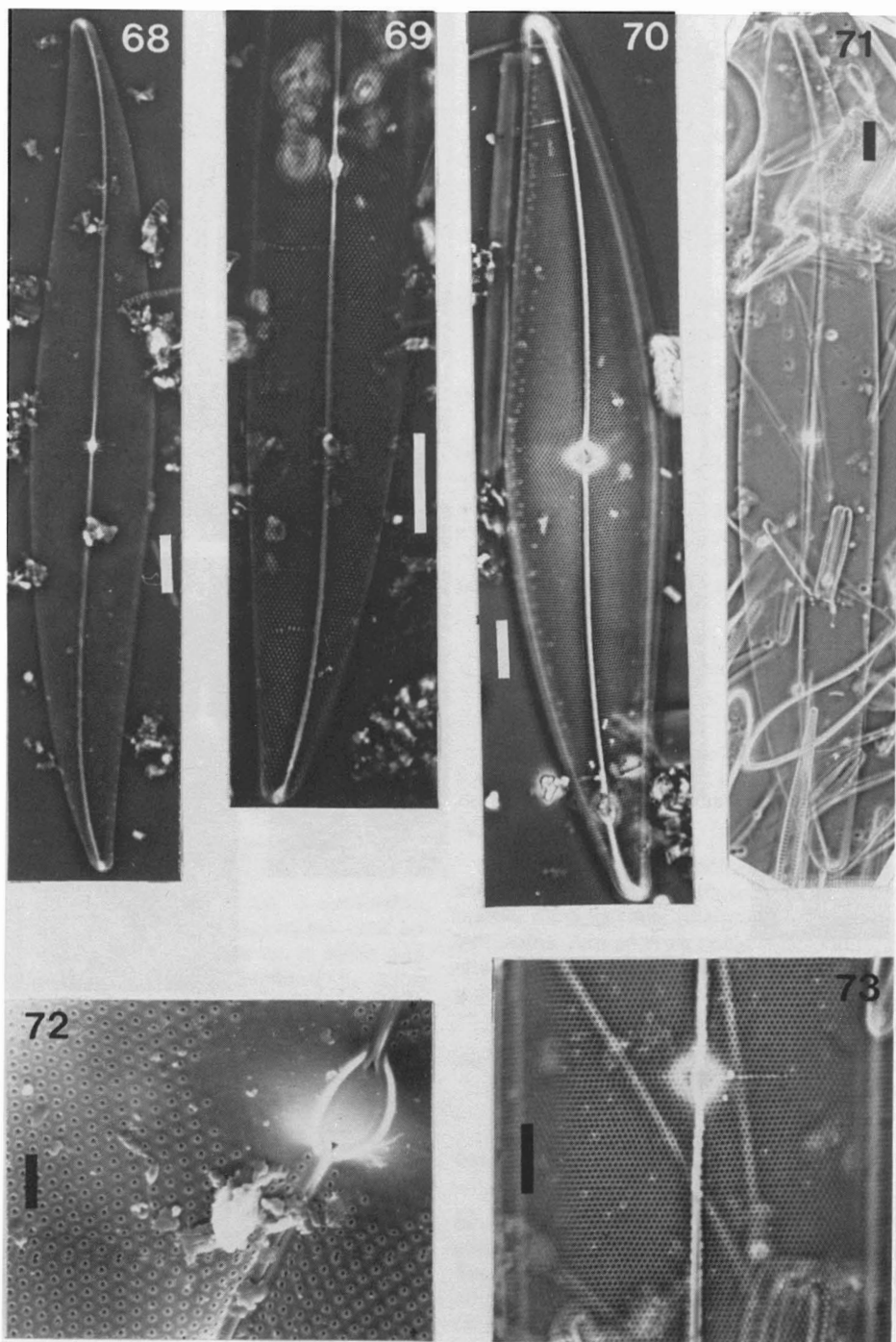
Discussion: Le présent taxon s'éloigne quelque peu des descriptions existantes, tant par sa taille plus réduite que par un patron de stries plus dense. Toutes les autres caractéristiques correspondant, nous préférons pour l'instant le maintenir sous ce vocable.

Pleurosigma intermedium W. Smith
var. *intermedium*
(fig. 58-60)

Smith (1853), p. 64, pl. 21, fig. 200. Van Heurck (1880-1885), p. 116, pl. 18, fig. 6. Peragallo (1890-



Figures 61-67. Figures 61, 62. *Pleurosigma decorum* var. **quebecensis** (fig. 61, vue valvaire; fig. 62, détail des stries à l'apex). Figures 63, 64. *Pleurosigma elongatum*, var. *gracilis* (fig. 63, vue valvaire; fig. 64, centre, détail des stries). Figures 65-67. *Pleurosigma elongatum* var. *fallax* (fig. 65 MEB, vue interne, apex; fig. 66 MEB, vue interne, centre; fig. 67 MEB, vue externe, centre). Échelles: 2 μ m (fig. 65-67), 10 μ m (fig. 61-64).



Figures 68-73. Figures 68, 69. *Pleurosigma elongatum* var. *fallax* (fig. 68, vue valvaire; fig. 69, demi-valve). Figures 70, 72. *Pleurosigma strigosum* (fig. 70, vue valvaire; fig. 72 MEB, vue interne, centre). Figures 71, 73. *Pleurosigma* aff. *latiusculum* (fig. 71, vue valvaire; fig. 73, centre, détail des stries). Échelles: 2 μm (fig. 72), 10 μm (fig. 68-71, 73).

1891), p. 13, pl. 5, fig. 27, 28. Hendey (1964), p. 244. John (1983), p. 133, pl. 55, fig. 12.

Valves lancéolées, non sigmoïdes, à extrémités aiguës. Raphé central, droit sur toute sa longueur sauf à la toute extrémité où il courbe très légèrement se rapprochant quelque peu des marges. Aire centrale petite et oblongue, bordée à l'intérieur par des barres centrales régulières et d'égale longueur. Stries finement ponctuées, à peu près équidistantes, ces ponctuations étant simples au voisinage immédiat de l'aire centrale et doubles sur le reste de la valve.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
30	91-292 µm	16-24 µm	19-24	20-22

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Anticosti; baie des Chaleurs (rare).

Pleurosigma aff. *latiusculum* H. Peragallo
(fig. 71, 73)

Peragallo (1890-1891), p. 15, pl. 6, fig. 12. *Pleurosigma* (*Rhoicosigma*) *stuxbergii* var. *latiuscula* (Cleve, 1894, p. 41).

Valves lancéolées, légèrement sigmoïdes, à extrémités obtuses. Raphé orienté très légèrement en diagonale, droit au centre, puis adoptant le contour sigmoïde des valves aux extrémités. Stries grossièrement ponctuées, légèrement plus denses dans le patron oblique, et disposées en quinconce sur toute la surface de la valve.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
1	215 µm	34 µm	22	24

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud (très rare).

Discussion: Ce spécimen semble suffisamment voisin du *Pleurosigma latiusculum* H. Peragallo pour que nous l'y rattachions. Il en diffère toutefois par une largeur plus grande — le rapport longueur / largeur demeurant toutefois le même — et par un patron de stries légèrement plus dense, mais pas suffisamment pour justifier la création d'une nouvelle entité taxonomique sur ce seul critère, d'autant plus que, semble-t-il, un seul spécimen a également été observé par Peragallo. Ce taxon pourrait d'autre part être rapproché du *P. praelongum* Cleve de par la nature des stries, mais les extrémités proportionnellement plus obtuses et la forme plus linéaire de la valve l'en éloignent.

Pleurosigma minutum Grunow
(fig. 50)

Cleve (1894), p. 41, fig. 19. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 164, pl. 33, fig. 11. *Pleu-*

rosigma aestuarii var. *minuta* (Cleve & Grunow, 1880, p. 52).

Petite espèce aux valves lancéolées et sigmoïdes, à extrémités sub-aiguës. Raphé légèrement sigmoïde. Aire centrale petite et oblongue. Stries très finement ponctuées, équidistantes et en un patron très serré.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
5	62-70 µm	13-14 µm	26-27	26-27

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; baie des Chaleurs (très rare).

Pleurosigma praelongum Cleve
(fig. 77-80)

Cleve (1894), p. 39. Cleve (1895), pl. 1, fig. 2. Boyer (1927), p. 475.

Valves linéaires-lancéolées, à extrémités sub-obtuses. Raphé droit ou légèrement ondulé, en position centrale sauf aux extrémités où il se rapproche des marges. Aire centrale petite et oblongue. Stries grossièrement ponctuées, les obliques présentant un patron légèrement plus dense que les perpendiculaires.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
3	347-383 µm	32-36 µm	19-20	20-22

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord; baie des Chaleurs (très rare).

Pleurosigma salinarum (Grunow) Cleve & Grunow
var. *salinarum*
(fig. 76)

Cleve & Grunow (1880), p. 54. Peragallo (1890-1891), p. 16, pl. 6, fig. 16. Cleve (1894), p. 39. Hustedt (1930), p. 228, fig. 344. Patrick & Reimer (1966), p. 333, pl. 27, fig. 2a-2c. John (1983), p. 134, pl. 56, fig. 8-10.

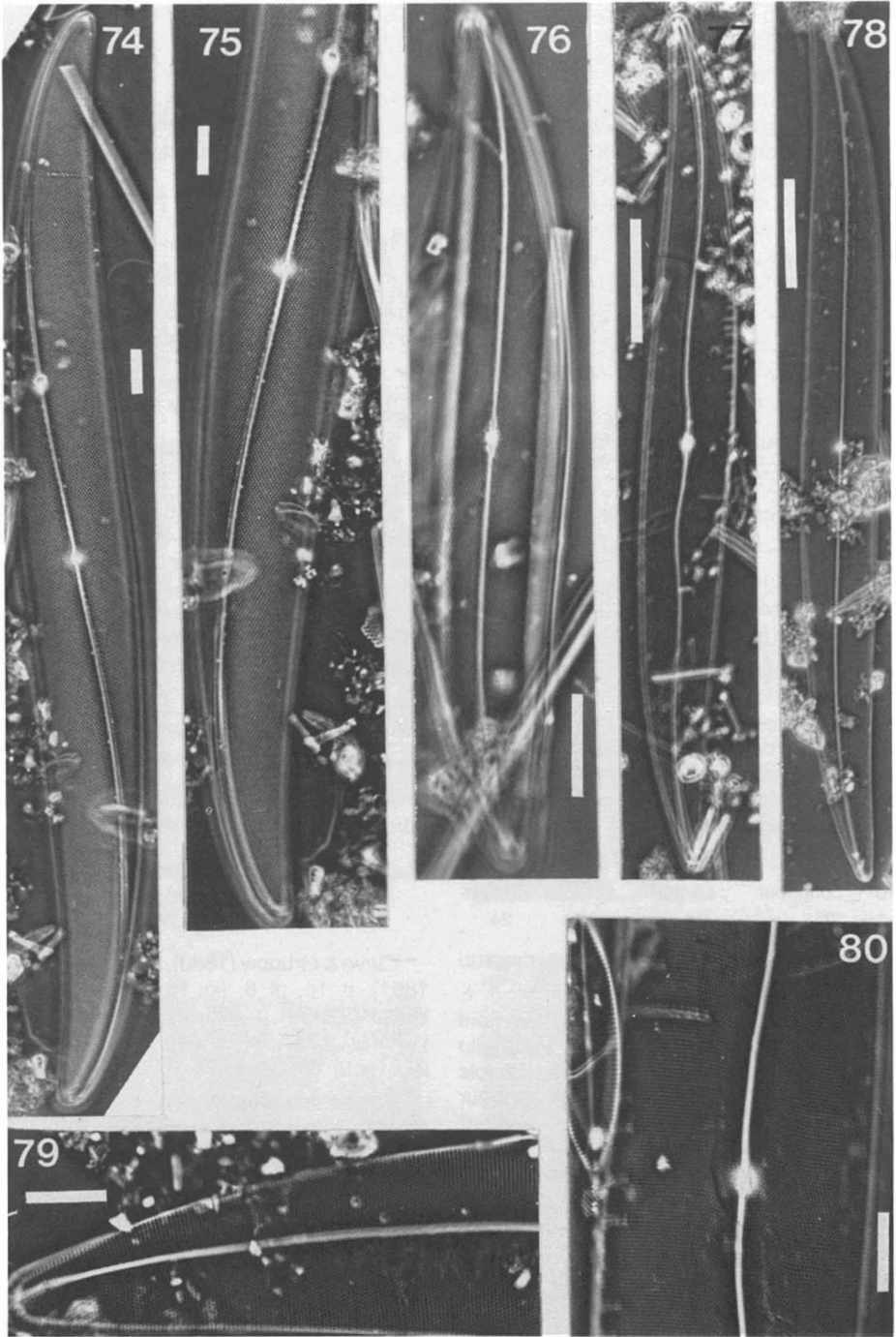
Valves linéaires lancéolées, légèrement sigmoïdes, à extrémités sub-aiguës. Raphé droit au centre de la valve, courbé aux extrémités où il se rapproche des marges. Aire centrale petite et allongée. Stries denses et finement ponctuées, les perpendiculaires plus distantes que les obliques.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
1	86 µm	14 µm	23	27

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Pleurosigma strigosum W. Smith var. *strigosum*
(fig. 70, 72)



Figures 74-80. Figures 74, 75. *Pleurosigma* aff. *formosum* (fig. 74, vue valvaire; fig. 75, demi-valve). Figure 76. *Pleurosigma salinarum*, vue valvaire. Figures 77-80. *Pleurosigma praelongum* (fig. 77, 78, vue valvaire; fig. 79, apex; fig. 80, centre). Échelles: 10 μ m (fig. 74-76, 79, 80), 50 μ m (fig. 77, 78).

Smith (1853), p. 64, pl. 21, fig. 203. Hende (1964), p. 246, pl. 36, fig. 7. Rao & Lewin (1976), p. 195, fig. 230-233.

Valves lancéolées, sigmoïdes, à extrémités sub-aiguës. Raphé sigmoïde, se rapprochant des marges aux extrémités. Aire centrale relativement large comprenant, sur la face interne, une barre centrale de chaque côté du nodule central, au-delà desquelles on observe une aire transapicale dépourvue de stries (pseudo-stauros?) (fig. 72) très semblable à ce qui peut être observé chez le *Pleurosigma angulatum* (Schrader, 1973), d'où le rapprochement possible et déjà suggéré par quelques auteurs entre ces deux espèces. Stries grossièrement ponctuées, ces ponctuations étant constituées d'une seule perforation sur toute la surface de la valve. Stries généralement équidistantes, mais parfois les perpendiculaires sont légèrement plus denses que les obliques.

Stries en 10 µm

Nombre	Longueur	Largeur	Perp.	Obliques
23	156-212 µm	28-34 µm	18-21	16-19

Aire de distribution: baie des Chaleurs (rare).

Remerciements

Nous adressons nos sincères remerciements au Conseil des recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, de même qu'au Fonds F.C.A.R. du Québec, pour leur appui financier à A. C. (subvention pour dépenses courantes et subvention thématique du C.R.S.N.G., subvention d'équipe du Fonds F.C.A.R.) et au GIROQ (subvention d'infrastructure des deux organismes) dans le cadre duquel ce travail a été réalisé. Nous sommes également redevables au ministère des Approvisionnements et Services du Canada qui, avec l'appui du Musée national des sciences naturelles, acceptait de financer une partie importante de ce projet. Merci aussi aux Drs C. W. Reimer de l'Academy of Natural Sciences de Philadelphie et M. Ricard du Musée national d'histoire naturelle de Paris qui nous ont donné accès à leurs précieuses collections. Nos remerciements s'adressent enfin au Département de mines et métallurgie de l'Université Laval, et plus particulièrement à M. J.-P. Tremblay, qui a mis à notre disposition un microscope électronique à balayage, de même qu'à M. G. Plante pour l'excellent travail d'impression de multiples photomicrographies. Enfin, nous sommes reconnaissants au Dr. Reimer Simonsen pour son évaluation critique de ce manuscrit.

Références

- BOYER, C. S., 1916. The Diatomaceae of Philadelphia and vicinity. — J. B. Lippincott Co., Philadelphia, 143 p., 40 pl.
- BOYER, C. S., 1927. Synopsis of North American Diatomaceae. II. Naviculatae, Surirellatae. — Proc. Acad. Sci. Philad., 79 (suppl.): 229-583.
- CARDINAL, A., M. POULIN & L. BÉRARD-THERIAULT, 1984. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 4. Naviculales, Naviculaceae (à l'exclusion des genres *Navicula*, *Donkinia*, *Gyrosigma* et *Pleurosigma*). — Naturaliste can., 111: 369-394.
- CLEVE, P. T., 1873. On diatoms from the Arctic sea. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 1: 3-28.
- CLEVE, P. T., 1894. Synopsis of the naviculoid diatoms. 1. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 28: 1-194.
- CLEVE, P. T., 1895. Synopsis of the naviculoid diatoms. 2. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 27: 1-235.
- CLEVE, P. T. & A. GRUNOW, 1880. Beiträge zur Kenntniss der artischen Diatomeen. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 17: 1-121.
- CLEVE-EULER, A., 1952. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. — K. svenska VetenskAkad. Handl., Fjärde Ser., 3: 1-153, fig. 1318-1583.
- COX, E. J., 1977. Raphe structure in naviculoid diatoms as revealed by the scanning electron microscope. — Nova Hedwigia, Beih., 54: 261-274.
- COX, E. J., 1981. The use of chloroplasts and other features of the living cell in the taxonomy of naviculoid diatoms. — Pages 115-135 in R. Ross (ed.). Proceedings of the 6th Symposium on recent and fossil diatoms. Otto Koeltz, Koenigstein, 487 p.
- COX, E. J., 1983a. Observations on the diatom genus *Donkinia* Ralfs in Pritchard. 2. Frustular studies and intraspecific variation. — Bot. mar., 26: 553-566.
- COX, E. J., 1983b. Observations on the diatom genus *Donkinia* Ralfs in Pritchard. 3. Taxonomy. — Bot. mar., 26: 567-580.
- GRUNOW, A., 1884. Die Diatomeen von Franz Josefs-Land. — Abh. math.-Naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz, 48: 53-112.
- HENDEY, N. I., 1964. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. V. Bacillariophyceae (Diatoms). — Her Majesty's Stationery Office, London, 317 p., 45 pl.
- HENDEY, N. I., 1973. Some benthic diatoms from the coast of Cornwall in the neighbourhood of Porthleven. — Nova Hedwigia, Beih., 45: 291-332.
- HUSTEDT, F., 1930. Bacillariophyta (Diatomeae). — Pages 1-466 in A. Pascher (ed.). Die Süsswasser Flora Mitteleuropas. G. Fisher, Jena, 466 p.
- JOHANSEN, J. R. & S. R. RUSHFORTH, 1981. Diatoms of surface waters and soils of selected oil shale lease areas of eastern Utah. — Nova Hedwigia, 34: 333-391.
- JOHN, J., 1983. The diatom flora of the Swan river estuary, western Australia. — Bibliotheca Phycologica, 64: 1-359.
- NAVARRO, J. N., 1982. A survey of the marine diatoms of Puerto Rico. V. Suborder Raphidineae: families Achnantheae and Naviculaceae. — Bot. mar., 25: 321-338.
- PATRICK, R. & C. W. REIMER, 1966. The diatoms of the United States, exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 1. — Monogr. 13, Acad. nat. Sci., Philadelphia, 688 p.

- PERAGALLO, H., 1890-1891. Monographie du genre *Pleurosigma* et des genres alliés. — *Le Diatomiste*, 1: 1-35, 10 pl.
- PERAGALLO, H. & M. PERAGALLO, 1897-1908. Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. — M. J. Tempère, Grez-sur-Loing, 492 p., 137 pl.
- POULIN, M. & A. CARDINAL, 1982. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Québec, Canada). 1. Family Naviculaceae. — *Can. J. Bot.*, 60: 1263-1278.
- POULIN, M., L. BÉRARD-TERRIAULT & A. CARDINAL, 1984. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 1. Cocconeioideae (Achnanthes, Achnantheaceae). — *Naturaliste can.*, 111: 45-61.
- PROSCHKINA-LAVRENKO, A. I., 1950. Diatomovyi analiz. Opredelitel'iskopaemykh i sovremennykh diatomyk vodoroslei. — A. N. Krishtofoviua (ed.). Gosudarstvennoe Izdatel. geologueskoi literat. Botan. Inst. im. V. L. Komarova Akad. Nauk. S.S.S.R., 3: 1-198, 117 pl.
- RAO, V. N. R. & J. LEWIN, 1976. Benthic marine diatom flora of False Bay, San Juan Island, Washington. — *Syesis*, 9: 173-213.
- SCHRADER, H.-J., 1973. Type of raphe structures in the diatoms. — *Nova Hedwigia, Beih.*, 45: 195-230.
- SIMONSEN, R., 1959. Neue Diatomeen aus der Ostsee. — *Kieler Meeresforsch.*, 16: 126-130.
- SIMONSEN, R., 1962. Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee. — *Intl. Rev. gesamten Hydrobiol., systematische Beih.*, 1: 1-144, 4 pl.
- SMITH, W., 1853. A synopsis of the British Diatomaceae. 1. — Taylor & Francis, London, 89 p., 31 pl.
- TYNNI, R., 1978. Über Finnlands rezente und sudfossile Diatomeen. 10. — *Bull. geol. Surv. Finland*, 296: 1-55, 17 pl.
- VAN HEURCK, H., 1880-1885. Synopsis des diatomées de Belgique. — H. van Heurck, Anvers, 235 p., 135 pl.
- VAN HEURCK, H., 1899. Traité des diatomées. — H. Van Heurck, Anvers, 572 p., 35 pl.
- VANLANDINGHAM, S. L., 1967-1979. Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Parts I-VIII. — J. Cramer, Vaduz.
- WISLOUCH, S. M. & R. W. KOLBE, 1916. Novye diatomovye vodorosli iz vodoemov Rossii. — *Zh. Mikrob. (Zeit Mikrobiologie)*, Bd. 3, Fasc. 3-4, S. 263-275.

THE BIOTA OF INTERTIDAL FLATS AT PANGNIRTUNG FIORD, BAFFIN ISLAND, NORTHWEST TERRITORIES

A. AITKEN

Department of Geology, McMaster University
Hamilton (Ontario) L8S 4M1

R. GILBERT

Department of Geography, Queen's University
Kingston (Ontario) K7L 3N6

Résumé

Nous décrivons sommairement le milieu biologique des battures intertidales du fjord de Pangnirtung (côte est de l'île de Baffin). La macrofaune y est représentée par sept phylums d'invertébrés; les mollusques et les polychètes dominent en nombre. La zonation de la macrofaune est apparemment fondée sur le mode alimentaire. Ainsi, on retrouve les détritivores de l'endofaune dans les zones intertidales intérieures alors que les suspensivores et les brouteurs de l'épifaune demeurent cantonnés dans les zones intertidales extérieures. Une variété de macrophytes habitent le milieu intertidal en plus des phaeophycées *Fucus distichus* et *F. vesiculosus*, qui en recouvrent la majeure partie. Cette région de l'Arctique canadien est d'un intérêt biogéographique particulier parce qu'elle est près de la limite nordique de plusieurs taxons nord-atlantiques. L'association de *Littorina saxatilis* (Olivi), *Macoma balthica* (L.), *Balanus balanoides* (L.), *Fucus vesiculosus* (L.), et *Clathromorphum circumscriptum* (Stromfelt) Foslie situe le fjord de Pangnirtung à l'intérieur de la zone subarctique marine.

Abstract

A preliminary description of the biological environment of the intertidal flats, extending from approximately the mean tide level to the low water neap level, at Pangnirtung Fiord, eastern Baffin Island is presented. The macrofauna inhabiting the flats includes representatives from seven invertebrate phyla, of which molluscs and polychaetes are the most abundant. A macrofaunal zonation pattern, based on the mode of feeding, is observed with infaunal deposit-feeders predominating on the inner intertidal flats and suspension-feeders and grazers predominating in the outer intertidal zone. A variety of macroalgae also inhabits the intertidal environment, with the phaeophyceean algae, *Fucus distichus* and *F. vesiculosus* contributing the bulk of the vegetative cover on the intertidal flats. Two boulder barricades (inner and outer) are present and provide habitat for attached species. This region of the Canadian Arctic is of biogeographic interest in that it is situated close to the northern limit of a number of North Atlantic taxa. The association of *Littorina saxatilis* (Olivi), *Macoma balthica* (L.), *Balanus balanoides* (L.), *Fucus vesiculosus* (L.) and *Clathromorphum circumscriptum* (Stromfelt) Foslie, all subarctic species, places Pangnirtung Fiord within the marine Subarctic zone.

Introduction

Investigations carried out by Ellis (1955, 1960), and Ellis & Wilce (1961) provided the initial descriptions of the zonation patterns of the flora and fauna inhabiting the intertidal and shallow water environments of the eastern Canadian Arctic. More recent studies have investigated the zoogeography of molluscs and marine algae (Macpherson, 1971; Lee, 1973, 1980; Lubinsky, 1972, 1980) and invertebrate community associations (Barrie, 1979; Thomson, 1982). Sedimentary processes operating in the intertidal zone of subarctic waters

remain poorly understood. Recent studies have reported on sea ice processes and associated landforms, notably the boulder barricades and randomly distributed ice-rafted boulders observed on subarctic intertidal flats (McLaren, 1980; Rosen, 1980; Lauriol & Gray, 1980; Gilbert & Aitken, 1981; McCann *et al.*, 1981; Drake & McCann, 1982).

This research program was designed to investigate sedimentary processes on subarctic intertidal flats at Pangnirtung Fiord on eastern Baffin Island (Fig. 1). Field observations suggested that

physical processes operating on the intertidal flats influenced the distribution of intertidal biota. This report is a preliminary description of the biological environment of the intertidal flats at Pangnirtung Fiord. This region of the Canadian Arctic is of biogeographic interest in that it is situated close to the northern limit of a number of North Atlantic taxa (Dunbar, 1951; Kent, 1972; Lubinsky, 1980). The delimitation of arctic and subarctic waters is of particular interest to oceanographers because of the fisheries associated with subarctic waters (Dunbar, 1951; McLaren Atlantic Ltd., 1978). In the North Atlantic Ocean the boundary between arctic and subarctic waters has been established where the 3 invertebrates, *Littorina saxatilis* (Oliv), *Mytilus edulis* L., and *Balanus* (*Semibalanus*) *balanoides* (L.) disappear from the shore fauna (Madsen, 1936, 1940; Dunbar, 1951). Observation of the intertidal fauna and flora of Pangnirtung Fiord will contribute to our understanding of the biogeographic classification of this region of the Canadian Arctic.

Physical setting

Pangnirtung Fiord is one of several glacial troughs leading from Penny Ice Cap into Cumberland Sound. The fiord is 43 km long, 2.5 km wide and attains a maximum depth of 160 m (Gilbert, 1978). Except where active talus slopes enter the sea, most of the fiord is bordered with broad, boulder-strewn intertidal flats. For the most part, the flats are less than 200 m wide, except in bays associated with reigels and in the vicinity of Duval River at the hamlet of Pangnirtung where they reach a maximum width of 600 m, and where this study is centred.

Our observations on the physical processes of the intertidal flats and their evolution in the changing Holocene sea levels have been de-

scribed elsewhere (Aitken & Gilbert, 1981; Gilbert & Aitken, 1981; Pullen *et al.*, 1983). The action of sea ice, especially during break-up in June and early July, is the dominant physical process on the intertidal flats. As elsewhere in eastern North America (Rosen, 1979; McCann *et al.*, 1981), it is responsible for the distribution of boulders perched on the intertidal surface and for the development of a prominent boulder barricade along the outer edge of the flats (Fig. 1). The origin of boulder barricades on subarctic intertidal flats is of interest to marine biologists as the barricades influence the distribution of rock-attached organisms within the intertidal zone. The outer boulder barricade originates from transport seaward, during break-up in early summer, of boulders frozen into ice floes on the intertidal flats. At the outer edge of the flats the floes are stopped by sea ice which persists somewhat longer in the spring over the deep-water portions of the fiord (Gilbert & Aitken, 1981). The mechanical action of tides breaking the ice over the intertidal flats, the inflow of warm, fresh water from the land and the reduced albedo of the ice surface due to exposure of sediments frozen into the ice contribute to this phenomenon. Thus, at the critical time for the movement of boulders and finer sediments frozen into ice floes on the intertidal flats, under the influence of winds and tides, the sea ice serves as a dam, preventing the migration of sediment seaward of the edge of the flats. Boulders deposited from ablating ice floes accumulate in a ridge in this region.

At several locations on the intertidal flats, a second zone of concentration of boulders, the inner boulder barricade, occurs behind the outer barricade approximately parallel to it. Gilbert & Aitken (1981) have proposed that the inner barricade represents a boulder barrier which developed during a long period of unchanging sea level approximately 3000 a BP, and which has been lifted up to the present surface of the intertidal flats and somewhat dispersed by the ice-related processes described above.

The substrate upon which the boulders rest is composed of a sand and gravel lag overlying consolidated silty sands in more exposed sites, and finer silts and sands in the protected areas, especially near shore (Gilbert & Aitken, 1981). The underlying finer material may be relict marine sediments incorporated into an offshore platform over which the present intertidal flats have prograded. A variety of sedimentary features has developed on the intertidal surface including small, slowly migrating sand bars in the vicinity of sand beaches, and scour pits and sediment tails around boulders, especially in response to flood tide currents.

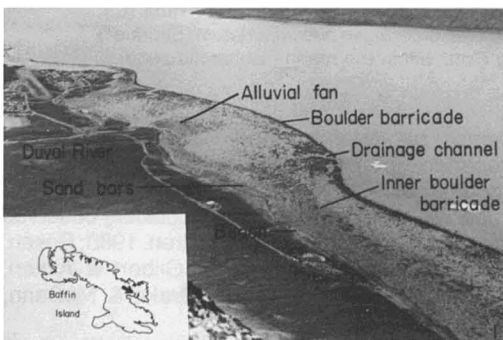


Figure 1. Oblique view from the summit of Mount Duval of the intertidal flats at Pangnirtung, July 28, 1982. Arrow on inset map shows the location of the study site.

Methods and materials

Field work was conducted in Pangnirtung Fiord in the spring and summer of 1980 and 1981. Twenty transects across the intertidal flats were selected for study in order to provide broad coverage of the various habitats occurring in the intertidal zone (Aitken, 1982). The transect lines extended from the mean tide level (MTL) to the low water neap level (LWN) on the shore. Samples of surficial sediments and infaunal benthos were collected at convenient intervals along transect lines. Sampling was restricted to areas which were relatively clear of boulders. This biased sampling design was necessitated by the fact that boulders influence local sedimentation and biological patterns on the intertidal surface. At each site sampling was undertaken within 0.25 m² quadrats. A hand-held box corer was employed to sample the surficial sediments. The volume of sediment retained in the corer was approximately 400 cm³. Five cores were taken in each of 2 contiguous quadrats and pooled to constitute a single sample. A subsample (<100 g) of the surficial sediments was retained for grain size analysis at each sample site. Mechanical analysis of the surficial sediments followed the procedure of Day (1965). Additional subsamples of surficial sediment, each weighing 5-10 g, were analysed for organic matter content by loss on ignition at 475 °C to constant sample weight. All analyses were performed in duplicate.

Quantitative samples of the infaunal benthos were obtained by washing the remainder of the pooled sediment samples through a series of brass sieves (2.00, 1.41, 1.00 mm). Organisms retained on the sieves were preserved for identification at a later date. Epifaunal organisms and attached macroalgae were sampled at random within the intertidal zone. Polychaetous annelids were preserved in 10% buffered formalin-sea water and later transferred to 70% ethanol. Molluscs and all other invertebrates were placed directly in 70% ethanol. Macroalgae specimens were rinsed in 10% buffered formalin-sea water and mounted on herbarium sheets according to the procedure outlined by Taylor (1978).

Results

A list of the invertebrates and macroalgae collected at Pangnirtung is presented in Table I. Additions to those recorded by Ellis (1955) and Kent (1972) are indicated. The presence of *Littorina saxatilis*, *Macoma balthica*, *Balanus balanoides*, and the absence of *Mytilus edulis* in the littoral fauna are of interest in regards to the biogeographic classification of the region. The presence

of *Clathromorphum circumscriptum* and *Fucus vesiculosus* in the littoral flora is of similar interest.

Pangnirtung Fiord is macrotidal, experiencing semidiurnal tides with a mean range greater than 4 m (Gilbert, 1978). In terms of intertidal zonation both the inner and outer intertidal flats lie between MTL and LWN, hence the habitat retains substantial moisture during each tidal cycle when not frozen. The boulder barricades are exposed approximately one hour before the intertidal flats and until one hour after they submerge. Tide pools remain fully submerged on all tides.

The feeding classification schemes of Fauchald & Jumars (1979) and Walker & Bambach (1974) have been employed to organize the invertebrate macrofauna into groups based on their mode of feeding. From this, a zonation pattern emerges with infaunal deposit-feeders predominating in the inner intertidal zone, and suspension-feeders and grazers predominating in the outer intertidal zone (Fig. 2). The relative abundance of the most common members of the infauna are presented in Table II. The pattern of zonation of the macroalgae at Pangnirtung is described by Kent (1972). *Fucus distichus*, *Fucus vesiculosus*, *Pilayella littoralis* and *Clathromorphum circumscriptum* are abundant in the intertidal zone at Pangnirtung. Macroalgae are attached to boulders predominantly in and between the two boulder barricades, hence generally from MTL to LWN. The pattern of zonation is similar to patterns described by Ellis & Wilce (1961) from arctic and subarctic shorelines.

The organic matter content of Pangnirtung intertidal sediments ranges from 0.06-0.71% (Aitken, 1982). These values are an order of magnitude less than values reported from temperate waters (Newell, 1965; Longbottom, 1970; Risk & Yeo, 1980), but lie within the range of organic matter values reported from arctic shallow marine sediments (Evans & Tallmark, 1976; Bakus *et al.*, 1979; McLaren, 1982). A direct relationship exists between the organic matter and mud content of the superficial sediments (Fig. 3; Aitken, 1982).

In order to assess the contribution of organic matter to the nutrition of the benthos, an abundant deposit-feeder, *Macoma balthica*, was selected for study. *Macoma* inhabits substrates composed of gravely muddy sand and gravelly sand on the Pangnirtung intertidal flats (Fig. 4). *Macoma* densities (0-3707 m⁻²) are comparable with values recorded in temperate waters (cf. Yeo, 1977: p. 98) and subarctic waters (Evans & Tallmark, 1976; Myren & Pella, 1977; Bakus *et al.*, 1979; Shkylarevich, 1980).

Suspension-feeders are dependent on the quantity of organic material in suspension and

TABLE I

List of species from the intertidal flats at Pangnirtung

 INVERTEBRATES

Phylum: Cnidaria

Class: Scyphozoa

Haliclystus auricula (Rathke)*

Class: Anthozoa

Halcampoides sp.Unidentified specimen (possibly *Tealia* sp.)

Phylum: Mollusca

Class: Gastropoda

Acmaea testudinalis testudinalis (Muller)*Margarites helicinus* (Phipps)*Lacuna vineta* (Turton)*Littorina saxatilis* (Olivi)*Buccinum cyaneum* (Brugiere)*Clione limacina limacina* (Phipps)*

Class: Pelecypoda

Crenella faba (Muller)*Musculus discors* (L.)*Astarte borealis* (Schumacher)*Serripes groenlandicus* (Brugiere)*Macoma balthica* (L.)*Mya truncata* (L.)*Hiatella arctica* (L.)

Phylum: Annelida

Class: Polychaeta

Phyllodoce groenlandica Oersted*Eteone longa* (Fabricius)*Harmothoe imbricata* (L.)*Pholoe minuta* (Fabricius)**Syllis cornuta* Rathke**Capitella* sp. (genus under revision)*Arenicola marina* (L.)*Scalibregma inflatum* (Rathke)**Ophelia limacina* Rathke*Polydora quadrilobata* Jacobi**Scoloplos* (Haploscoloplos) *armiger* (Muller)*Pectinaria granulata* (L.)cf. *Asabellides sibirica*?*Chone infundibuliformis* Kroyer**Euchone rubrocincta* (Sars)

Phylum: Arthropoda

Subclass: Cirripedia

Balanus (Semibalanus) *balanoides* (L.)

Order: Amphipoda

Gammarus (Lagunogammarus) *oceanicus* Segerstrale*Gammarus* (Lagunogammarus) *setosus* Dementieva*Pontoporiea femorata* Kroyer*Onisimus litoralis* Kroyer

Phylum: Priapulida

Priapulid caudatus Lamarck

Phylum: Porifera

Unidentified specimens

Phylum: Ectoprocta

Unidentified specimens

Phylum: Rhyncocoela

Amphiporus sp.

TABLE I (continued)

MACROALGAE	
Rhodophyceae	
	<i>Clathromorphum circumscriptum</i> (Stromfelt) Foslie
	<i>Devaleracae ramentaceum</i> (L.) Guiry
	<i>Palmaria palmata</i> (L.) O. Kuntze
	<i>Polysiphonia urceolata</i> (Lightfoot and Dillwyn) Greville
	<i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) Silva
Phaeophyceae	
	<i>Pilayella littoralis</i> (L.) Kjellman
	<i>Ralfsia clavata</i> (Carmichael) Crouan
	<i>Ralfsia fungiformis</i> (Gunnerus) Setchell et Gardner
	<i>Ralfsia verrucosa</i> (Areschoug) J. Agardh
	<i>Eudesme virescens</i> (Carmichael) J. Agardh*
	<i>Chordaria flagelliformis</i> (O. F. Muller) C. Agardh
	<i>Stictyosiphon tortilis</i> (Ruprecht) Reinke
	<i>Dictyosiphon</i> sp. Greville
	<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) C. Agardh
	<i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamouroux
	<i>Fucus distichus</i> (L.) subsp. <i>evanescens</i> (C. Agardh) Powell
	<i>Fucus vesiculosus</i> (L.)
Chlorophyceae	
	<i>Ulva lactuca</i> var. <i>rigida</i> (C. Agardh) Le Jolis*
	<i>Chaetomorpha melagonium</i> (Weber et Mohr) Kutzing

* not previously reported from Pangnirtung Fiord

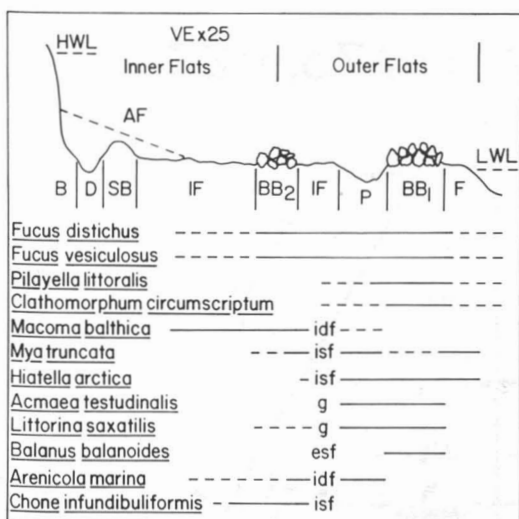


Figure 2. General model of the physiographic subdivisions and distribution of the most common biota on the intertidal flats at Pangnirtung. Physiographic units include the beach (B), drainage channel (D), sand bars (SB), intertidal flats (IF), inner boulder barricade (BB₂), tide pools (P), outer boulder barricade (BB₁), and the foreslope of the intertidal flats (F). Abbreviations following the invertebrate names indicate infaunal deposit feeder (idf), infaunal suspension feeder (isf), epifaunal suspension feeder (esf) and grazer (g).

are sensitive to turbidity created by the feeding activities of deposit-feeders (Bader, 1954; Sanders, 1960; Rhoads & Young, 1970). The suspension-feeding benthos, with the exception of *Chone infundibuliformis*, inhabit coarse substrates in the outer intertidal zone. This environment is subjected to moderately strong tidal currents as indicated by scour pits and flood-oriented sediment tails around boulders.

Discussion

The processes influencing invertebrate distribution patterns were not investigated in this study. A review of the literature in combination with field observations, however, has allowed us to formulate a series of hypotheses regarding the distribution of biota on the intertidal flats at Pangnirtung which may be tested by further study. The pattern of biological zonation on the intertidal flats at Pangnirtung has developed in response to a variety of factors. These include the availability of food resources, the distribution of boulders on the intertidal flats for attaching epifauna and macroalgae, and the scouring action of sea ice and tidal currents.

The organic matter content of the Pangnirtung intertidal sediments ranges from 0.06-0.71%. Or-

TABLE II

Abundance of some common infaunal organisms on the intertidal flats of Pangnirtung Fiord

Species	Abundance (number/m ²)			Relative abundance ¹ (%)	Substrate ²
	Max.	Mean	Min.		
<i>Macoma balthica</i> (L.)	3707	654	13	57.6	Gravelly muddy sand
<i>Mya truncata</i> (L.)	64	27	13	21.2	Gravelly sand
<i>Hiatella arctica</i> (L.)	369	101	13	24.2	Silty to gravelly sand
<i>Arenicola marina</i> (L.)	23	7	1	47.0	Gravelly sand
<i>Chone infundibuliformis</i> Kroyer	790	260	13	30.3	Gravelly muddy sand

¹ Relative abundance is the proportion of samples in which the species was present with respect to the total number of samples (72).

² Following the scheme of Folk (1968)

ganic matter content, determined by loss on ignition, from other subarctic localities brackets this range. Evans & Tallmark (1976) recorded values of 0.29-0.54% from shallow subtidal sediments in Gullmar Fiord, Sweden. Bakus *et al.* (1979) recorded values of 0.8-5.5% from intertidal sediments at Cook Inlet, Anchorage, Alaska. Organic matter content is directly related to the mud content of the sediment. Bakus *et al.* (1979) observed a similar relationship at Cook Inlet, Alaska. This relationship is frequently observed and several explanations have been proposed (Newell, 1979),

including that fine-grained sediments provide more surface area per unit volume than coarse-grained sediments for microorganism growth.

Deposit-feeding invertebrates, such as *Macoma balthica*, extract microorganisms from the sediment which they ingest (Newell, 1979). *Macoma* abundance is directly related to the mud content of the sediment, and sediment organic matter content, presumably the source of nutrition for *Macoma*, is also directly related to the mud content of the sediment (Newell, 1965; Reading,

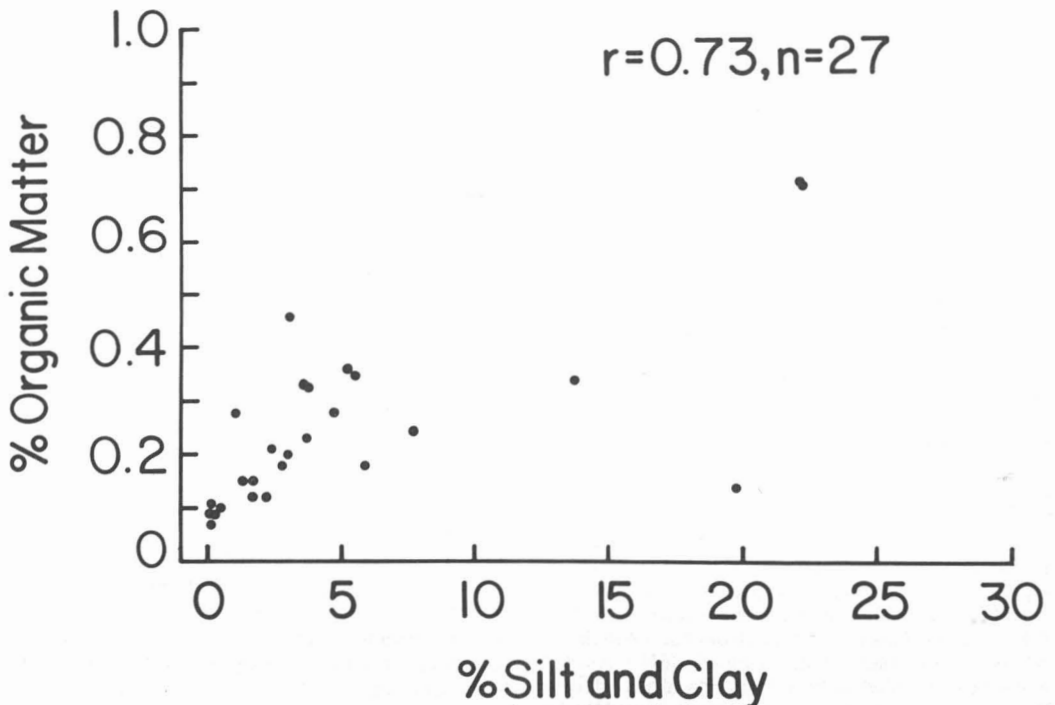


Figure 3. Relationship of organic matter and mud (% silt and clay) content of Pangnirtung intertidal sediments.

1979). *Macoma* abundance, however, is not strongly correlated with sediment organic matter content. This situation suggests that organic matter content, as determined by loss on ignition, is not an accurate measure of potential food availability in marine sediments. The organic nitrogen and organic carbon content of marine sediments are more appropriate measures of potential food availability (Newell, 1979). The organic nitrogen content represents the protein content of the community of living microorganisms growing on detrital material. The organic carbon content represents the carbon content, largely as carbohydrates, of the detritus upon which the microorganisms feed.

The suspension-feeding benthos, notably *Mya truncata* and *Hiatella arctica*, inhabit coarse substrates in the outer intertidal zone. This pattern of distribution has been observed throughout the eastern Canadian Arctic (Ellis & Wilce, 1961). Moderately strong tidal currents associated with this environment, as indicated by scour pits and flood-oriented sediment tails around boulders, may supply the needed quantities of suspended organic matter for these members of the benthos. The time available for suspension-feeders to feed is dependent on the duration of immersion. At

Pangnirtung, *Mya* and *Hiatella* are commonly observed in tidal pools where they are constantly submerged and may feed continuously. On intertidal flats at Frobisher Bay, N.W.T. (tidal range 7.3-11.6 m, McCann *et al.*, 1981), *Mya truncata* and *Hiatella arctica* inhabit an area which is exposed for less than 15% of each monthly tidal cycle (Dale, 1982). This habitual adaptation undoubtedly enhances the growth and survival of these organisms.

In addition to influencing sedimentary processes, sea ice plays an important role in the biological processes of the nearshore zone of arctic waters. The presence of sea ice may limit primary production and effective colonization of the intertidal zone (Thorson, 1950; Ellis & Wilce, 1961; Lee, 1973; Gordon & Desplanque, 1983). The annual freezing and thawing of sea ice modifies surface water salinities which may create stress situations (Ellis & Wilce, 1961). In addition, ice abrasion may result in localized destruction of infaunal and epifaunal organisms in shallow water environments (Alexander, 1980; Boucot, 1981; Gordon & Desplanque, 1983).

The intertidal zone at Pangnirtung offers a variety of solid and unconsolidated substrates which provide numerous habitats necessary for the col-

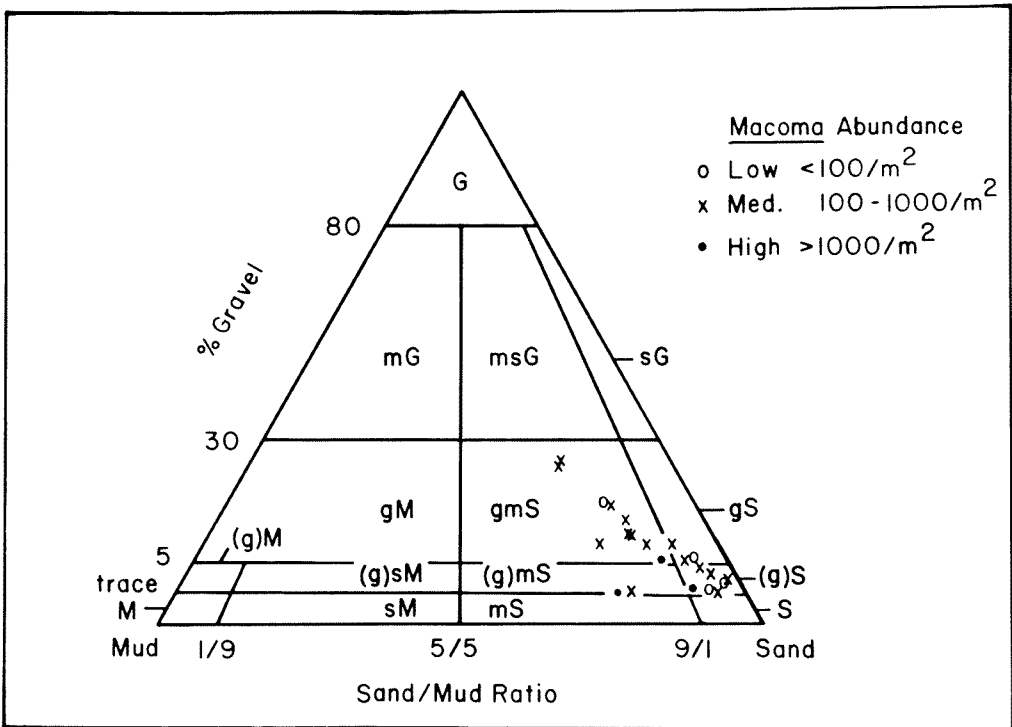


Figure 4. Ternary diagram for Pangnirtung intertidal sediments illustrating the relationship of *Macoma balthica* abundance to the substrate. Note that the maximum *Macoma* abundance occurs on slightly gravelly muddy sand [(g) mS]. Substrate classification follows Folk (1968).

onization and development of rock-attached organisms. Throughout the intertidal zone rock surfaces are abraded by the periodic grounding of the intertidal ice sheet and by drift ice during the open water season. The barren zone, a characteristic feature of arctic shores which Ellis & Wilce (1961) attributed to ice abrasion, exists at the high water level on rocky shores and extends to the edge of the inner intertidal zone on sedimentary shores. A variety of organisms was observed to inhabit sheltered rock surfaces on the intertidal flats. The establishment of invertebrate populations in these habitats may be related to the protection from ice scouring offered by boulders on the intertidal flats. *Hiatella arctica*, and occasionally *Musculus discors*, were observed to nestle on coarse sand and pebbles at the base of boulders in the outer intertidal zone. Other epifaunal suspension-feeders, such as sponges and bryozoans, inhabit crevices between boulders in tide pools. Barnacles (*Balanus balanoides*) were observed to inhabit the base of boulders on the outer boulder barricade.

Similarly, the development of a relatively extensive intertidal flora at Pangnirtung has been influenced by the protection against ice scouring offered by boulders on the intertidal flats (Kent, 1972). Sheltered rock surfaces within the intertidal zone are intensely colonized by attached macroalgae. Ice-rafted boulders are widely distributed on the intertidal flats (Gilbert & Aitken, 1981) and have provided for the proliferation of macroalgae, notably *Fucus distichus* and *F. vesiculosus*, throughout the intertidal zone (Kent, 1972). The dense cover of *Fucus* sp. observed on rock surfaces throughout the intertidal zone immediately after ice break-up indicates that these algae are able to withstand prolonged exposure to freezing temperatures and ice abrasion (Fig. 5). Kanwisher (1957) and Bird & MacLachlan (1974) have dem-



Figure 5. Cover of *Fucus* sp. around boulders on the intertidal surface on June 24, 1981, 7 days after the winter cover of sea ice had melted at this site. Note that *Fucus* has been abraded from the exposed tops of the boulders by the action of the sea ice.

onstrated that *Fucus* sp. can tolerate prolonged exposure to temperatures ranging from -15° to -25°C . A thick algal turf encrusts boulder surfaces in tide pools and surge channels in the outer intertidal zone. The algal turf is grazed by the browsing molluscs, *Littorina saxatilis* and *Acmaea testudinalis*.

The waters of Cumberland Sound, and Pangnirtung Fiord in particular, are situated close to the northern limits of a number of North Atlantic taxa. The intertidal flora and fauna of Pangnirtung Fiord represent a mixture of subarctic and boreal species, hence the area is of interest to oceanographers attempting to understand marine biogeographic distributions. In the North Atlantic Ocean the boundary between arctic and subarctic waters has been established where 3 invertebrate species, *Littorina saxatilis* (Olivi), *Mytilus edulis* (L.), and *Balanus balanoides* (L.), disappear from the shore fauna (Madsen, 1936, 1940; Dunbar, 1951). Both *L. saxatilis* and *B. balanoides* are recorded, but *M. edulis* is absent, from the shore fauna of Pangnirtung Fiord. The populations of *L. saxatilis* and *B. balanoides* at Pangnirtung are living at the northern limit of their species distributions (Bousfield, 1955; Macpherson, 1971). Similarly, the population of *Macoma balthica* (L.) at Pangnirtung is living at the northern limit of its species distribution (Lubinsky, 1980). *Mytilus edulis* has been recorded in the coastal waters of northern Cumberland Peninsula at Padloping Island (Lubinsky, 1980), in Maktak and North Pangnirtung Fiords (Gilbert, 1980) and in Cumberland Sound (Ellis, 1955). Its absence from the intertidal fauna of Pangnirtung Fiord is puzzling in light of this information. *M. edulis* and *L. saxatilis* are considered to be boreal-subarctic species (Macpherson, 1971; Lubinsky, 1980), while *M. balthica* is considered to be a boreal, shallow water species with outposts in the subarctic region (Lubinsky, 1980).

In addition to the invertebrate fauna, the flora of the Pangnirtung Fiord intertidal flats exhibits boreal-subarctic affinities. The occurrence, abundance and characteristic size of such species as *Fucus vesiculosus* and *Clathromorphum circumscriptum* suggests the boreal-subarctic affinities of the Pangnirtung intertidal flora (Kent, 1972). No specific algal taxa have been selected to characterize the marine Arctic and Subarctic zones. Kent (1972) notes that both *F. vesiculosus* and *C. circumscriptum* are apparently living at the northern limit of their species distributions and has suggested that the absence of these species from the shore flora may indicate marine arctic conditions. The association of subarctic organisms living at the northern limit of their species distributions, notably *L. saxatilis*, *M. balthica*, *B. bal-*

anoides, *F. vesiculosus* and *C. circumscriptum*, clearly places the waters of Pangnirtung Fiord within the marine Subarctic zone.

Acknowledgments

Study of the intertidal flats at Pangnirtung was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Queen's University and Petro-Canada Exploration Inc. J. Fournier, P. Frank, M. Smith (National Museum of Canada, Ottawa), C. Bird (Atlantic Research Laboratory, Halifax) and R. Hooper (Memorial University) assisted with identification of specimens. Comments on the manuscript by M. J. Dunbar and R. T. Wilce are appreciated by adoption.

References

- AITKEN, A., 1982. Biophysical processes on the intertidal flats of Pangnirtung Fiord, Baffin Island, N.W.T. — M.Sc. thesis, Department of Geography, Queen's Univ., Kingston (Ontario), 229 p.
- AITKEN, A. & R. GILBERT, 1981. Biophysical processes on intertidal flats, Pangnirtung Fiord, Baffin Island, N.W.T. — Final report of research supported by funds from Petro-Canada Exploration Inc. and Queen's University, 92 p.
- ALEXANDER, V., 1980. Interrelationships between the seasonal sea ice and biological regimes. — *Cold Regions Sci. Technology*, 2: 157-178.
- BADER, R. G., 1954. The role of organic matter in determining the distribution of pelecypods in marine sediments. — *J. mar. Res.*, 13: 32-47.
- BAKUS, G. J., M. DRYES & J. D. HENDRICK, 1979. The marine biology and oceanography of the Anchorage region, upper Cook Inlet, Alaska. — *Astarte*, 12: 13-20.
- BARRIE, J., 1979. Diversity of marine benthic communities from nearshore environments on the Labrador and Newfoundland coasts. — M.Sc. thesis, Memorial Univ., St. John's (Newfoundland), 113 p.
- BEUKEMA, J. J., G. C. CADEE & J. J. M. JANSEN, 1976. Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to the availability of food. In B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden (eds.), *Biology of benthic organisms*. 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, Ireland. Pergamon Press, Toronto, 630 p.
- BIRD, C. J. & J. McLACHLAN, 1974. Cold-hardiness of zygotes and embryos of *Fucus* (Phaeophyceae, Fucales). — *Phycologia*, 13: 215-225.
- BOUCOT, A. J., 1981. Principles of benthic marine paleoecology. — Academic Press, New York, 463 p.
- BOUSFIELD, E. L., 1955. The cirripede crustacea of the Hudson Strait region, Canadian eastern Arctic. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 12: 762-767.
- DALE, J. E., 1982. Physical and biological zonation of subarctic tidal flats at Frobisher Bay, southeast Baffin Island. — M.Sc. thesis, Department of Geography, McMaster Univ., Hamilton (Ontario), 284 p.
- DAY, P. R., 1965. Particle size analysis. — Pages 545-567 in C. A. Black (ed.). *Methods of soil analysis*. Part 1. Monographs in Agronomy, no. 9. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconsin, 770 p.
- DRAKE, J. J. & S. B. McCANN, 1982. The movement of isolated boulders on a tidal flat by ice floes. — *Can. J. Earth Sci.*, 19: 748-754.
- DUNBAR, M. J., 1951. Eastern arctic waters. — *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, no. 88, 131 p.
- ELLIS, D. V., 1955. Some observations on the shore fauna of Baffin Island. — *Arctic*, 8: 224-236.
- ELLIS, D. V., 1960. Marine infaunal benthos in Arctic North America. — *Tech. Pap. Arct. Inst. N. Am.*, no. 5, 53 p.
- ELLIS, D. V. & R. T. WILCE, 1961. Arctic and subarctic examples of intertidal zonation. — *Arctic*, 14: 224-235.
- EVANS, S. & B. TALLMARK, 1976. Distribution and size frequency of bivalve molluscs on a shallow, sandy bottom in Gullmar Fjord (Sweden). — *Zoon*, 4: 47-52.
- FOLK, R. L., 1968. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill's, Austin, Texas, 170 p.
- FAUCHALD, K. & P. JUMARS, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. — *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 17: 193-284.
- GILBERT, R., 1978. Observations on oceanography and sedimentation at Pangnirtung Fiord, Baffin Island. — *Maritime Sediments*, 14: 1-9.
- GILBERT, R., 1980. Environmental studies in Maktak, Coronation and North Pangnirtung Fjords, Baffin Island, N.W.T. — Final report of research supported by funds from Petro-Canada Exploration Ltd., the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, and Queen's Univ., 97 p.
- GILBERT, R. & A. AITKEN, 1981. The role of sea ice in biophysical processes on intertidal flats at Pangnirtung (Baffin Island), N.W.T. — Workshop on ice action on shores. Associate Committee for Research on Shoreline Erosion and Sedimentation. National Research Council of Canada, 160 p.
- GORDON, D. C., Jr. & C. DESPLANQUE, 1983. Dynamics and environmental effects of ice in the Cumberland Basin of the Bay of Fundy. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 1331-1342.
- KANWISHER, J., 1957. Freezing and drying in intertidal algae. — *Biol. Bull.*, 113: 275-285.
- KENT, G. R., 1972. The attached marine algae of Pangnirtung Fiord, Baffin Island: morphology, systematics, descriptive ecology, and distribution. — M.Sc. thesis, Univ. Massachusetts, 55 p.
- LAURIOL, B. & J. T. GRAY, 1980. Processes responsible for the concentration of boulders in the intertidal zone of Leaf Basin, Ungava. — Pages 281-292 in S. B. McCann (ed.). *The coastline of Canada*. *Geol. Surv. Pap. Can.*, no. 80-10, 439 p.
- LEE, R. K. S., 1973. General ecology of the Canadian Arctic benthic marine algae. — *Arctic*, 26: 32-43.
- LEE, R. K. S., 1980. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic. — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 9, 82 p.

- LONGBOTTOM, M. R., 1970. The distribution of *Arenicola marina* (L.) with particular reference to the effects of particle size and organic matter of the sediments. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 5: 138-157.
- LUBINSKY, I., 1972. Marine bivalve molluscs of the Canadian Arctic. — Ph.D. thesis, McGill Univ., Montréal (Québec) 735 p.
- LUBINSKY, I., 1980. Marine bivalve molluscs of the central and eastern Canadian Arctic: faunal composition and zoogeography. — Can. Bull. Fish. aquat. Sci., no. 207, 111 p.
- MACPHERSON, E., 1971. The marine molluscs of arctic Canada. — Publ. Biol. Oceanography natn. Mus. Canada, no. 3, 149 p.
- MADSEN, H., 1936. Investigations on the shore fauna of east Greenland with a survey of the shores of other arctic regions. — Meddr Grønland, Bd. 100, no. 8, 79 p.
- MADSEN, H., 1940. A study of the littoral fauna of northwest Greenland. — Meddr Grønland, Bd. 124, no. 5, 24 p.
- MCCANN, J. E. DALE & P. B. HALE, 1981. Subarctic tidal flats in areas of large tidal range, southern Baffin Island, eastern Canada. — Géog. phys. Quatern., 35: 183-204.
- McLAREN, P., 1980. The coastal morphology and sedimentology of Labrador: a study of shoreline sensitivity to a potential oil spill. — Geol. Surv. Pap. Can., no. 79-28, 41 p.
- McLAREN, P., 1982. The coastal geomorphology, sedimentology and processes of eastern Melville and western Byam Martin Islands, Canadian Arctic Archipelago. — Bull. geol. Surv. Can., no. 333, 39 p.
- McLAREN ATLANTIC LTD., 1978. Report on Inuit natural resource use in south-east Baffin Island. — Imperial Oil Ltd., Aquitaine Co. of Canada Ltd., Arctic Petroleum Operators Association, Project no. 138.
- MYREN, R. T. & J. J. PELLA, 1977. Natural variability in the distribution of an intertidal population of *Macoma balthica* subject to potential oil pollution at Port Valdez, Alaska. — Mar. Biology, 41: 371-382.
- NEWELL, R. C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. — Proc. zool. Soc. Lond., 144: 25-45.
- NEWELL, R. C., 1979. Biology of intertidal animals. — Marine Ecological Surveys Ltd., Faversham, Kent, U.K., 781 p.
- PULLEN, S. E., J. A. HUNTER & R. GILBERT, 1983. A shallow seismic survey on the intertidal flats at Pangnirtung, Baffin Island, Northwest Territories. — Geol. Surv. Pap. Can., no. 83-1B, p. 273-277.
- READING, C. J., 1979. Changes in the downshore distribution of *Macoma balthica* (L.) in relation to shell length. — Estuar. coastal mar. Sci., 8: 1-13.
- RHOADS, D. C. & D. K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. — J. mar. Res., 28: 150-178.
- RISK, M. J. & R. K. YEO, 1980. Bay of Fundy organism-sediment relationships. — Pages 133-152 in Sedimentary processes and animal-sediment relationships in tidal environments. Geological Association of Canada Short Course Notes, Vol. 1, Halifax, May 17-18, 1980, 232 p.
- ROSEN, P. S., 1979. Boulder barricades in central Labrador. — J. sedim. Petrol., 49: 1113-1124.
- ROSEN, P. S., 1980. Coastal environments of the Makovik region, Labrador. — Pages 267-280 in S. B. McCann (ed.). The coastline of Canada. Geol. Surv. Pap. Can., no. 80-10, 439 p.
- SANDERS, H. L., 1960. Benthic studies in Buzzard's Bay. III. The structure of the soft-bottom community. — Limnol. Oceanogr., 5: 138-153.
- SHKYLAREVICH, T. A., 1980. Inter-annual dynamics of mass species of benthos in the littoral of islands in Kandalaksha Bay of the White Sea. — Soviet J. mar. Biology (Biologiya Morya), 5: 26-32.
- TAYLOR, W. R., 1979. Marine algae of the northwestern coast of North America. — Univ. Michigan Press, 509 p.
- THOMSON, D. H., 1982. Marine benthos in the high Arctic; multivariate analyses of standing crop and community structure. — Arctic, 35: 61-74.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. — Biol. Rev., 25: 1-45.
- WALKER, K. R. & R. K. BAMBACH, 1974. Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for paleoecological analysis. — Lethaia, 7: 67-78.
- YEO, R. K., 1977. Animal-sediment relationships and the ecology of the mudflat environment, Minas Basin, Bay of Fundy, Nova Scotia. — M.Sc. thesis, McMaster University, Hamilton (Ontario), 396 p.

**CYCLE DE DÉVELOPPEMENT ET DISTRIBUTION DE
SPHAERIUM CORNEUM (LINNÉ, 1758) (MOLLUSCA: BIVALVIA: SPHAERIIDÆ)
DANS LE LAC SAINT-PIERRE (FLEUVE SAINT-LAURENT, QUÉBEC)**

Y. LETARTE¹ et G. VAILLANCOURT

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

Résumé

Le cycle de développement et la distribution de *Sphaerium corneum* ont été suivis pendant 14 mois en amont de l'estuaire d'eau douce du Saint-Laurent. La longévité moyenne est d'environ un an; une très faible proportion des individus atteint un an et demi. La longueur maximale est d'environ 10 mm; moins de 1 % des individus l'atteignent, et ce uniquement durant l'été. La parturition est essentiellement printanière. La densité moyenne varie de 500 à 8 000 individus·m⁻² (moyenne annuelle: 3 500 individus·m⁻²). L'abondance de l'espèce semble reliée à la qualité du substrat et pourrait être favorisée ou défavorisée par des plantes aquatiques. Il y a forte agrégation; l'arrivée de nouveaux-nés se fait selon une distribution aléatoire au départ, puis l'agrégation est de plus en plus accentuée à mesure que la parturition se poursuit et que la nouvelle génération vieillit.

Abstract

The life cycle and distribution pattern of *Sphaerium corneum* were studied over a period of 14 months in Lake Saint-Pierre, which lies upstream of the freshwater estuary of the St. Lawrence River. The average lifespan was about one year but a few specimens attained one year and a half. The maximum length was about 10 mm less than 1% attained this and then only during summer. Parturition occurred principally in spring. The mean density was from 500 to 8,000 individuals·m⁻² (yearly average: 3,500·m⁻²). The abundance of the species seemed to be related to the composition of the substrate and to have been affected favourably or unfavourably by the aquatic plants. The individuals were strongly aggregated; at first, a newly-arrived generation followed a random distribution but aggregation became stronger as parturition continued and as the newly generation aged.

Introduction

Un échantillonnage des invertébrés benthiques du lac Saint-Pierre, élargissement du fleuve Saint-Laurent, a été effectué en 1980 par le Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques (G.R.É.A.) de l'Université du Québec à Trois-Rivières; il a révélé la présence d'une abondante population de *Sphaerium corneum* (Linné, 1758) (fig. 1). Représentant du groupe des Sphaeriidae, famille assez répandue en eau douce au Canada, ce lamellibranche a été peu étudié en Amérique du Nord. Dans le lac Saint-Pierre, sa densité de population peut atteindre par endroits près de 10 000 individus·m⁻², ce qui en fait probablement l'espèce dominante au niveau trophique secon-

daire. *S. corneum* est une espèce filtreuse; sa taille maximale est d'environ 10 mm. L'utilisation des Sphaeriidae comme source de nourriture a déjà été mentionnée par certains auteurs, notamment Gale (1969), pour des espèces de poissons, canards et sangsues.

L'abondance de *S. corneum* en nombre d'individus et en biomasse, sa capacité de filtrer les eaux et sa valeur probable comme source de nourriture pour des vertébrés d'importance cynégétique ou halieutique, jointes au fait qu'elle ait été peu étudiée sur notre continent, font de cette espèce un point d'intérêt certain.

Plusieurs espèces de la famille des Sphaeriidae ont retenu l'attention des chercheurs au Canada et aux États-Unis. Gilmore (1917), Monk (1928), Thomas (1959), Heard (1964), Zumoff (1973), Gale (1976) se sont intéressés à la biologie de

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

certaines espèces, alors que Heard (1965a, b, 1977), Gale (1969), Avolizi (1971, 1976), Bishop & De Garis (1976), Healey (1978), Clarke (1979), Mackie (1979), Vincent (1979), Vincent *et al.* (1981), Hornbach *et al.* (1982) et Mackie & Flippance (1983a, b) ont effectué des études de population ou ont traité plus spécifiquement de la reproduction.

D'autres auteurs ont étudié des Sphaeriidae dans le cadre de recherches portant sur le contenu calorifique et le métabolisme (Wissing *et al.*, 1982; Hornbach *et al.*, 1983), l'accumulation de métaux lourds (Anderson, 1977), le contenu en calcium (Mackie & Flippance, 1983c) et la diversité génétique et morphologique (Hornbach *et al.*, 1980). Dans le cas de *S. corneum*, l'article de Heard (1977) demeure un ouvrage de référence pour l'Amérique du Nord.

C'est essentiellement d'Europe et d'Asie que nous proviennent les études effectuées à ce jour sur *S. corneum*. Dès 1828, Jacobsen décrit l'anatomie de ce mollusque acéphale, puis Crowther (1894), Poyarkoff (1910) et Schereschewsky (1911) ont traité plus particulièrement de l'incubation des embryons dans les branchies, alors que Alimov (1965) s'est intéressé à la consommation d'oxygène. Plusieurs auteurs ont effectué des études de population: Thiel (1924, 1926), Alimov (1967), Arabina (1968), Mitropol'skii (1969a), Mitropol'skii (1969b), Hinz & Scheil (1972) et Benedens & Hinz (1980) ont mesuré le taux de filtration de *S. corneum*; Zaïka (1970) a estimé

la productivité à partir des résultats d'Arabina (1968). Dussart (1979) a examiné les liens existant entre l'abondance de *S. corneum* en Angleterre et diverses variables physico-chimiques. Enfin, l'ouvrage de référence le plus élaboré est celui de Bennett (1970), qui a étudié la bioécologie de *S. corneum* en Angleterre.

Dans cet article, nous traitons de la biologie et de la distribution spatiale de *S. corneum*.

Matériel et méthode

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude se situe dans le lac Saint-Pierre. Une superficie à peu près rectangulaire d'environ un tiers de kilomètre carré a été balisée (fig. 1). La profondeur varie de 2 à 4 m. Le sédiment varie de sableux à vaseux, selon les endroits. Le fond supportait durant l'été 1983 une grande quantité de vallisnères (*Vallisneria sp.*), plantes aquatiques à feuilles basilaires, rubanées, flottantes. Cette région, pour laquelle l'amplitude de la marée d'eau douce est à peu près nulle (Vincent, 1979), est exposée aux vents dominants. Nous y avons accédé en bateau à moteur même durant l'hiver, où les glaces dérivent à l'occasion, laissant la voie navigable.

ÉCHANTILLONNAGE

Nous avons échantillonné le benthos à toutes les deux semaines, entre le 19 mai 1983 et le 13

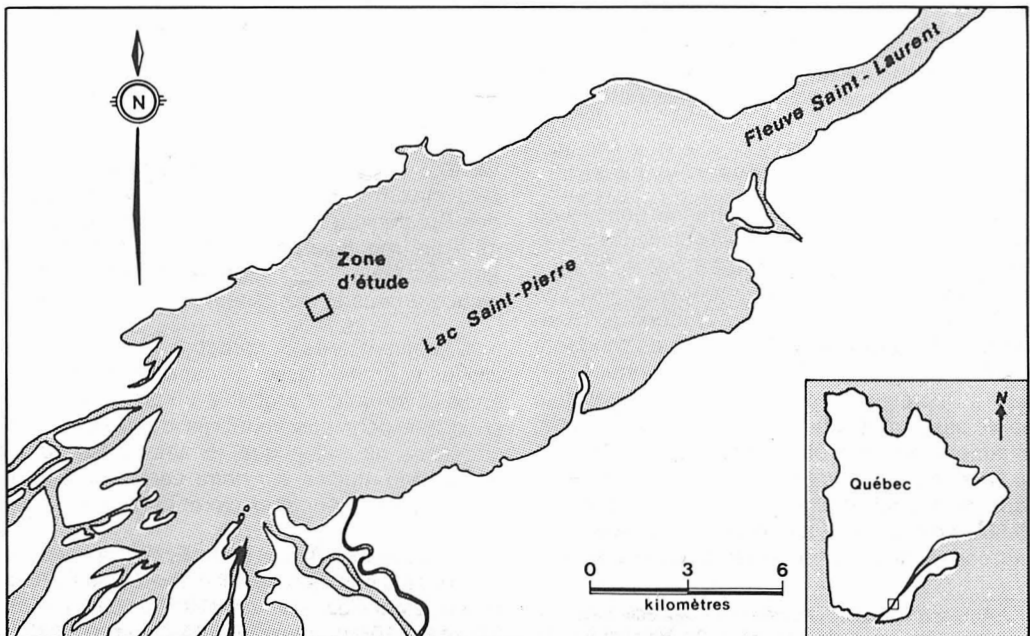


Figure 1. Emplacement de la zone d'étude.

juillet 1984, et à tous les deux mois au cours de l'hiver. L'échantillonnage a été réalisé à l'aide d'une benne Ekman de 232 cm² et le nombre de prélèvements a été fixé à 15.

Les mollusques ont été mesurés à l'aide d'une loupe binoculaire (précision: ± 0,1 mm); les longueurs ont été notées par classes de 0,2 mm. Enfin, les prélèvements d'eau et les diverses analyses physico-chimiques ont été faits les 26 octobre 1983 et 1^{er} août 1984.

DISTRIBUTION SPATIALE

Pour déterminer le type de distribution spatiale de *S. corneum*, nous avons retenu l'indice de dispersion de Morisita (1959, 1962, 1964):

$$I_s = N \frac{\sum_{i=1}^N n_i (n_i - 1)}{\sum x ((\sum x) - 1)}$$

où N = Nombre d'échantillons
 n_i = nombre d'individus dans un échantillon donné
 $\sum x$ = nombre total d'individus des «N» échantillons

Une valeur de I_s inférieure à 1 indique une distribution spatiale de type régulière, un résultat de 1, une distribution aléatoire alors qu'une valeur supérieure à 1 signifie qu'il y a agrégation des organismes, ou distribution contagieuse.

L'emploi d'un test de F permet de déterminer le niveau de signification du I_s calculé; la distribution sera significativement contagieuse si la valeur de F est supérieure à la valeur critique:

$$F = \frac{I_s ((\sum x) - 1) + N - \sum x}{N - 1}$$

valeur critique = $F(n_1 = N - 1; n_2 = \infty)$

Selon Bennett (1970), l'indice de Morisita assorti d'un test de F est relativement indépendant du type de distribution, de la taille de l'échantillon ainsi que du nombre moyen et du nombre total d'individus.

Bien que Downing (1979) ait émis certaines réserves, cette méthode est applicable ici. En effet, nous avons étudié une seule population dans une aire définie au cours d'un seul intervalle de temps à partir d'un nombre constant d'échantillons.

Par la suite, nous avons comparé les différents degrés d'agrégation entre les cohortes, à l'aide de la formule de David & Moore (1954):

$$w = -0,5 \ln \frac{S_1^2 \cdot \bar{X}_2}{\bar{X}_1 \cdot S_2^2}$$

où w = différence d'agrégation entre les groupes 1 et 2

S_i^2 = variance de la série d'échantillons «i» («i» = 1 ou 2)

\bar{X}_i = moyenne de la série d'échantillons «i»

Il y a différence significative d'agrégation lorsque:

$$[w] > \frac{2,5}{\sqrt{N-1}}$$

où $[w]$ = valeur absolue de w

N = nombre total d'échantillons dans chaque série (le nombre d'échantillons doit être le même pour les groupes 1 et 2)

Une valeur négative (-) de « w » indique que le groupe (cohorte) n° 1 est le plus agrégé; à l'inverse, une valeur positive (+) indique que le groupe (cohorte) n° 2 a une plus forte agrégation.

Résultats et discussion

RÉGIME THERMIQUE ET PHYSICO-CHIMIE DE L'EAU

Le régime thermique de l'eau est analogue à celui qu'ont décrit Vincent & Vaillancourt (1978), à 30 km en aval. L'hiver, la température se situe près du point de congélation (1 à 2 °C); en été (fin juillet), elle atteint 22 °C. Les valeurs moyennes des variables physico-chimiques ont été calculées à partir de séries de 5 réplicats. Elles sont de 88 % de saturation pour l'oxygène dissous, de 8 pour le pH, de 61 mg·L⁻¹ de CaCO₃ pour l'alcalinité, de 76 µMhos·cm⁻¹ de conductivité et de 17 NTU de turbidité.

BIOLOGIE DE LA POPULATION

Nous avons effectué 22 échantillonnages répartis sur une période de 14 mois (mai 1983 à juillet 1984). Quelque 32 000 individus ont été récoltés, pour une surface de substrat prélevé de moins de 8 m². Ce nombre considérable de spécimens reflète bien l'importance de *S. corneum* dans le milieu.

La longévité moyenne est d'environ un an (fig. 2); certains individus pourraient atteindre un an et demi, comme en témoigne la disparition de la vieille cohorte à la fin de l'automne 1983. La longueur minimale des individus libres est de 1,4 mm et la longueur modale des nouveaux-nés du printemps est de 2,1 mm. La longueur maximale observée est de 10,6 mm. Sur un total de 31 919 mollusques mesurés, 24 seulement atteignent les 10 mm; ces gros spécimens ont tous été prélevés l'été, saison de croissance plus élevée.

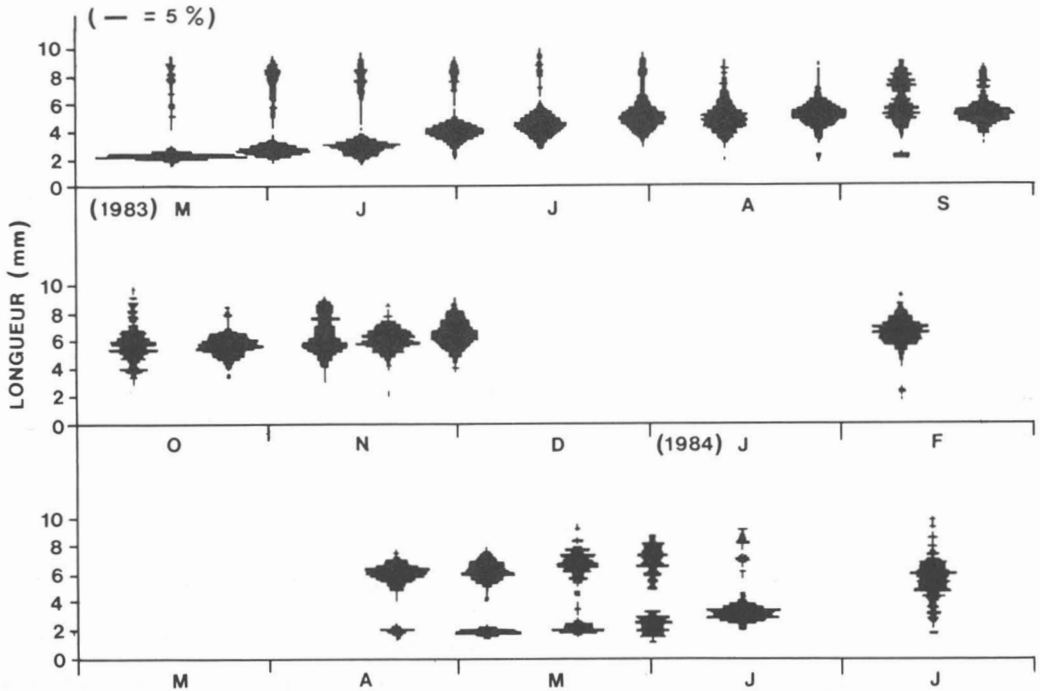


Figure 2. Distribution de fréquences des classes de longueurs.

Au cours de l'automne, la croissance est relativement faible. Alors que la longueur modale des individus de la génération du printemps 1983 passe de 2,1 mm le 19 mai à 5,5 mm le 24 août, elle n'atteint que 6,2 mm le 1^{er} décembre. Pendant l'hiver, la croissance est pratiquement nulle. Les histogrammes du 15 juin 1983 et du 15 juillet 1984 sont semblables (fig. 2). Alors que les longueurs modales des individus de la nouvelle cohorte sont d'environ 3,1 mm dans les deux cas, les pourcentages des individus que représente la vieille cohorte sont respectivement de 29 % et 18 % en 1983 et 1984. La croissance suit donc un cycle annuel; il en est de même pour la structure de la population.

Bien qu'un certain nombre de nouveaux-nés apparaissent à la fin de l'été, la naissance massive de jeunes au printemps constitue l'essentiel du relâchement des embryons (parturition). À la suite d'une période de grande abondance de *S. corneum*, qui s'étale du 19 mai au 24 août 1983 (fig. 3), la densité de population demeure relativement basse. Selon nos observations, cette brusque diminution de la densité des individus pourrait être due à la mortalité massive de plantes aquatiques (*Vallisneria* sp.) recouvrant cette zone, ayant eu comme conséquence de priver les mollusques d'oxygène ou de nourriture. Si l'on tient compte des intervalles de confiance attribuables

aux estimations de densité moyenne des individus, il y a stabilité à ce niveau de septembre 1983 à mai 1984. Par la suite, une autre baisse semble s'amorcer jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage, soit le 13 juillet 1984. D'après ce que nous avons pu constater, ce phénomène est concomitant à l'altération du substrat consécutivement à la déposition de sédiments apportés par la crue printanière des eaux. En outre, Bennett (1970) a démontré l'existence d'une étroite relation entre la qualité du sédiment et la distribution de *S. corneum*.

La densité moyenne, du 19 mai 1983 au 19 mai 1984, est de 3 495 individus·m⁻². Nos résultats confirment donc la grande abondance de *S. corneum* dans cette partie du lac Saint-Pierre. La population suit un cycle circannuel aux niveaux de la croissance et de la structure de la population, phénomène corroboré par une longévité légèrement supérieure à une année. En ce qui concerne la longévité, nos résultats diffèrent de ceux de Thiel (1924, 1926) qui, lors d'études effectuées en Allemagne, mentionne des valeurs situées entre 6 et 15 mois; le suédois Odhner (1929) indique 3 à 4 ans et, en Russie, Alimov (1967) mentionne moins d'une année.

Les stries se sont avérées inutilisables pour déterminer l'âge des spécimens. Nous avons noté

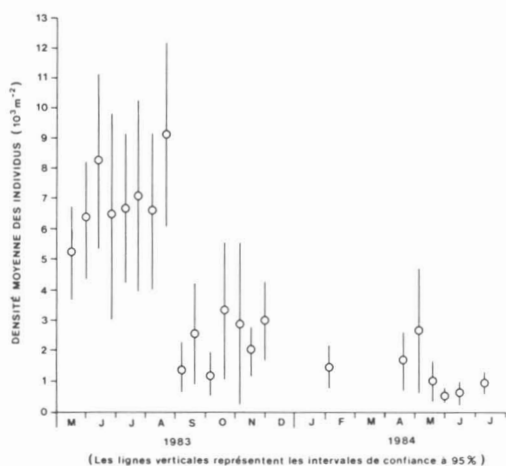


Figure 3. Évolution de la densité moyenne des individus (les lignes verticales représentent les intervalles de confiance à 95 %).

leur nombre pour chacun des 1 829 individus récoltés lors du premier échantillonnage; de ce nombre, 890 (49 % de la population) portaient au moins une strie; 37 % des individus appartenant à la jeune cohorte et 87 % des vieux étaient striés. Notons que les stries apparaissant sur les jeunes coquilles sont menues et que leur visibilité est favorisée par l'accumulation de vase; ces stries ne sont vraisemblablement pas identifiables chez les adultes, car en plus d'être très délicates, elles font partie d'une portion de la coquille qui s'use et s'obscurcit graduellement avec le temps. Parmi les 415 spécimens de la vieille cohorte, 360 étaient striés, dont 35 qui portaient 2 stries. La longueur moyenne des 55 mollusques non striés était significativement supérieure ($P < 0,05$) à celle des 415 mollusques de la vieille cohorte. Ce résultat, très probant, indique que le nombre de stries n'est pas corrélé à la taille des spécimens. En conséquence, les cohortes ont été séparées par la méthode du papier de probabilité (Harding, 1949; Cassie, 1954).

DISTRIBUTION SPATIALE

Nous avons regroupé quatre échantillonnages successifs (30 juin, 13 et 27 juillet et 10 août 1983) pour établir la relation entre le nombre d'échantillons et les effectifs qu'ils contiennent (fig. 4). L'homogénéité des données est favorisée par le choix d'échantillonnages rapprochés dans le temps et de densités moyennes semblables (fig. 3). La courbe en trait continu (fig. 4) indique qu'un grand nombre d'échantillons (coups de benne) contiennent relativement peu d'individus; ce phénomène est caractéristique d'une distribution contagieuse. La courbe en trait brisé révèle que la transformation logarithmique, souvent ef-

fectuée en pareil cas pour normaliser les données, ne permet pas d'obtenir une distribution de fréquences de type normal.

Nous avons consigné au tableau I les valeurs de l'indice de Morisita, I_s , pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage, ainsi que les résultats de la formule de David & Moore, w , pour les cohortes représentant au moins 1 % de la population. Précisons que de trop faibles effectifs affecteraient la robustesse du test.

L'indice de Morisita est dans chaque cas supérieur à 1; il varie de 1,2 à 8,5; il y a donc distribution contagieuse généralisée pour chaque cohorte et tout au long de la période d'échantillonnage. Toutefois, étant donné que le nombre d'individus varie d'une cohorte à une autre, on ne peut supposer qu'un I_s supérieur à un autre signifie une plus forte agrégation. Les résultats du test de F appliqué à ces indices, effectué à un niveau de probabilité de 0,05, sont dans presque tous les cas extrêmement significatifs; en effet, les valeurs de F obtenues s'échelonnent de 3 à 248 pour des seuils critiques allant de 1,6 à 2,4. Ces faits renforcent les conclusions que nous avons tirées de l'indice de Morisita et indiquent que nous sommes en présence d'une distribution fortement agrégée. Ce phénomène explique à lui seul la grandeur des intervalles de confiance rattachés aux estimations de densité moyenne de population (fig. 3).

Selon nos observations, les échantillons de sédiment vaseux contenaient davantage de bivalves; la texture du substrat serait probablement l'un des facteurs qui influencent la densité (Laferrère, 1980) et le type de distribution spatiale. Bennett (1970) a d'ailleurs démontré l'étroite relation existant entre la qualité du sédiment et la distribution de *S. corneum*.

Plusieurs facteurs pourraient influencer la distribution, telles la vitesse du courant (Bennett, 1970; Vincent, 1981) et la présence de végétation

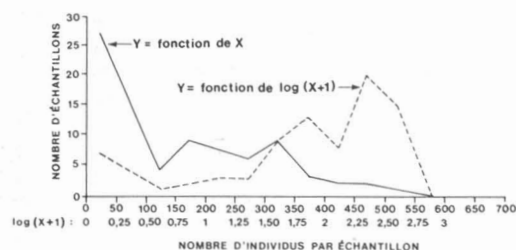


Figure 4. Relation entre le nombre d'échantillons et les effectifs rencontrés telle qu'établie à partir de quatre échantillonnages (30 juin, 13 et 27 juillet et 10 août 1983).

facilitant le camouflage des individus. La prédation par diverses espèces d'anatidés et de poissons (Gale, 1969) pourrait exercer un contrôle sur la densité de la population. L'ensemble de ces facteurs pourraient agir différemment selon les endroits et induire une distribution de type contagieux.

Par exemple, à l'hétérogénéité spatiale du substrat pourrait se joindre l'influence des plantes aquatiques, affectant la vitesse du courant et favorisant le camouflage des bivalves. Nous ne possédons pas les données nécessaires pour préciser l'importance de chacun de ces facteurs.

TABLEAU I

Valeurs de l'indice de Morisita (I_s) et résultats de la formule de David et Moore (w) pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage

Date	Cohorte	$N^{(1)}$	$N(\%)$	I_s	F	F_{crt}	$w^{(2)}$	w_{crt}
19/05 (1983)	Jeunes	1 414	77	1,2	24	1,9		
	Vieux	415	23	2,1	30	1,9	JV: +0,12	±0,67
	Total	1 829	100	1,3	34	1,9		
03/06	Jeunes	1 401	63	1,3	29	1,9		
	Vieux	825	37	1,5	28	1,9	JV: 0,00	±0,67
	Total	2 226	100	1,3	45	1,9		
15/06	Jeunes	2 066	71	1,3	47	1,9		
	Vieux	837	29	1,6	36	1,9	JV: -0,14	±0,67
	Total	2 903	100	1,4	74	1,9		
30/06	Jeunes	2 448	81	2,2	157	1,7		
	Vieux	569	19	2,3	39	1,7	*JV: -0,70	±0,57
	Total	3 017	100	2,2	194	1,7		
13/07	Jeunes	2 636	85	1,6	82	1,7		
	Vieux	464	15	1,8	20	1,7	*JV: -0,72	±0,57
	Total	3 100	100	1,6	99	1,7		
27/07	Jeunes	3 624	84	2,3	187	1,6		
	Vieux	670	16	1,9	24	1,6	*JV: -1,03	±0,50
	Total	4 294	100	2,2	207	1,6		
10/08	Nouv.-nés	18	"1"	—	—	—		
	Jeunes	2 668	87	1,8	107	1,7		
	Vieux	377	12	1,4	9	1,7	*JV: -1,24	±0,57
	Total	3 063	100	1,7	111	1,7		
24/08	Nouv.-nés	87	3	3,1	14	1,9	*NJ: +0,87	±0,67
	Jeunes	2 932	92	1,4	78	1,9	*NV: -0,76	±0,67
	Vieux	156	5	1,2	3	1,9	*JV: -1,63	±0,67
	Total	3 175	100	1,3	78	1,9		
08/09	Nouv.-nés	35	7	6,4	14	1,9	*NJ: +0,73	±0,67
	Jeunes	262	53	4,2	59	1,9	NV: +0,32	±0,67
	Vieux	197	40	2,8	25	1,9	JV: -0,41	±0,67
	Total	494	100	2,1	38	1,9		
22/09	Jeunes	648	83	2,4	1,9			
	Vieux	131	17	3,3	25	1,9	JV: -0,56	±0,72
	Total	779	100	2,0	68	1,9		
06/10	Nouv.-nés	27	14	8,5	33	2,4	NJ: +0,96	±1,02
	Jeunes	144	73	1,8	21	2,4	NV: +0,03	±1,02
	Vieux	27	14	1,5	3	2,4	JN: +0,94	±1,02
	Total	198	100	1,3	12	2,4		
21/10	Jeunes	1 041	96	2,3	104	1,9		
	Vieux	47	4	1,8	4	1,9	*JV: -1,69	±0,69
	Total	1 088	100	2,4	115	1,9		
07/11	Jeunes	799	80	5,5	248	1,9		
	Vieux	206	20	1,7	11	1,9	*JV: -1,58	±0,67
	Total	1 055	100	3,6	189	1,9		
17/11	Total	712	100	1,5	24	1,9	—	—
01/12	Total	1 045	100	1,6	45	1,9	—	—

TABLEAU I (suite)

Date	Cohorte	N ⁽¹⁾	N(%)	I _s	F	F _{crt}	w ⁽²⁾	w crt
(1984)	Nouv.-nés	14	3	2,0	19	1,87		
06/02	Vieux	500	97	1,8	29	1,87	*NV: +0,82	±0,67
	Total	514	100	1,7	27	1,87		
20/04	Nouv.-nés	80	14	4,0	18	1,9		
	Vieux	496	86	2,3	47	1,9	NV: +0,48	±0,67
	Total	576	100	2,0	45	1,9		
06/05	Nouv.-nés	282	31	2,6	32	1,9		
	Vieux	641	69	3,2	100	1,9	NV: +0,58	±0,67
	Total	923	100	2,8	120	1,9		
19/05	Jeunes	62	34	2,7	14	2,3		
	Vieux	120	66	1,4	8	2,3	JV: -0,30	±0,94
	Total	182	100	1,5	14	2,3		
01/06	Jeunes	83	46	1,9	6	1,9		
	Vieux	97	54	1,3	3	1,9	JV: -0,32	±0,67
	Total	180	100	1,3	5	1,9		
15/06	Jeunes	170	82	1,9	12	1,9		
	Vieux	37	18	1,8	3	1,9	*JV: -0,70	±0,67
	Total	207	100	1,9	14	1,9		
13/07	Total	313	100	1,2	5	1,9	—	—

* Valeurs significatives de w

(1) Nombre d'individus récoltés

(2) N: Nouveaux-nés; J: Jeunes; V: Vieux

Selon l'ordonnance des calculs (cohorte la plus jeune = groupe 1; cohorte la plus vieille = groupe 2), une valeur de w inférieure à la valeur négative du seuil critique indique que la cohorte la plus jeune est significativement plus agrégée que la plus vieille. Inversement, un w supérieur à la valeur positive du seuil critique signifie que la cohorte la plus vieille est distribuée de façon plus agrégée.

Les valeurs extrêmes que prend w sont -1,69 et +0,96 alors que le seuil critique varie de ±0,50 à ±1,02 selon le cas; environ la moitié des valeurs obtenues sont significatives, c'est-à-dire qu'elles conduisent au rejet de l'hypothèse nulle, qui stipule qu'il n'y a pas de différence significative de degré d'agrégation entre les cohortes comparées. De plus, les valeurs obtenues suivent un ordre régulièrement décroissant d'une date d'échantillonnage à l'autre. L'arrivée d'une nouvelle cohorte est chaque fois marquée par l'obtention d'un w positif, signe d'une agrégation relativement faible. Avec le temps, la valeur de w diminue et cette cohorte devient de plus en plus agrégée par rapport aux autres, plus vieilles ou plus jeunes. Par la suite, le degré d'agrégation de la cohorte vieillissante est surpassé par celui de la cohorte qui lui succède et qui se compose d'individus atteignant la maturité. Par exemple, la jeune cohorte du printemps 1983 montre un w de +0,12 pour le premier échantillonnage (19 mai 1983), valeur qui diminue de façon régulière, à chaque prélè-

vement, pour finalement atteindre -1,63 le 24 août suivant. L'agrégation de la génération suivante devient prépondérante avec l'obtention d'une valeur de w négative (-0,30) au début de l'été 1984. Une cohorte donnée est donc la plus agrégée à partir d'une certaine date, peu après sa naissance, alors que les mollusques arrivent à maturité, et ce jusqu'à ce que la génération suivante parvienne à son tour à maturité. Ce scénario se produisant pour toutes les cohortes, même pour des échantillonnages rapprochés dans le temps, renforce la validité de nos conclusions.

La brusque variation des valeurs entre les prélèvements du 24 août et du 8 septembre 1983 coïncide avec les fortes mortalités observées (fig. 3). La valeur de w que nous avons obtenue en comparant les cohortes jeune et vieille (JV) passe de -1,63 à -0,41, valeur représentative de la situation au mois de juin précédent. La comparaison entre les nouveaux-nés et les vieux (NV) donne aussi des valeurs très différentes pour ces deux échantillons, soient -0,76 et +0,32; encore une fois, ceux-ci correspondent à une situation antérieure, car les nouveaux-nés sont à nouveau moins agrégés que les vieux.

Les valeurs de w obtenues pour les nouveaux-nés et les jeunes (NJ) varient peu: de 0,87 à 0,73. Il semble donc que les nouveaux-nés ainsi que les jeunes soient moins agrégés que durant

la période estivale lorsqu'on les compare aux vieux. Parallèlement, le pourcentage de jeunes diminue (92 % à 53 %) entre la fin d'août et le début de septembre (tableau I), ce qui indique une plus forte mortalité dans ce groupe d'âge et pourrait avoir joué un rôle dans l'augmentation de w de $-1,63$ à $-0,41$.

Le patron de distribution spatiale des organismes et la structure de la population se rétablissent par la suite. En examinant l'histogramme du 22 septembre 1983 (fig. 2), on s'aperçoit que la distribution des fréquences des classes de longueurs est semblable à celles de l'été; la même chose se produit pour le pourcentage de jeunes, qui atteint 83 % le 22 septembre, ainsi que la valeur de w , qui rediminue à $-1,69$ le 21 octobre, soit environ un mois plus tard (tableau I).

Il est normal que la distribution spatiale soit sérieusement affectée, au moins temporairement, par une modification importante de l'habitat. Nous ne pouvons cependant pas expliquer avec certitude les raisons pour lesquelles les nouveaux-nés et les jeunes semblent être affectés plus subitement et plus fortement que les vieux. Sont-ils moins résistants? Pourraient-ils plus difficilement se mouvoir à travers un lit de plantes en décomposition?

La comparaison des cohortes sous l'angle du degré d'agrégation apporte donc des résultats intéressants. Les individus les plus agrégés font partie, d'une façon générale, de la cohorte mature la plus jeune. Comme le renouvellement de la population s'effectue selon un cycle annuel, une génération donnée est la plus agrégée pendant environ un an. En juin 1983, la génération du printemps, déjà la plus importante en termes d'effectifs, est caractérisée par une croissance rapide des individus, qui approchent de la maturité; soulignons qu'au mois d'août ceux-ci contiennent déjà des embryons. Cette cohorte sera la plus agrégée jusqu'à ce que la génération suivante atteigne la maturité, ce qui s'est produit l'été suivant (mai 1984).

Ce phénomène pourrait trouver explication dans la reproduction. Comme les jeunes doivent former beaucoup d'embryons au cours de l'été, peu après leur naissance, un rapprochement suffisant des individus pourrait être recherché par les organismes au début de l'été.

Les facteurs pouvant influencer le type de distribution spatiale (texture des sédiments, vitesse du courant, présence de plantes aquatiques et prédation) pourraient difficilement expliquer la différence de degré d'agrégation entre les cohortes. Cependant, nous croyons que la reproduction pourrait influencer à la fois le type de distribution spatiale et les différences d'agrégation.

L'existence de trois modes sur les deux courbes de la figure 4 indique que les échantillons contenaient plus fréquemment des effectifs de trois grandeurs, soit près de 0, entre 150 et 200 ainsi qu'entre 300 et 350 individus. Cela signifie que ces valeurs de densité de population ont été rencontrées plus souvent lors des échantillonnages. Il est évidemment peu probable que les dimensions des îlots de substrat favorable soient distribuées selon deux modes, et ce de telle sorte qu'elles soient la cause de ce phénomène. De même, il est peu probable que le hasard seul ait favorisé l'obtention de tels résultats, surtout si l'on considère qu'en situation unimodale, les échantillons contenant un nombre intermédiaire d'individus (200 à 300) se seraient normalement retrouvés en plus grand nombre que pour les deux modes que nous avons observés.

Enfin, il est peu probable que le hasard seul ait permis que les îlots de substrat favorable à l'espèce supportent plus fréquemment deux valeurs données de densité de population. Des données semblables aux nôtres ont été obtenues par Bennett (1970), qui a démontré l'existence de certaines dimensions modales de regroupements d'individus.

Nos résultats indiquent que la distribution est fortement agrégée à plusieurs niveaux; alliés aux différences de degré d'agrégation que nous avons constatées entre les cohortes, ils donnent naissance à l'hypothèse selon laquelle les jeunes et les vieux seraient regroupés en des îlots différents, pouvant aussi être de densités différentes. Par exemple, les jeunes pourraient se retrouver en des îlots plus petits et plus denses, superposés ou non aux îlots de vieux. Des études ultérieures apporteront peut-être des précisions à ce sujet.

Remerciements

Ce travail a été rendu possible grâce à l'assistance financière du ministère de l'Éducation du Québec (F.C.A.R.) et du fonds institutionnel de recherche (F.I.R.) de l'U.Q.T.R. Nous tenons aussi à remercier le docteur G. L. Mackie, de l'Université de Guelph (Ontario), qui a bien voulu vérifier l'identification de certains de nos spécimens.

Références

- ALIMOV, A. F., 1965. Oxygen consumption of the freshwater mollusc *Sphaerium corneum* (L.). — Zool. Zh., 44: 1558-1562.
- ALIMOV, A. F., 1967. Peculiarities of the life cycle and growth of *Sphaerium corneum* (L.). — Zool. Zh., 46: 192-199.
- ANDERSON, R. V., 1977. Concentration of cadmium, copper, lead, and zinc in six species of freshwater clams. — Bull. environ. Cont. Tox., 18: 492-496.

- ARABINA, I. P., 1968. Dynamisme annuel, saisonnier et production du zoobenthos dans les lacs Narotch, Miastro et Batorin. — Thèse, Univ. Biélorussie, Minsk, 223 p.
- AVOLIZI, R. J., 1971. Biomass turnover in naturel populations of viviparous sphaeriid clams: interspecific comparisons of growth, fecundity, mortality, and biomass production. — Thesis, Univ. Syracuse, 150 p.
- AVOLIZI, R. J., 1976. Biomass turnover of natural populations of viviparous sphaeriid clams: interspecific comparisons of growth, fecundity, mortality, and biomass production. — *Hydrobiologia*, 51: 163-180.
- BENEDENS, H.-G. & W. HINZ, 1980. Zur tagesperiodizität der filtrationsleistung von *Dreissena polymorpha* und *Sphaerium corneum* (Bivalvia). — *Hydrobiologia*, 69: 45-48.
- BENNETT, D. B., 1970. Spatial and temporal aspects of the population structure of *Sphaerium corneum* (L.). — Thesis, Univ. Sussex, 203 p.
- BISHOP, M. J. & H. DE GARIS, 1976. A note on population densities of mollusca in the river Great Ouse at Ely, Cambridgeshire. — *Hydrobiologia*, 48: 195-197.
- CASSIE, R. M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. — *Aust. J. mar. Freshwater Res.*, 5: 513-522.
- CLARKE, A. H., 1979. Sphaeriidae as indicators of trophic lake stages. — *Nautilus*, 93: 178-184.
- CROWTHER, H., 1894. Biology of *Sphaerium corneum*. — *J. Conch.*, 7: 417-421.
- DAVID, F. N. & P. G. MOORE, 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. — *Ann. Bot. N. S.*, 18: 47-53.
- DOWNING, J. A., 1979. Agregation, transformation and the design of benthos sampling programs. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 1454-1463.
- DUSSART, G. B. J., 1979. *Sphaerium corneum* (L.) and *Pisidium* spp. Pfeiffer: the ecology of freshwater bivalve molluscs in relation to water chemistry. — *J. Moll. Stud.*, 45: 19-34.
- GALE, W., 1969. Bottom fauna of pool 19, Mississippi River with emphasis on the life history of the fingernail clam *Sphaerium transversum*. — Thesis, Iowa State Univ., 234 p.
- GALE, W., 1976. Vertical distribution and burrowing behavior of the fingernail clam *Sphaerium transversum*. — *Malacologia*, 15: 401-409.
- GILMORE, R. J., 1917. Notes on reproduction and growth in certain viviparous mussels of the family Sphaeriidae. — *Nautilus*, 31: 16-30.
- HARDING, J. P., 1949. Use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions. — *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 28: 141-153.
- HEALEY, M. C., 1978. Sphaeriid mollusc populations of eight lakes near Yellowknife, Northwest Territories. — *Can. Fld Nat.*, 92: 242-251.
- HEARD, W. H., 1964. Litter size in the Sphaeriidae. — *Nautilus*, 78: 47-49.
- HEARD, W. H., 1965a. Comparative life histories of North American pill clams (Sphaeriidae: *Pisidium*). — *Malacologia*, 2: 381-411.
- HEARD, W. H., 1965b. Recent *Eupera* (Pelecypoda: Sphaeriidae) in the United States. — *Am. Midl. Nat.*, 74: 309-317.
- HEARD, W. H., 1977. Reproduction of fingernail clams (Sphaeriidae: *Sphaerium* and *Musculium*). — *Malacologia*, 16: 421-455.
- HINZ, W. & H.-G. SCHEIL, 1972. Zur filtrationsleistung von *Dreissena*, *Sphaerium* and *Pisidium* (Eulamellibranchiata). — *Öcologia* (Berl.), 11: 45-54.
- HORNBACH, D. J., M. J. McLEOD, S. I. GUTTMAN & S. K. SIELKOP, 1980. Genetic and morphological variation in the freshwater clam, *Sphaerium* (Bivalvia: Sphaeriidae). — *J. Moll. Stud.*, 46: 158-170.
- HORNBACH, D.J., T.E. WISSING & A. J. BURKY, 1982. Life-history characteristics of a stream population of the freshwater clam *Sphaerium striatinum* Lamark (Bivalvia: Pisidiidae). — *Can. J. Zool.*, 60: 249-260.
- HORNBACH, D. J., T. E. WISSING & A. J. BURKY, 1983. Seasonal variation in the metabolic rates and Q_{10} values of the fingernail clam *Sphaerium striatinum* Lamark. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 76: 783-790.
- JACOBSEN, L., 1828. The anatomy of *Cyclas* (*Sphaerium*). — *Bull. Mus. comp. Zool.*, 5: 47-55.
- LAFERRIÈRE, M., 1980. Conséquences de la dégradation de deux biotopes sur la faune benthique du fleuve Saint-Laurent, région de Gently. — Thèse, Univ. du Québec à Trois-Rivières, 134 p.
- MACKIE, G. L., 1979. Growth dynamics in natural populations of Sphaeriidae clams (*Sphaerium*, *Musculium*, *Pisidium*). — *Can. J. Zool.*, 57: 441-456.
- MACKIE, G. L. & L. A. FLIPPANCE, 1983a. Life-history variations in two populations of *Sphaerium rhomboideum* (Bivalvia: Pisidiidae). — *Can. J. Zool.*, 61: 860-867.
- MACKIE, G. L. & L. A. FLIPPANCE, 1983b. Growth dynamics in *Sphaerium rhomboideum* (Bivalvia: Pisidiidae). — *Can. J. Zool.*, 61: 868-873.
- MACKIE, G. L. & L. A. FLIPPANCE, 1983c. Intra and interspecific variations in calcium content of freshwater mollusca in relation to calcium content of the water. — *J. Moll. Stud.*, 49: 204-212.
- MITROPOL'SKII, V. I., 1969a. Observations on the life cycle of *Sphaerium corneum* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia). — Pages 138-142 in *Plankton and benthos of inland waters. Israel program for scientific translation, Jerusalem*, 360 p.
- MITROPOL'SKII, V. I., 1969b. Mechanism of filtration and feeding of sphaeriids (Mollusca, Lamellibranchia). — Pages 143-149 in *Plankton and benthos of inland waters. Israel program for scientific translation, Jerusalem*, 360 p.
- MONK, C. R., 1928. The anatomy and life-history of a freshwater mollusk of the genus *Sphaerium*. — *J. Morphol. Physiol.*, 45: 473-503.
- MORISITA, M., 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. — *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. E. (Biol.)*, 2: 215-235.
- MORISITA, M., 1962. I_s -index, a measure of dispersion of individuals. — *Res. Popul. Ecol.*, 4: 1-7.
- MORISITA, M., 1964. Application of I_s -index to sampling techniques. — *Res. Popul. Ecol.*, 6: 43-53.

- ODHNER, N. H., 1929. Die molluskenfauna des Takern. — Sjon Takerns Fauna och Flora Kgl. Sv. Vet. Akad., 8: 1-129.
- POYARKOFF, E., 1910. Incubation des embryons et régénération des branchies chez les *Cyclas* (*Sphaerium corneum* L.). — Archs Zool. exp., 5: 125-133.
- SCHERESCHESKY, H., 1911. Struktur und bildung der Bruttaschen bei *Cyclas cornea* L. — Z. wiss. Zool., 98: 677-695.
- THIEL, M. E., 1924. Versuch die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg aus ihrer hebensweise zu erklären. — Arch. Hydrobiol., 4: 1-60.
- THIEL, M. E., 1926. Vorläufige Mitteilung über das Wachstum und die Fortpflanzung von *Sphaerium corneum* L. im Hamburger Hafen. — Mitt. zool. Mus. Hamb., 42: 40-47.
- THOMAS, G. J., 1959. Self-fertilisation and production of young in a sphaeriid clam. — Nautilus, 72: 131-140.
- VINCENT, B., 1979. Étude du benthos d'eau douce dans le haut-estuaire du Saint-Laurent (Québec). — Can. J. Zool., 57: 2171-2182.
- VINCENT, B., 1981. Profondeur, vase et courant, facteurs de micro-répartition transversale du benthos dans l'estuaire d'eau douce du Saint-Laurent (Québec). — Can. J. Zool., 59: 2297-2305.
- VINCENT, B. & G. VAILLANCOURT, 1978. Les groupements benthiques du fleuve Saint-Laurent près des centrales nucléaires de Gentilly (Québec). — Can. J. Zool., 56: 1585-1592.
- VINCENT, B., G. VAILLANCOURT & N. LAFONTAINE, 1981. Cycle de développement, croissance et production de *Pisidium amnicum* (Mollusca: Bivalvia) dans le Saint-Laurent (Québec). — Can. J. Zool., 59: 2350-2359.
- WISSING, T. E., D. J. HORNBACK, M. S. SMITH, C. M. WAY & J. P. ALEXANDER, 1982. Caloric contents of corbiculacean clams (Bivalvia: Heterodonta) from freshwater habitats in the United States and Canada. — J. Moll. Stud., 48: 80-83.
- ZAIKA, V. E., 1970. Rapports entre la productivité des mollusques et la durée de leur vie. — Cah. Biol. mar., 11: 99-108.
- ZUMOFF, C. H., 1973. The reproductive cycle of *Sphaerium simile*. — Biol. Bull. (Woods Hole), 144: 212-228.

ORIGIN OF ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) CAUGHT AT SEA NEAR NAIN, LABRADOR

D. G. REDDIN and J. B. DEMPSON

Fisheries Research Branch
Department of Fisheries and Oceans
P.O. Box 5667 St. John's (Newfoundland) A1C 5X1

Résumé

L'on décrit ici l'origine du stock de saumon de l'Atlantique (*Salmo salar* L.) capturé en mer près de Nain, dans le nord du Labrador. Selon les statistiques de pêches de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* L.) et du saumon de l'Atlantique, les inventaires faits dans les rivières, les caractéristiques biologiques des captures commerciales et les retours d'étiquettes, peu de saumons des pêches de Nain proviennent des rivières au nord de Davis Inlet. La plupart proviennent des rivières du centre et du sud du Labrador et quelques uns des autres provinces canadiennes et du Maine (États-Unis).

Abstract

The stock origins of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) caught at sea near Nain, northern Labrador, are described. A review of available catch statistics from the Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) and Atlantic salmon fisheries, surveys of local rivers, biological characteristics of commercial Atlantic salmon catches, and tag recapture information indicated that few Atlantic salmon in the Nain fishery originate from rivers in Labrador north of Davis Inlet. This is contrary to a previous hypothesis. The majority of salmon originate from rivers in central and southern Labrador. Some Atlantic salmon from other provinces and Maine (USA) are also harvested in the Nain fishery.

Introduction

Recently, much attention has been focused on the coastal salmon fishery in Newfoundland and Labrador because it intercepts Atlantic salmon originating in rivers of other provinces of Canada (Pippy, 1982) and Maine, USA (Meister, 1984). In order to reduce these interceptions a number of restrictions have been placed on the commercial fisheries. Since 1975 there has been a policy of reduction in the number of licensed fishermen and several season adjustments have been made. In 1984, more intensive measures were taken; by further delaying the opening date of the fishery, closing certain areas to salmon fishing, and instituting a licence buy-back program. A management strategy targeting on specific stocks in a fishery requires detailed information on origin of the fish caught. This paper offers evidence on the origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) caught at sea in the northernmost commercial salmon fishery in Newfoundland. The fishery occurs in the offshore island area northeast of Nain, Labrador (56°32'N, 61°41'W) (Fig. 1).

The presence of Atlantic salmon on the northern Labrador coast is not recent. MacGregor (1907)

reported figures for salmon exports as early as 1883. Since 1974 salmon landings in areas north of Anton-Voisey Bay ranged from 30 to 76 t with mean annual landings of 49 t (Dempson & Furey, 1983). Power & Cressman (1975), using information on river ages from scale analysis, suggested that Atlantic salmon caught in the Nain area were from local rivers. We use information on spatial distribution of Atlantic salmon and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) catches, surveys of local rivers, recaptures of Atlantic salmon tagged as smolts in home rivers and as adults in the vicinity of Nain, and river age structure of commercial catches to infer that Atlantic salmon caught at sea in this area do not originate in nearby rivers as had been previously suggested (Power & Cressman, 1975). Information from tag recaptures and river age distributions are used to infer the origin and migration routes of the Atlantic salmon caught in the Nain fishery.

In this paper 'local' refers to those areas adjacent to or within a 75-km radius of the four major Atlantic salmon fishing areas along the northern Labrador coast (Dog Island, Black Island, Kiglapaits and Cutthroat, Fig. 1). Thus 'local' salmon

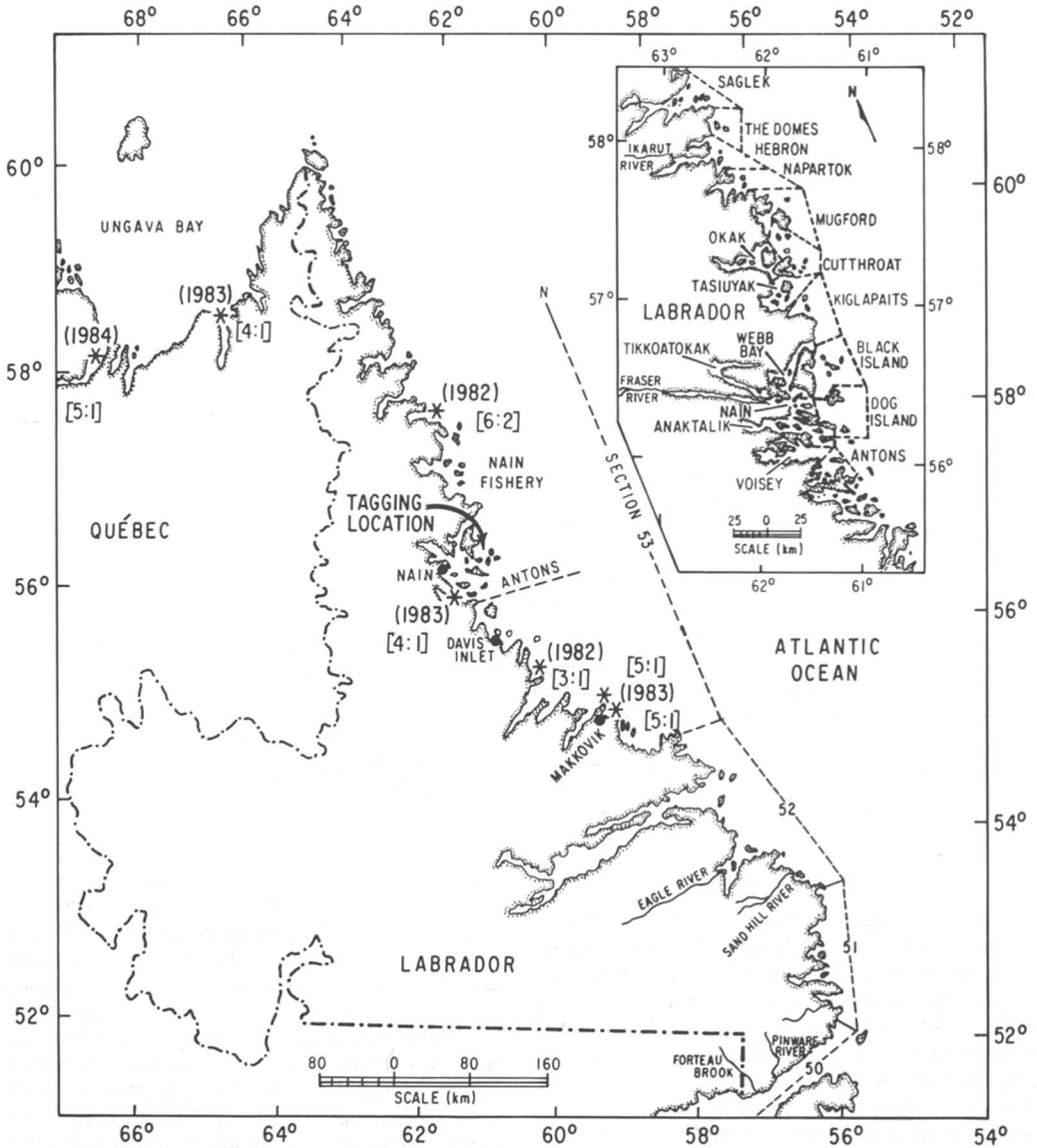


Figure 1. Area of the coastal Atlantic salmon fishery in statistical section 53, northern Labrador. Location of the 1982 Atlantic salmon tagging study, subsequent recaptures(*), and age at the time of release (river age: sea age) are indicated. Insert illustrates fishing areas within the Nain fishing region.

would be those Atlantic salmon which originated as smolts in rivers from the Antons-Voisey Bay area 40-50 km south of Nain, to the Hebron Fiord approximately 200 km north of Nain (Fig. 1). 'Other' Labrador origin salmon would be those that originated as smolts in any river from the Québec-Labrador border in the south, to the Antons-Voisey Bay area. No Atlantic salmon stocks occur in Labrador rivers north of the Hebron Fiord.

Spatial distribution of catches

The main species exploited by inshore fishermen in the Nain fishing region are Atlantic salmon and Arctic charr. Fishing berths in the Nain area can be separated into those either solely operated for Arctic charr, or for both Atlantic salmon and Arctic charr based on the location and type of gear fished. Normally, 114-mm mesh nets

(stretched measure) are used for Arctic charr, while 114-, 127-, and 140-mm mesh nets are used for Atlantic salmon. The smaller mesh gear is typically set in the inner bays and fiords inside of the coastal islands for Arctic charr, whereas the larger mesh nets are set along the outer coastal islands (referred to hereafter as inner and outer areas). Catches of Atlantic salmon and Arctic charr have been recorded separately for the inner and outer areas (Table I).

We hypothesize that if the Atlantic salmon caught are of local origin, substantial numbers should be caught in both the inner and outer fishing areas because Atlantic salmon returning to fresh water to spawn become more concentrated the closer they come to their home rivers. Catch records, however, indicated that 91% of the Atlantic salmon caught from 1974 to 1983 were landed in the outer areas and 9% in the inner bays (Table I). This suggests that the production of Atlantic salmon in local rivers is minimal and that the Atlantic salmon catches in outer areas consist of a high proportion of nonlocal fish. In contrast, 27% of the Arctic charr landings came from the outer fishing areas and 73% from the inner bays, suggesting that the Arctic charr are of local origin as confirmed by tagging studies (Dempson & Green, 1985). It should be noted, however, that Arctic charr are usually found along the coast near shore (Johnson, 1980).

Additional support for this was obtained by a comparison of catch per unit effort (C/E) of Arctic charr and salmon in the inner bay and outer coastal areas. From the effort data provided in Table I

from 1977 to 1983 (effort derived following the method initiated by Coady & Best, 1976), the mean C/E for salmon in the inner areas was 5.9 kg/man-week fished while in the outer areas it was 73.0 kg/man-week fished. In comparison, mean C/E values for Arctic charr were 270.4 and 123.3 kg/man-week fished for inner bay and outer coastal areas respectively as would be expected for fish originating from local rivers.

Surveys of local rivers

Several sources of published information are available on the presence of Atlantic salmon in local rivers. The Inuit say that there are only a few salmon rivers north of Davis Inlet (Brice-Bennett, 1977), and the Makkovik-Davis Inlet region is generally considered the northern limit of abundant freshwater Atlantic salmon stocks in Labrador (Anderson, 1985). No spawning populations of Atlantic salmon were found in the Fraser River, located northwest of Nain (Fig. 1), during investigations from 1975 to 1979 (Dempson & Green, 1985). As well, during five years (1981-85) of operating counting fences on the Ikarut River, Hebron Fiord (Fig. 1), only one Atlantic salmon has been recorded ascending this river and its tributaries. The Department of Fisheries and Oceans (Canada) maintains a record of angling statistics from both insular Newfoundland and Labrador rivers. Of the 52 rivers in Labrador with information on Atlantic salmon catch statistics, all of them are south of the Nain fishery (Moores & Tucker, 1980).

TABLE I

Distribution of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) catches (kg) in inner bay and outer coastal fishing locations for the Nain, Labrador fishery, 1974-83

Year	Arctic charr			Atlantic salmon			Effort	
	Inner Bay (kg)	Outer coast (kg)	% outer coast	Inner Bay (kg)	Outer coast (kg)	% outer coast	Inner Bay (man-weeks)	Outer coast (man-weeks)
1974	94,252	24,695	20.8	1,931	27,591	93.5	—	—
1975	37,157	6,961	15.8	6,851	57,450	89.3	—	—
1976	116,095	16,552	12.5	7,365	69,050	90.4	—	—
1977	158,254	26,351	14.3	3,936	37,656	90.5	—	—
1978	153,892	56,595	26.9	5,059	43,741	89.6	—	—
1979	125,775	47,481	27.4	6,002	29,666	83.2	480	529
1980	94,302	72,039	43.3	1,453	58,462	97.6	353	600
1981	150,931	75,103	33.2	2,669	43,253	94.2	509	472
1982	152,492	46,732	23.5	1,392	30,457	95.6	521	373
1983	90,904	57,554	38.8	1,936	18,031	90.3	389	471
Mean	117,405	43,006	26.8	3,859	41,536	91.5	—	—

Inferences from tag recapture information

In 1982, 45 adult Atlantic salmon ranging in river age from 2 to 6 years (75% age 4, 5, or 6) were tagged and released near Nain, Labrador, from August 7 to August 15. To date there have been seven recaptures; three from fish recaptured north of the tagging site and four from fish caught south of the tagging site (Fig. 1). Of those salmon that were captured to the north of the tagging site, two were recaptured in Ungava Bay rivers and the other recaptured at sea in Napartok Bay, Labrador. None of the recaptured fish were caught in fresh water adjacent to the Nain fishery. Of the seven recaptures two were caught in 1982, four in 1983, and one in 1984. Although scales were not taken from these fish when recaptured, the date of recapture indicated that many of the Atlantic salmon caught at Nain were potential multi-sea-winter (MSW) salmon. Ages were, however, available for these fish at the time of tagging and release and are indicated on Figure 1.

Additional information on the origin of salmon caught at sea in the vicinity of Nain comes from recaptures of salmon tagged elsewhere. Tag return information forwarded by fishermen to the Department of Fisheries and Oceans regional office in St. John's was used. Since some tag recaptures were forwarded directly to respective tagging agencies, the Department of Fisheries and Oceans records are incomplete. However, the data are sufficient for the purposes of this paper, since we are only attempting to determine qualitatively the stock origin of the catch. The sea-age of Atlantic salmon recaptured with tags was determined using information from the Salmon Tag Clearing House on the tag number series used by different tagging agencies. Where this was not available the weight or length of the fish was used to determine the sea age (Reddin, 1982).

Table II summarizes tag recaptures of salmon caught in sections 50-53 including the Nain fishery, that originated in rivers of Québec, Maritime Provinces and Maine. In 1980, a salmon tagged as a kelt leaving Western Arm Brook, Newfoundland (Chadwick, 1982), was recaptured 71 days later at Black Island, outside of Nain (Fig. 1). In addition, two recaptures of Atlantic salmon with origin in Scotland and England have also occurred in the Nain fishery (Reddin *et al.*, 1984). Recapture information indicated that the relative contribution of non-Labrador origin fish in this area varied annually. For example, recaptures of Maine origin fish in Nain show that the recapture rate of 1-sea-winter salmon per 1000 smolts tagged (numbers of smolts tagged and released from Anon., 1985) ranges from 0 to 0.76. It should be noted

that no substantial smolt tagging was carried out in Newfoundland and Labrador from 1975 to 1982.

Origin of salmon inferred from smolt ages

More than 6800 samples were obtained from Atlantic salmon caught in the Nain commercial fishery from 1977 to 1983 (Table III). Catches were randomly sampled for fork length and weight, and a scale sample removed from the location recommended by Lear & Sandeman (1980). Scale samples were impressed on plastic slides and smolt and sea ages interpreted by standard criteria (Havey, 1959; Berg & Grimaldi, 1967).

Atlantic salmon caught in the Nain fishery were predominantly a mixture of 1-sea-winter (1SW) (46% by number) and multi-sea-winter (MSW) (53% by number) salmon with a few previous spawners (1%) (Table III). The duration of their river life ranged from one to eight years with ages 3-6 predominating. For 1SW Atlantic salmon river ages 3-6 represented 87% of the samples and for MSW salmon these ages were 95% of the catch (Table III). Origin of these fish can be inferred from their river ages. It has been shown that rivers in the Bay of Fundy and in Maine produced mainly 2-year-old smolts, while toward the north river age increased with a higher percentage of 4-, 5-, and 6-year olds in Labrador (Templeman, 1967; Lear & Misra, 1978; Power, 1981). Salmon with a river age of one were from hatcheries; naturally produced salmon in Atlantic Canada smoltify at age 2 or greater. Salmon obtained from recreational fisheries on Forteau, Pinware, and Eagle rivers and from counting fence facilities on Sand Hill River in southern Labrador were from 86 to 91% river age 4 and 5, and from 8 to 14% were river age 3. The river ages of both 1SW and MSW salmon caught in the Nain fishery were to a large extent four years and older (> 74%). River age 4 and 5 fish, however, may also be produced in the Maritimes, Québec and insular Newfoundland. The mean river age of salmon caught in the Nain fishery is intermediate in comparison with average river ages of salmon summarized by Power (1981) for the Québec north shore-insular Newfoundland area and those for the Ungava Bay region suggesting a predominance of Labrador origin fish. The variation in river ages, particularly ages 1-3, also indicated that the relative contribution of non-Labrador origin salmon varied annually. The differences between river ages of 1SW and MSW salmon suggested that the proportions of Labrador and non-Labrador origin salmon differ between sea-age groups. The higher proportion of river age 1 salmon in the 1SW age group than in the MSW group suggested that there were more

TABLE II

Tag returns (1975-82) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) caught in statistical sections 50-53 in Labrador that had been originally tagged as smolts in rivers of Maine, Maritimes, and Québec*

Year of recapture	Maine						Maritimes						Québec			
	Section		50-52		53 ¹		50-52			53			50-52		53	
	Sea-age	1SW ²	MSW ³	1SW	MSW	Unknown	1SW	MSW	Unknown	1SW	MSW	Unknown	1SW	MSW	1SW	MSW
1975		1	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1976		3	—	22	—	—	6	4	1	1	2	1	—	—	—	—
1977		—	—	—	—	—	3	9	—	3	—	—	—	—	—	—
1978		—	—	1	—	—	—	—	—	3	—	1	—	—	—	—
1979		—	1	—	2	1	1	—	—	2	1	—	1	—	—	—
1980		12	—	44	—	—	1	1	—	3	—	—	1	—	2	—
1981		—	—	—	1	1	—	1	—	1	—	9	—	—	—	—
1982		1	—	14	3	8	—	—	—	1	2	9	—	1	—	—
Total		17	1	95	6	10	11	15	1	14	5	20	2	1	2	0

¹ Section 53 includes area of Nain fishery

² 1-sea-winter

³ Multi-sea-winter

* These are only the tags returned to the Department of Fisheries and Oceans regional office in St. John's, Nfld.

TABLE III

Summary of river age distributions for 1-sea-winter, multi-sea-winter, and previously spawned Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) sampled in the commercial fishery in the Nain, Labrador area, 1977-83

Year	River age %								Mean	
	1	2	3	4	5	6	7	8	River age	N
<i>Previous spawners</i>										
1977	0	0	0	20	0	40	40	0	6.00	5
1978	0	0	0	21	47	21	11	0	5.21	19
1979	0	0	6	38	38	19	0	0	4.69	16
1980	0	0	9	36	36	18	0	0	4.64	11
1981	0	0	25	50	13	13	0	0	4.13	8
1982	0	0	0	67	33	0	0	0	4.33	6
1983	0	0	6	44	44	6	0	0	4.50	16
Total	0	0	6	37	36	16	5	0	4.77	81
<i>Multi-sea winter</i>										
1977	0	7	14	29	32	13	5	0	4.44	324
1978	0	2	12	27	42	14	2	< 1	4.61	731
1979	< 1	4	21	34	31	10	1	0	4.25	741
1980	< 1	4	24	41	22	6	2	0	4.09	617
1981	0	2	27	36	31	4	< 1	0	4.08	478
1982	< 1	4	20	30	27	17	< 1	0	4.34	241
1983	< 1	5	15	21	42	15	2	0	4.53	494
Total	< 1	4	19	32	33	11	2	< 1	4.32	3626
<i>1-sea-winter</i>										
1977	0	2	17	25	38	16	2	0	4.56	212
1978	4	12	14	20	27	19	3	0	4.23	746
1979	2	9	18	41	23	5	1	0	3.93	391
1980	3	6	14	38	34	5	0	< 1	4.10	337
1981	3	3	10	35	37	12	< 1	< 1	4.40	438
1982	2	9	18	22	39	9	1	0	4.22	316
1983	2	11	12	29	30	16	< 1	0	4.24	677
Total	2	9	14	29	31	13	1	< 1	4.23	3117

hatchery fish in this group than in the MSW component.

Discussion

Evidence from surveys of fish populations and catch statistics indicated that local rivers do not support any significant Atlantic salmon populations, thus only a very small component of the Atlantic salmon caught in the Nain fishery could originate from local rivers. This contradicts evidence presented by Power & Cressman (1975) who used scale analysis to show that salmon taken near Nain were of local origin. Their con-

clusions may have been influenced by the small number of scale samples available at that time. In addition, Reddin & Lear (1984) and Lear *et al.* (1974) have shown that variations in river ages of Atlantic salmon catches frequently occur from year to year and seasonally which could also influence interpretation of scale ages when sample size is limited.

In general the majority (74% or more) of Atlantic salmon caught in the commercial fishery at Nain had river ages of four years or greater. This, in comparison with mean river ages of salmon from the Québec north shore-insular Newfoundland area and Ungava Bay region suggests that these

fish originated primarily in northern rivers, most likely central and southern Labrador, although some fish also could have originated from insular Newfoundland and Québec (Power, 1981). Recaptures of Atlantic salmon tagged as smolts confirm the presence of some Québec origin fish in this area, as well as Atlantic salmon originating from the Maritimes and Maine. Reddin *et al.* (1984) have documented instances of recaptures of salmon tagged as smolts in Scotland and England from southern and northern Labrador, including the area of the Nain fishery.

Tag recapture data and catch statistics (Moore & Tucker, 1980) suggest that Atlantic salmon approach the coast from late July to mid-September. Atlantic salmon captured in the Nain fishing region are either maturing 1SW (grilse) and MSW fish, or nonmaturing (mainly age 1SW) fish. Based on the temporal distribution of the Nain commercial Atlantic salmon catch it would appear that the maturing component, had they escaped the fishery, would be largely late-run fish. Approximately 70% of the Nain commercial Atlantic salmon catch from 1977 to 1983 occurred after July 30. In contrast, 60% of the Atlantic salmon catch in the Labrador recreational fishery for the same years occurred before July 31 while 70% of the Atlantic salmon counted at the Sand Hill River, Labrador, counting fence (1970-73), had entered by the first week in August (Anderson, 1985).

Idler *et al.* (1981) have shown that nonmaturing salmon are frequently caught in the Newfoundland commercial fishery. These fish are similar to the salmon caught in the Greenland fishery in that they would return to their home rivers and spawn in the following year (Anon., 1979). Meister (1984) states that the majority of northern Labrador tag recaptures of 1SW salmon would have returned to Maine rivers as MSW salmon in the year following their capture. This is probably true for most of the 1SW salmon of non-Labrador origin in the Nain fishery.

We speculate that most of the nonmaturing Atlantic salmon are coming from the Greenland — Davis Strait — Labrador Sea area and consist of fish that will return to home rivers in the following year. Some of these southward moving Atlantic salmon are believed to contribute to the fisheries in southern Labrador and along the northeast coast of insular Newfoundland in October, November, and early December and return to home rivers in the following year. Tag recaptures by month of non-Newfoundland-Labrador origin salmon in Newfoundland-Labrador waters (Pippy, 1982; Meister, 1984) substantiate this coastal migration pattern. Maritime and Maine origin salmon are also known to return to home waters via an

oceanic route which takes them through an area east of the Newfoundland continental shelf (Reddin & Burfitt, 1984). It is possible that adult salmon tagged at Nain and recaptured the following year in northern Labrador, overwintered offshore in the Labrador Sea and returned to coastal waters the next summer. The maturing component of the salmon in the Nain fishery may consist of fish moving northward to Ungava Bay and south to rivers in Labrador and possibly insular Newfoundland, and a few to rivers in Québec, Maritimes, and Maine. Some of these fish may also be exploited in fisheries to the south of the Nain fishery.

In conclusion, we have shown that most of the Atlantic salmon caught in the area of the Nain fishery were not from nearby rivers. Scale analysis indicated that many originated in rivers in central and southern Labrador. Tagging information also showed that some salmon had origins in insular Newfoundland, Ungava Bay, southern Québec, the Maritime Provinces, and Maine. The available data, however, were not sufficient to quantify accurately the relative contribution of the various Atlantic salmon components in the Nain fishery.

References

- ANDERSON, T. C., 1985. The rivers of Labrador. — *Can. Spec. Publ. Fish. aquat. Sci.*, no. 81, 389 p.
- ANON., 1979. Report of the working group on north Atlantic salmon. — *Cons. int. Explor. Mer*, C.M. 1979/M: 10, 50 p.
- ANON., 1985. Report of meeting of the working group on north Atlantic salmon. — *Cons. int. Explor. Mer*, C.M. 1985/Assess: 5, 55 p.
- BERG, A. & E. GRIMALDI, 1967. A critical interpretation of the scale structures used for the determination of annuli in fish growth studies. — *Memorie Ist. ital. Idrobiol.* 21: 225-239.
- BRICE-BENNETT, C., 1977. Land use in the Nain and Hopedale regions. — Pages 97-203 in C. Brice-Bennett (ed.). *Our footprints are everywhere*. Labrador Inuit Associations, Nain, Labrador.
- CHADWICK, E. M. P., 1982. Stock-recruitment relationship for Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland rivers. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 39: 1496-1501.
- COADY, L. & C. W. BEST, 1976. Biological and management investigations of the Arctic char fishery at Nain, Labrador. — *Tech. Rep. Fish. mar. Serv.*, no. 624, 103 p.
- DEMPSON, J. B. & G. FUREY, 1983. Summary of catch and effort statistics in the recreational and commercial Labrador Atlantic salmon fishery, 1982. — *Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee, Res. Doc.* 83/9, 14 p.
- DEMPSON, J. B. & J. M. GREEN, 1985. Life history of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the

- Fraser River, northern Labrador. — *Can. J. Zool.*, 63: 315-324.
- HAVEY, K., 1959. Validity of the scale method for ageing hatchery-reared Atlantic salmon. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 88: 193-196.
- IDLER, D. R., S. J. HWANG, L. W. CRIM & D. G. REDDIN, 1981. Determination of maturation stages of Atlantic salmon captured at sea. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 405-413.
- JOHNSON, L., 1980. The Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. — Pages 15-98 in E. K. Balon (ed.). *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.
- LEAR, W. H. & R. K. MISRA, 1978. Clinal variation in scale characters of Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on discriminant function analysis. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 35: 43-47.
- LEAR, W. H. & E. J. SANDEMAN, 1980. Use of scale characters and discriminant functions for identifying continental origin of Atlantic salmon. — Pages 68-75 in ICES/ICNAF Joint Investigation on North Atlantic Salmon. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer, 176.
- LEAR, W. H., R. F. BURFITT & W. N. BATTEN, 1974. Seasonal trends in the biological characteristics of Atlantic salmon in the commercial marine fishery at Bonavista, Newfoundland. — *Tech. Rep. Fish. Res. Bd Can.*, no. 477, 43 p.
- MacGREGOR, W., 1907. Report of an official visit to the coast of Labrador by the Governor of Newfoundland, during the month of August, 1905. — *Journal of the House of Assembly of Newfoundland*. St. John's, Newfoundland.
- MEISTER, A. L., 1984. The marine migrations of tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of U.S.A. origin. — *Cons. int. Explor. Mer, C.M. 1984/M: 27*, 28 p.
- MOORES, R. B. & R. J. TUCKER, 1980. Atlantic salmon angled catch and effort data, Newfoundland and Labrador, 1979. — *Data Rep. Can. Fish. aquat. Sci.*, no. 212, 86 p.
- PIPPY, J., 1982. Report of the working group on the interception of mainland salmon in Newfoundland. — *MS Rep. Can. Fish. aquat. Sci.*, no. 1654, 196 p.
- POWER, G., 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Québec, Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 38: 1601-1611.
- POWER, G. & D. CRESSMAN, 1975. Atlantic salmon (*Salmo salar*) taken in the sea in north Labrador. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32: 307-309.
- REDDIN, D. G., 1982. Reliability and corrections for size categories classifying Atlantic salmon (*Salmo salar*) into 1SW and MSW age groups in Newfoundland-Labrador catch records. — *Cons. int. Explor. Mer, C.M.1982/M: 18*, 18 p.
- REDDIN, D. G. & R. F. BURFITT, 1984. A new feeding area for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) to the east of the Newfoundland continental shelf. — *Cons. int. Explor. Mer, C.M.1984/M: 13*, 14 p.
- REDDIN, D. G. & W. H. LEAR, 1984. Seasonal trends in the biological characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) catches in the 1974-76 commercial fishery at Portugal Cove, Newfoundland. — *Tech. Rep. Can. Fish. aquat. Sci.*, no. 1323, 88 p.
- REDDIN, D. G., W. M. SHEARER & R. F. BURFITT, 1984. Inter-continental migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). — *Cons. int. Explor. Mer, C.M.1984/M: 11*, 9 p.
- TEMPLEMAN, W., 1967. Atlantic salmon from the Labrador Sea and off West Greenland, taken during A. T. CAMERON cruise, July-August, 1965. — *Res. Bull. Int. Comm. Northwest Atl. Fish.*, 4: 5-40.

USEFUL MORPHOMETRIC INDEX FOR THE IDENTIFICATION OF NORTHERN BLENNIOID LARVAL FISHES¹

Y. DE LAFONTAINE²

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

Résumé

Le rapport de la longueur pré-anale sur la longueur totale est évalué comme indice morphométrique pour l'identification de cinq espèces de larves de blennioidés nordiques. Un changement significatif des valeurs du rapport avec l'augmentation de taille des larves n'est observé que chez une seule espèce, *Ulvaria subbifurcata*. Les valeurs moyennes des rapports de chaque espèce sont comparées et trouvées significativement différentes. Cet indice morphométrique s'avère donc être un critère utile et fiable pour séparer ces espèces larvaires et est avantageusement rapide.

Abstract

The ratio of preanal length to total length as a morphometric index for the identification of five northern blennioid larvae is investigated. Changes of the ratio with increasing size of larvae are significant for only one species, *Ulvaria subbifurcata*. The mean values of the ratios are compared among species and highly significant differences are found. This morphometric index offers a reliable and useful criterion for separating larvae of these species and is advantageously rapid.

Introduction

In eastern Canadian marine waters, fourteen species of blennioid fishes have been recorded (Leim & Scott, 1966). In the Gulf of St. Lawrence, larval stages of five species have been commonly collected during ichthyoplankton surveys (Kohler *et al.*, 1976, 1977; de Lafontaine *et al.*, 1984): *Pholis gunnellus* (Pholidae), *Lumpenus lampretaeformis* and *Leptoclinus maculatus* (Lumpenidae), *Stichaeus punctatus* and *Ulvaria subbifurcata* (Stichaeidae). From Gulf of St. Lawrence ichthyoplankton collections, larvae of the latter four species were partially described by Faber (1976) who based his identification on myomere counts and melanistic pigment patterns and counts. The large numbers of myomeres involved (50-60 for blennioid larvae) slow down the identification process during sample sorting and this becomes time-consuming when specimen staining is required for proper identification. Four other blennioid species have been reported to occur in the Gulf of St. Lawrence (Leim & Scott, 1966;

Faber, 1976), but spawning activity remains unproven and their larval stages are still undescribed.

The position of the anus relative to total length (T.L.) has been used to separate the three blennioid families: Pholidae, Stichaeidae and Lumpenidae. Lacroix & Bergeron (1964) reported that the ratio of preanal length to total length was greater than 50% for the Pholidae and less than 50% for the two other families. For European species, Rass *et al.* (1949) indicated that Pholidae (*Pholis gunnellus*) are characterized by the "position of the anus somewhat behind the middle of the body" (>50% T.L.) and Stichaeidae (*Chirolophis ascanii*) have a "relatively small preanal space (36.5 to 39% T.L.)". Some Lumpenidae species were separated also by this criterion but the exact values were not reported by Rass *et al.* (1949). The present note evaluates the usefulness of the ratio of preanal length to total length as an additional and reliable criterion for rapid identification of larvae of five species of northern blennioid fishes.

¹ Contribution du Laboratoire Océanologique de Rimouski, 300 avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1

² Present address: Biology Department, McGill University, 1205 Dr. Penfield Avenue, Montréal (Québec) H3A 1B1

Materials and methods

Specimens used for this study came from ichthyoplankton samples taken at various locations

in the lower St. Lawrence Estuary and the western Gulf of St. Lawrence in 1977 and 1978 as part of an ichthyoplankton distribution study sponsored by the Université du Québec à Rimouski (de Lafontaine *et al.*, 1984). Samples were preserved in a sodium borate saturated 4% formaldehyde solution. Larval identification followed descriptions by Rass *et al.* (1949) and Colton & Marak (1969) for *P. gunnellus* and by Faber (1976) for the four other species. Diagnostic characters for all 5 species are summarized by Fahay (1983). Measurements were taken with an ocular micrometer to the nearest 0.05 mm and were done at least one year after collection when most of the body shrinkage had already occurred (Fowler & Smith, 1983). Preanal length was defined as the distance between the snout and the posterior margin of the anus; the ratio of preanal length to total length was calculated. Model-I regression analyses (Sokal & Rohlf, 1981) of the ratio values as a function of total length were performed to verify changes with increasing larval size.

Results and discussion

Changes of the ratio of anal length to total length with increasing larval size is significant ($0.01 < P < 0.05$) for *U. subbifurcata* only (Table I). Over the larval size range used, the predicted mean ratio varies between 0.41 and 0.43. The absence of significant relationship between ratios and larval size in four species and the very narrow range of values for *U. subbifurcata* suggest that the mean value of the ratios can be used as a morphometric index for the separation of these blennioid larvae. The mean ratios varied from 0.369 to 0.516 (Table I) while the coefficient of variation ($100 s/\bar{X}$) varied from 2.1% to 5.4%, the largest value being found for *U. subbifurcata*. The mean values of the ratio for all species were compared using a *t*-test (Sokal & Rohlf, 1981). Highly significant differences ($P > 0.001$), indicating no overlap, were found in all cases, except between *L. lamprotaeformis* and *U. subbifurcata* which have a similar ratio value of 0.418 (Table II).

Morphometrics have been found useful for larval fish identification at the family level (Ahlstrom & Moser, 1976; Snyder, 1981) and occasionally at the species level (Khan, 1971; Cooper, 1978). Morphometric characters are generally subject to growth allometry in larval fish (Fuiman, 1983) and it is thus essential to assess the degree of allometry in any character prior to using it as a taxonomic criterion for larval fish identification. The above results indicate that the ratio of anal length to total length is a reliable and rapid criterion for the identification of blennioid species. The species

not separable by this ratio, *U. subbifurcata* and *L. lamprotaeformis*, can be separated by post-anal myomere counts [28-33 and 58-63 respectively (Faber, 1976)].

The use of preanal length to total length ratio for identification of fish larvae is advantageously more rapid than myomere or melanophore enumeration and more reliable than the qualitative assessment of pigmentation patterns. Pigmentation pattern may change through development and more important, pigments tend to fade away due to preservation (Snyder, 1981). This was a problem in separating the two species of Stichaeidae on the basis of the presence of lateral oblique lines in *S. punctatus* (Faber, 1976). These lines were generally very pale and sometimes simply lacking in many specimens in our collections.

Without precluding melanistic criteria, the use of morphometric indices could greatly facilitate and speed up the process of identification of larval fish specially with the advent of computerized measuring devices (e.g. Sprules *et al.*, 1981). Compilations of similar or other morphometric indices (body depth, eye diameter, head length as in Khan, 1971 and Cooper, 1978) may also be found useful as identification tools for other species of fish larvae as well.

Acknowledgments

I wish to thank Miss Marie Banville for pointing out to me the potential utility of the preanal to total length ratio for separating these larvae. My thanks also to Dr. D.J. Faber, Dr. D.F. Markle, Mr. L. Van Guelpen and anonymous reviewers who critically reviewed an earlier copy of the manuscript. Funds were provided by a NSERC post-graduate scholarship and by the Fonds FCAR, Québec (Équipe et Programme majeur).

References

- AHLSTROM, E.H. & H.G. MOSER, 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. — *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.*, 40: 379-398.
- COLTON, J.B. & R.R. MARAK, 1969. Guide for identifying the common planktonic fish eggs and larvae of continental shelf waters, Cape Sable to Block Island. — *Bur. Comm. Fish., Biol. Lab. Woods Hole, Mass., Lab. Ref. no. 69-9*, 43 p.
- COOPER, J.E., 1978. Identification of eggs, larvae and juveniles of the rainbow smelt, *Osmerus mordax*, with comparisons to larval alewife, *Alosa pseudoharengus*, and gizzard shad, *Dorosoma cepedianum*. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 107: 56-62.
- DE LAFONTAINE, Y., M.I. EL-SABH, M. SINCLAIR, S.N. MESSIEH & J.-D. LAMBERT, 1984. Structure océanographique et distribution spatio-temporelle

TABLE I

Results of regression analyses relating the preanal length to total length ratio (Y) as a function of total length (X) for five species of blennioid larvae

Species	Obs.	Size range (mm)	Regression equation	R ²	F-value	P	Sa*	Sb**	Larval ratio $\frac{Y}{X}$	
<i>Pholis gunnellus</i>	12	11.30-25.50	Y: 0.5341 – 0.00094 X	0.148	1.74	0.216	0.0137	0.00071	0.5186	0.0120
<i>Leptoclinus maculatus</i>	11	9.95-14.00	Y: 0.5518 – 0.00512 X	0.346	4.77	0.057	0.0291	0.00234	0.4886	0.0103
<i>Lumpenus lamprætaeformis</i>	21	15.15-20.35	Y: 0.5019 – 0.00468 X	0.121	2.63	0.122	0.0520	0.00288	0.4175	0.0189
<i>Stichæus punctatus</i>	32	7.40-28.80	Y: 0.3690 + 0.00003 X	<0.001	<0.01	0.948	0.0075	0.00052	0.3695	0.0179
<i>Ulvaria subbifurcata</i>	141	4.90-12.90	Y: 0.3965 + 0.00280 X	0.034	4.95	0.028	0.0099	0.00126	0.4180	0.0228

* Sa: standard error of the intercept

** Sb: standard error of the slope

TABLE II

T-test probabilities (*P*) of the mean preanal length to total length ratios for larvae of five blennioid species

	<i>Leptoclinus maculatus</i>	<i>Pholis gunnellus</i>	<i>Stichaeus punctatus</i>	<i>Ulvaria subbifurcata</i>
<i>Lumpenus lampretaeformis</i>	>0.001	>0.001	>0.001	n.s.*
<i>Leptoclinus maculatus</i>	—	>0.001	>0.001	>0.001
<i>Pholis gunnellus</i>		—	>0.001	>0.001
<i>Stichaeus punctatus</i>			—	>0.001
<i>Ulvaria subbifurcata</i>				—

* n.s. is non-significant.

- d'œufs et de larves de poissons dans l'estuaire maritime et la partie ouest du golfe Saint-Laurent. — *Sci. Tech. Eau*, 17: 43-50.
- FABER, D.J., 1976. Identification of four northern blennioid fish larvae in the Canadian Atlantic ocean (*Stichaeidae*, *Lumpenidae*). — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 33: 1798-1802.
- FAHAY, M.P., 1983. Guide to the early stages of marine fishes occurring in the western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the southern Scotian shelf. — *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 4: 423 p.
- FOWLER, G.M. & S.J. SMITH, 1983. Length changes in silver hake (*Merluccius bilinearis*) larvae: effects of formalin, ethanol and freezing. — *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40: 866-870.
- FUIMAN, L.A., 1983. Growth gradients in fish larvae. — *J. Fish Biol.*, 23, 117-123.
- KHAN, N.Y., 1971. Comparative morphology and ecology of the pelagic larvae of nine Cottidae (Pisces) of the northwest Atlantic and St. Lawrence drainage. — Ph. D. thesis, Univ. Ottawa (Ontario), 219 p.
- KOHLER, A.C., D.J. FABER & N.J. McFARLANE, 1976. Eggs, larvae and juveniles of fishes from plankton collections in the Gulf of St. Lawrence during 1970-1971. — *Tech. Rep. Fish. Res. Bd Can.*, no. 645, 139 p.
- KOHLER, A.C., D.J. FABER & N.J. McFARLANE, 1977. Eggs, larvae and juveniles of fishes from plankton collections in the Gulf of St. Lawrence during 1972 to 1975. — *Tech. Rep. Fish. Res. Bd Can.*, no. 747, 180 p.
- LACROIX, G. & J. BERGERON, 1964. Prélèvements de larves de poissons dans le sud-ouest du golfe Saint-Laurent en 1963. — *Rapp. ann. 1963. Sta. Biol. mar. Grande-Rivière*, p. 25-37.
- LEIM, A.H. & W.B. SCOTT, 1966. Fishes of the Atlantic coast of Canada. — *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, no. 155, 485 p.
- RASS, T., I. KAZANOVA, S. ALEKSEYEVA & L. PONOMAREVA, 1949. Contributions relating to the breeding and development of the fish of the northern seas. (A compilation of the fish fauna of the Barents Sea and the taxonomic features of the eggs and larvae of the fish of this Sea). *Trans. of the All-Union Scientific Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (VNIRO)*, 17: 1-60. [Translation from Russian available from National Museum of Canada, Ottawa].
- SNYDER, D.E., 1981. Contributions to a guide to the cypriniform fish larvae of the upper Colorado river system in Colorado. — *Bur. Land Mgmt, Biol. Sci. Ser.*, no. 3, 81 p.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1981. *Biometry*, 2nd edition. — W.H. Freeman and Co., San Francisco, 859 p.
- SPRULES, W.G., L.B. HOLTBY & G. GRIGGS, 1981. A microcomputer based measuring device for biological research. — *Can. J. Zool.*, 59: 1611-1614.

DIRECTIVES AUX AUTEURS

ORIENTATION DE LA REVUE

Le Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, *découlant de travaux de recherche* en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à *double interligne* sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en *quatre* exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

ILLUSTRATIONS

Les *photographies* doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numéroté proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les *dessins* doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableaux à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted *in four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. *Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques.* — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

Drawings should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques. —
Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, n° 1, 1985. 161
pages, 15\$.

Expédier votre chèque ou mandat à :

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes. — *Naturaliste
canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, no. 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Send your cheque or money order to:

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113
NUMÉRO 2
1986

VÉZINA, L., C.-J. BOUCHARD & H.-P. THERRIEN Croissance et développement de la petite oseille (<i>Rumex acetosella</i> L.)	107-114
DOYON, D., C.-J. BOUCHARD & R. NÉRON Répartition géographique et importance dans les cultures de quatre adventices du Québec: <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Amaranthus powellii</i> , <i>Acalypha rhomboïdea</i> et <i>Panicum dichotomiflorum</i>	115-123
BOUCHARD, A.R. La végétation, les sols et la productivité fruitière de <i>Vaccinium angustifolium</i> et <i>V. myrtilloïdes</i> dans les bleuetières du Saguenay — Lac-Saint-Jean ...	125-133
GIROUX, M. Effets des doses et des modes d'apport du magnésium en relation avec la fumure K de la pomme de terre	135-142
DESCHÈNES, J. & J.-B. SÉRODES Recyclage des métaux et du phosphore par <i>Scirpus americanus</i> et <i>Spartina</i> <i>alterniflora</i> dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent (Québec)	143-151
LUCEY, W.P., J. DENISEGER & A. AUSTIN A comparison of algal periphyton communities developed on artificial substrata in two dissimilar containment systems	153-165
CARDINAL, A., M. POULIN & L. BÉRARD-TERRIAULT Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec 5. Naviculales, Naviculaceae; les genres <i>Donkinia</i> , <i>Gyrosigma</i> et <i>Pleurosigma</i>	167-190
AITKEN, A. & R. GILBERT The biota of intertidal flats at Pangnirtung Fiord, Baffin Island, Northwest Territories	191-200
LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT Cycle de développement et distribution de <i>Sphaerium corneum</i> (Linné, 1758) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) dans le lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec)	201-210
REDDIN, D.G. & J.B. DEMPSON Origin of Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i> L.) caught at sea near Nain, Labrador	211-218
DE LAFONTAINE, Y. Useful morphometric index for the identification of northern blennioid larval fishes	219-222

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113
NUMÉRO 3
1986

Études biologiques du comportement
Biological studies of behavior

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

novembre 1986

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

COMITÉ DE RÉDACTION

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

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

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

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

JEREMY McNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

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

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

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Troisième trimestre 1986. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa

ÉTUDES BIOLOGIQUES DU COMPORTEMENT
Biological studies of behavior

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

X^e Congrès annuel de la Société québécoise pour l'étude
biologique du comportement

*Xth Annual meeting of the Société québécoise pour l'étude
biologique du comportement*

Aquarium du Québec, Sainte-Foy (Québec)
1^{er}, 2 et 3 novembre / *1, 2 and 3 November 1985*

Rédacteur / *Editor*
P. MAGNAN



Université Laval
Québec
1986

AVANT-PROPOS

Ce numéro thématique du Naturaliste canadien est issu du X^e congrès annuel de la Société québécoise pour l'étude biologique du comportement (S.Q.E.B.C.), tenu les 1^{er}, 2 et 3 novembre 1985 à l'Aquarium du Québec à Sainte-Foy. Les quelque 125 participants au Congrès ont pu entendre quatre conférences dans le cadre d'un symposium sur les différents avantages que confère la vie en groupe chez les animaux et 26 communications portant sur divers aspects du comportement animal.

L'étude du comportement en général est de plus en plus utilisée pour aborder les questions se rapportant au règne animal, cette discipline permettant non seulement de décrire une situation, mais aussi d'examiner les mécanismes qui régissent plusieurs systèmes biologiques. L'augmentation constante du nombre de participants et de communications présentées aux congrès de la S.Q.E.B.C. témoigne bien de l'intérêt sans cesse grandissant pour l'étude du comportement et de la vigueur de ce domaine au Québec. Un des aspects très dynamiques de ce domaine de recherche est qu'il regroupe des chercheurs provenant de disciplines aussi variées que la psychologie, la neurobiologie, l'écologie, l'éthologie, la biologie comparée et la médecine vétérinaire. Ainsi, le chercheur œuvrant dans un champ donné peut tirer profit des méthodes, approches ou concepts développés dans d'autres domaines. Les articles présentés dans ce numéro thématique reflètent bien cette multidisciplinarité de l'étude biologique du comportement.

La tenue du X^e congrès de la S.Q.E.B.C. a été rendue possible grâce à la collaboration de différents organismes et de plusieurs personnes. Nous tenons à remercier le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (C.R.S.N.G.), qui a subventionné le symposium sur les différents avantages que confère la vie en groupe chez les animaux. Nous exprimons aussi toute notre gratitude au Département de chimie-biologie de l'Université du Québec à Trois-Rivières et à l'Aquarium du Québec (ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec) pour leur soutien technique et leur grande collaboration. Nous tenons également à remercier tous les membres du comité organisateur qui par leur travail soutenu ont grandement facilité l'organisation de ce congrès. Il s'agit de Mesdames C. Gauthier, S. Lachance, A. Lacoursière et H. Langlois et de Messieurs P. East et S. Tremblay de l'Université du Québec à Trois-Rivières, G. J. FitzGerald et G. Lavoie de l'Université Laval, A. Cyr de l'Université de Sherbrooke et P. Paulhus de l'Aquarium du Québec. La réalisation de ce numéro thématique a été rendue possible grâce au travail des membres du comité éditorial (C. Barette, J. P. Beaugrand, J. Ferron, G. J. FitzGerald et D. L. Kramer) et de l'équipe de rédaction du Naturaliste canadien. Enfin, on ne saurait passer sous silence le travail des nombreux spécialistes qui ont agi comme examinateurs anonymes dans l'évaluation des manuscrits. Leurs analyses détaillées ont permis aux membres du comité éditorial de porter des jugements plus éclairés sur chacun des manuscrits et de proposer, le cas échéant, aux auteurs des changements visant à améliorer la qualité du produit final. Nous leur sommes tous très reconnaissants.

Pierre MAGNAN
Département de chimie-biologie
Université du Québec à
Trois-Rivières

PREDATORS AND FOOD ARE THE KEYS TO UNDERSTANDING FISH SHOALS: A REVIEW OF RECENT EXPERIMENTS

T. J. PITCHER

*School of Animal Biology
University of Wales, Bangor,
LL57 2UW, United Kingdom*

Résumé

Cet article fait une revue des expériences récentes concernant les fonctions alimentaire et anti-prédatrice du banc chez les poissons. L'alimentation en bancs permet aux individus de trouver une source de nourriture plus rapidement, de consacrer plus de temps à s'alimenter et de changer plus efficacement de site d'alimentation. Le transfert passif d'informations est plus efficace dans les grands groupes. Ces bénéfices sont neutralisés par une compétition plus importante dans les grands groupes, où la résultante de la plupart des interactions est fonction de la taille des poissons. Le déplacement des individus dans une zone d'alimentation par imitation (*forage area copying*) dépend fortement du retour individuel, reflétant les règles qui influencent des comportements.

Le comportement de banc chez les poissons fait obstacle aux prédateurs. La diminution des attaques est une combinaison des effets de dilution et d'évitement. Le comportement de banc augmente la vigilance individuelle et, une fois détecté, un spectre de tactiques d'évasion permet d'atténuer les attaques, d'exploiter la confusion du prédateur et de minimiser les risques d'attaque. L'information concernant un prédateur en train d'attaquer est rassemblée et transférée aux autres individus dans le banc, en dépit des risques encourus par les poissons qui surveillent. Certains comportements peuvent représenter des tentatives pour déplacer le danger sur d'autres individus.

Les travaux revus dans cet article montrent que le comportement des poissons dans un banc, notamment les décisions de joindre les autres, de rester avec eux ou de les quitter représente une réévaluation constante du choix de s'alimenter ou de risquer sa vie. Les comportements observés dans des bancs multispécifiques font ressortir ces types de décisions de façon particulièrement claire. Des différences de décisions entre populations peuvent aider à élucider les bases génétique et ontogénique du comportement de banc.

Abstract

This paper reviews recent experiments which reveal the foraging and anti-predator functions of fish shoals. Foraging in shoals allows individual fish to find food faster, devote more time to feeding, and switch more efficiently to profitable food patches. Passive information transfer is more effective in larger groups. These benefits are counteracted by greater competition in larger groups, the outcome of most competitive encounters being decided by fish size. Forage area copying in shoals is strongly contingent upon individual reward reflecting these foraging decision rules.

Shoaling by fish counters predators. Attack abatement is a newly-analysed combination of dilution and avoidance effects. Shoaling increases individual vigilance and, once detected, a spectrum of evasion tactics mitigate attack, exploit predator confusion and minimise attack risk. Information about attacking predators is gathered and transferred to others in the shoal, despite risks to inspectors. Some behaviours may represent attempts to shift danger onto others.

The work reviewed here shows that behaviour of fish in shoals closely and rapidly tracks the shifting balance of costs and benefits of predator and food factors: decisions to join, stay with or leave others in the shoal represent a constantly re-assessed trade-off between risks of death and feeding. Behaviour in mixed-species shoals reveals these decisions in action particularly clearly. Differences in decisions between populations may enable us to unravel the genetic and developmental basis of shoaling.

Introduction

Early work on fish shoals emphasized structure, synchrony and coordination, impressive attributes of travelling social groups of fish. Indeed, shoals were thought to be made up of leaderless groups of cooperating equal and replaceable units (Radakov, 1973). We now know, however, that although cohesiveness may be high, experiments reveal that decisions to join, stay with, or leave the group are constantly re-appraised, as would be expected if behaviour in fish shoals reflected the individual selection highlighted by modern behavioural ecology (Krebs & Davies, 1984). Shoal is defined in this paper as a social group of fish (Pitcher, 1983); a social assembly without implications of polarisation or coordination.

This paper aims to show that predators and food are the keys to understanding behaviour in fish shoals, and reviews experiments designed to reveal the functions of shoaling behaviour carried out by workers in the Fish Behaviour Research Group at the University of Wales, Bangor. Large arena tanks, up to 2 m × 2 m × 1 m deep which simulate natural habitats in many respects have been used, and the experiments have been carried out mainly on freshwater species of the family Cyprinidae, collected from the wild, quarantined and habituated to the laboratory. Video and micro-computer event recorders have been employed, and the experiments depend upon careful protocols which minimise disturbance and control for as many factors as possible. Fish are trained to utilise modular artificial feeding patches which facilitate the scoring of behaviour, usually of individually marked fish (Hart & Pitcher, 1969). Full details of the design of experiments, apparatus and protocols are not given here but may be found in the original literature cited.

The review covers experiments which first demonstrate the costs and benefits of foraging in shoals, and secondly, show how fish in shoals may counter predator attack while continuing to take account of the constraints of foraging in a patchy environment. The concept of optimal shoal sizes, hydrodynamic and other possible benefits of shoaling are not included here: a broader review encompassing these areas will be found in Pitcher (1986).

Foraging in fish shoals

Our experiments reveal a number of benefits which accrue as shoal size increases, paralleling similar findings known for some time in bird flocks (Bertram, 1978; Caraco, 1979).

When food items were hidden in a random position, marked individual fish located them faster

in larger shoals (Pitcher *et al.*, 1982). The fish achieved this by observing successful food finders as well as looking for food themselves, an example of passive information transfer (PIT) (Magurran, 1984). This effect has been demonstrated in three species of cyprinids, including the nocturnally foraging stone loach (*Noemacheilus barbatulus*), where non-visual cues must have been employed (Street & Hart, 1985).

It is surprising that no attempts at food concealment or bluffing a food find were observed: concealment would keep food for the finder, whereas bluff might distract other foragers while allowing new areas to be searched. (Fish can certainly bluff in other circumstances: e.g. male sticklebacks bluff females, Whoriskey & Fitz-Gerald, 1985).

Unlike the work reported in cyprinids (which has also been confirmed using sticklebacks, R. Kirkwood, unpublished), Bergelson *et al.* (1986) did not find the PIT effect in foraging bloodfin tetras, where although larger groups found food more quickly, individuals did no better than when on their own. One interpretation of this result is that finding food faster may not be a universal advantage if cues to food location are not given. Cyprinids may give such cues inadvertently (Pitcher, 1986), but some animals deliberately give them, e.g. Elgar (1986) describes how sparrows give "chirrup" cues to food finds if there is enough for group feeding. The point needs further exploration because the fish of Bergelson *et al.* (1986) could have been subjected to handling stress as they presented food immediately after transferring fish to the experiment tank.

Secondly, time budgets favour foraging more as group size increases (Magurran & Pitcher, 1983) because fish are less timid: for example minnows spend less time hiding under weed beds in larger groups. Multivariate analysis on scored behaviour in these experiments reveals a progressive and marked shift in the spectrum of behaviours as shoal size increases from 2 to 20.

Thirdly, fish in larger shoals switch their foraging more effectively when the location of the best food patch alters (Pitcher & Magurran, 1983). Because the fish in larger groups are less timid, more of their total time budget can be devoted to feeding and more of this feeding time is spent investigating the less profitable patches. Information about the current location of the best places to feed is therefore acquired by sampling and spread more rapidly by PIT.

A fourth foraging benefit derives from a similar effect. Experiments simulated the partial shifting of a shoal home range to new areas (Kennedy, 1981; Kennedy & Pitcher, 1975). Some fish, the

residents, were informed about the location of the most profitable feeding patches, whereas others, the migrants, knew about the food patches in general but not their precise location and were therefore considered to be misinformed. Even when misinformed fish were in a majority, fish in larger groups switched foraging to the best patches more rapidly (Pitcher & Magurran, 1983). These benefits are again achieved through a combination of increased sampling and by passive information transfer through observation of other fish.

We have yet to show whether the learning of specific feeding tasks is more effective in larger groups through social observation, as has been done for pigeons (Palameta & Lefebvre, 1985), or whether a wider range of individual foraging tactics is available through social learning in shoals: the skill pool effect of Giraldeau (1984). The more effective transfer of information about good foraging sites in larger groups of cyprinids broadly fits Giraldeau's idea of the skill pool effect.

Costs of foraging in a group increase with group numbers as a result of competition for food (Bertram, 1978). In fish shoals, we have no direct experimental demonstrations of Bertram's prediction but for our cyprinids the increased competition is reflected in a decreased food handling time. In goldfish (*Carassius auratus*) an experiment which controlled for patch depletion showed that handling time for a standard food pellet reduces by about 20% as shoal size increases from 2 to 20 (Street *et al.*, 1984). Cyprinids ingest food pellets by suction using their protrusible jaws, grinding food with the pharyngeal teeth. Up to a point therefore, they are able to take in food items faster than the pharyngeal teeth deal with the queue. Similar reduction in handling time was noted by Uematsu & Takamori (1976) for medaka (*Oryzias latipes*), and so the faster feeding effect is not restricted to cyprinid morphology and indeed a similar effect has been noted in birds (Barnard, 1984). Competition in a group encourages the fish to exercise the faster feeding option, which might itself be constrained by digestive costs associated with higher feeding rates and ration sizes (Brett & Groves, 1979).

The outcome of individual competitive interactions for food seems determined by fish size: larger goldfish consistently displaced smaller goldfish at food patches (Pitcher & Jackson, in prep.); large minnows (*Phoxinus phoxinus*) forced small ones out of feeding pots (Pitcher *et al.*, 1986). No evidence was found of consistent "scrounger" strategies (Barnard, 1984) in these cyprinids, but individual differences in foraging do occur in fish shoals since Milinski (1984) demonstrated that sticklebacks (*Gasterosteus acu-*

leatus) which moved between patches more were the poorer competitors.

As a consequence of competition based on size it pays small fish to avoid larger ones. Size segregation in fish shoals is therefore likely to be more a way of minimising such food competition than the mechanical sorting by differential swimming speeds advocated in the past (Pitcher *et al.*, 1986).

Animals often join successful foragers by moving to the same area themselves. Such forage area copying (Barnard & Sibly, 1981) in fish shoals provides an example of the foraging decision rules outlined above. An experiment designed to investigate forage area copying (FAC) in goldfish (Pitcher & House, in prep.) showed the behaviour to be contingent upon individual reward. The experiment controlled for greater foraging and lower timidity in larger group sizes. There was little FAC when food was abundant, but the behaviour appeared strongly at lower food levels. Surprisingly, when food on the feeding patches was very low or absent, FAC disappeared again. The fish's estimate of the chance of increased food acquisition by joining others seems to vary according to its own current perception of food gathering success, a phenomenon not yet taken account of in the theoretical literature on foraging. Furthermore, FAC was not just food-reward dependent, but also task-dependent, since it reappeared if the feeding patches were taken away. Similar findings apply to minnows (Pitcher, 1986 and in prep.).

Herbivorous surgeon-fish (*Acanthurus* spp.) on coral reefs were considered to form shoals to overcome territorial damselfish defending feeding areas of algal mat (Robertson *et al.*, 1976), a shoal function which has recently been proved experimentally in the field (Foster, 1985). The surgeon-fish, blue tangs, form mixed species shoals to do this only when present in larger numbers. Foster argues that this rules out vigilance and other shoaling functions, although shifts in the optimal trade-off between vigilance, foraging and this "gang raid" effect might equally well explain the data, paralleling findings in mammals with similarly fluid grouping strategies (e.g. hares: Monaghan & Metcalf, 1985). Using a similar tactic, sticklebacks form egg-raiding shoals to overcome the defences of territory owners (FitzGerald & Wootton, 1986), but it remains to be seen how widely the "gang raid" effect applies in other shoaling fishes.

These experiments prove that feeding fish take rapid decisions based upon information acquired about number of companions, the fish's own current feeding success, and the location, quality

and variability of food patches. Up to a limit imposed by competition, the experiments suggest that foraging fish will do better by joining conspecifics in shoals. The following section shows that predators impose a major constraint on this simple picture.

Predators and fish shoals

Shoaling fish gain protection from predators in a variety of distinct ways. Unlike reviews which suggest that avoidance of predator encounters, and confusion of the predator when encountered, are the only important mechanisms protecting fish in shoals (e.g. Taylor, 1984), our recent work suggests that predators are countered through attack abatement, attack mitigation, early detection, predator evasion, predator inspection, predator confusion, and predator prediction. These points are explained below.

It has often been averred that shoals gain strategic protection from searching predators through the avoidance effect (e.g. Partridge, 1982). The effect is based upon a searching predator being less likely to come within the single collective detection zone of grouped prey than the many detection zones of isolates. The argument is, unfortunately, implicitly group selectionist since, if we ignore irrelevancies to this specific argument like antipredator manoeuvres, predator confusion and the actual search pattern of the predator, in the search advantage model the probability of any one particular prey being eaten is the same in both cases (Pitcher, 1986; Williams, 1964). The avoidance effect cannot therefore select for shoaling behaviour.

The dilution effect is also often advocated as selecting for grouping. This effect expresses the proportional reduction with increased group size of the likelihood of being a victim of an attack (Foster & Treherne, 1981). Within a group, whose size can be set by the experimenter, there are several attempts at an experimental proof of this relationship (e.g. Morgan & Godin, 1985). For the dilution effect to be important in the real world, however, it is important to consider a finite number of preys, which may be either grouped or isolated within the detection and attack range of the predator. The problem with the dilution argument is that the advantage accrues to the grouped individuals when attacked but, when compared to the isolates, this is exactly counterbalanced by the increased cost of being the group selected by the predator for attack (Pitcher, 1986).

Dilution has sometimes been confused with Hamilton's (1971) analysis of avoidance of predation on the margins, but this appears to be a

distinct effect represented in fish shoals by the ball compaction seen in pelagic shoals when under extreme attack (e.g. Grover & Olla, 1983). (Terming this Hamilton's "marginal predation" effect has the problem of possible confusion with theoretical work on rates of predation).

Search and dilution considered together can, nevertheless, select for grouping. This has been termed the "attack abatement" effect to distinguish it from previous analyses (Pitcher, 1986). The joint probability of being in the group attacked and of being the victim taken from that group is always less for grouped individuals than for isolates, so joining behaviour is selected for (Turner & Pitcher, 1986). Abatement-effect joining turns out to be an ESS (Parker, 1984) despite the fact that individuals in many group sizes do worse through being joined by isolates who are increasing their own advantage.

Two other benefits may be based upon dilution, but have yet to be demonstrated in fish shoals. Barnard's (1983) "time wasting" effect allows the rest of the group to escape while the predator deals with its victim. Pitcher's (1986) "cognitive dilution" effect allows fish to know that a predator is in the vicinity and experience an attack with a lower chance of being the victim within the group. I suggest that these effects be termed "attack mitigation".

It has long been suspected that fish in shoals may detect an approaching predator earlier through the "many eyes" effect (Bertram, 1978), as has been demonstrated several times in bird flocks (e.g. Studd *et al.*, 1983; Lazarus, 1979). Three recent investigations which measured escape behaviour in fish shoals failed to find this effect (Godin & Morgan, 1985; Goodey & Liley, 1985; Seghers, 1981). The reason for this was probably that behaviour reflecting actual predator detection was not scored or not clearly visible. Fish, unfortunately, do not possess clear "vigilant" postures as seen in birds (e.g. ostriches "head up", Bertram, 1980) so that it can be difficult to tell if a fish has seen anything.

One laboratory study, in which behaviour was carefully scored from videotapes replayed in slow motion, clearly demonstrated that minnows detected an approaching model pike earlier in larger shoals, confirmation of the "many eyes" early warning vigilance effect (Magurran *et al.*, 1985). In this experiment a model pike emerged from a hide and, with a simulated stalk, approached a fish shoal foraging on a standard patch. (Again there were controls for patch depletion, habituation and the like — see original paper.) Foraging on the patch declined gradually from an early stage in the pike's approach in larger shoals, but in

small shoals foraging remained constant and then decreased abruptly when the pike model was close to the patch. A consistent relationship between the distance at which foraging began to decline and shoal size suggested that the fish in larger shoals had detected the pike earlier. Scoring of skittering behaviour, a rapid brief semicircular movement, and of predator inspection behaviour (PIB, see below) proved the point: the pike distance at which skittering and predator inspection began was clearly related to shoal size. On the other hand, the distance at which minnows in the shoal stopped feeding and left the patch as a group was not clearly related to the distance of the threat: unfortunately this was the behaviour analogous to that scored in the other work cited above. In fact, if anything, the larger minnow shoals allowed the pike model to approach more closely.

An alternative explanation for the foraging results might be that fish in small shoals are under such pressure to feed because of the greater time budgeted to timidity behaviours, that they are forced to allow the pike to approach closer before beginning to reduce foraging. This would be consistent with their accepting greater risk (Milinski, 1986 and pers. comm.). The results for skittering and predator inspection, known to be two specifically threat-related behaviours from trials with real pike (Magurran & Pitcher, in press), suggest that this is not the case, although it cannot be ruled out without further experiments.

The need to detect and respond immediately to the presence of potential predators appears to have been of over-riding importance in shaping how fish behave in shoals, but there is evidence that fish always make a trade-off between any perceived threat and the benefits of feeding in groups outlined above. The experiments outlined below indicate that the immediate shift in the balance of costs and benefits which occurs when a predator is detected is rapidly tracked by the fishes subsequent behaviour.

Once a predator is detected, a number of behavioural changes occur in fish shoals which appear to be responsible for the often-reported decrease in predator success when attacking shoals (e.g. Tremblay & FitzGerald, 1979). A typical response is the remarkable increase in compaction when minnows encounter a live pike for just one hour. For example, in shoals of 20 fish the median elective group size (EGS) shifts from around 5 to 20 and even one day later the EGS has only declined to about 15 (Pitcher *et al.*, 1983). In addition, shoals tend to polarise into coordinated schools under predator threat, although this varies with the strength of the species' shoaling tendency (Pitcher, 1979).

Such increases in compaction and cohesiveness (e.g. Ruppell & Gosswein, 1972) make possible a variety of behavioural tactics (e.g. Pitcher & Wyche, 1983) which exploit several aspects of the predators attack. The simplest tactic is a general coordinated evasion of the predator (e.g. Major, 1978) but in minnows and many other fishes, more complex tactics have been described.

For example, in the "fountain effect" (e.g. Potts, 1970) a shoal splits into two and reforms behind the predator. This may be seen either when the predator meets the school head-on or catches up from the rear, and in a large school resembles a gap being opened and closed by a zip-fastener. The effect minimises the time that individual fish are within attack range and vulnerable to strike without breaking ranks or causing a major disruption in the school. Recently, Wardle (1986) and Hall *et al.* (in press) have shown that the behavioural mechanism of the fountain effect is based on responses of individual fish to quite simple visual stimuli bounding the edges of their visual field.

Rapid information transfer across a shoal can be brought about by a wave of reaction passing from individual to individual (usually neighbours). Such a "Trafalgar effect" (Treherne & Foster, 1981) could spread information/evasion across the shoal faster than the approaching predator. Even faster propagation would result from anticipation of the wave, as suggested by Potts' (1984) "chorus-line" effect. Empirical evidence for the fast transfer of evasion behaviours across a school (i.e. the Trafalgar effect) has been put forward for schooling gadoids by Partridge & Pitcher (1980) and by Godin & Morgan (1985) for killifish (*Fundulus diaphanus*).

Visual predators are often confused by multiple targets (see Milinski, 1979; Broadbent, 1965), so shoaling fish will tend to foil attacks merely by staying together. Moreover, several tactics appear to enhance the "confusion effect" by increasing the relative movement between potential targets, such as slow passing and skittering in minnows (Magurran & Pitcher, in press; Pitcher, 1986).

Three tactics, "group jump", "flash expansion" (minnows; Magurran & Pitcher, in press) and "hourglass" (sandeels; Pitcher & Wyche, 1983), cause a potential target to vanish from the predator's vision.

Despite being usually considered as benefitting individuals through coordinated cooperation, detailed observations are beginning to reveal conflicts and possible exploitation in these shoal tactics, although this work is in its infancy. Some tactics, such as passing in minnows, may reflect attempts

to shift the predators attention onto neighbours (Pitcher, 1986; Milinski, in prep.).

Fish usually attempt to avoid being split from the shoal, since stragglers are selectively preyed upon (Magurran & Pitcher, in press; Morgan & Godin, 1985) and some predators attacks seem designed to disrupt the group (e.g. Major, 1977, 1978). Exceptions to this never-break-ranks rule are found in a few manoeuvres such as "flash expansion" (Nursall, 1973), the predator inspection behaviour described below, and when, under extreme fright, minnows seek cover by hiding individually in weed or under stones (Pitcher, 1973).

Anti-predator tactics in minnow shoals are contingent upon the state of the predator (Magurran & Pitcher, in press), implying that information is gained about the predator as an attack proceeds. One way in which information may be gained is through predator inspection behaviour (PIB). Approaches are made to the predator (real or model) by individuals or small groups which leave their fellows and swim up to within 2-3 body lengths of the predator before returning to the main shoal. Experiments reveal that inspecting minnows take account of the risks involved in such "dicing with death", that an inspector's behaviour has altered on return to the group, and that information is acquired and transferred to the shoal since non-inspectors change their behaviour when inspectors return (Pitcher *et al.*, 1986). It is significant that inspectors return to the group and do not go off to hide individually: as yet we do not know if this reflects individual benefits through "never-break-ranks" or if it may represent exploitation of others by the inspector, such as may occur in bird alarm calls (Charnov & Krebs, 1975). Differences between individuals in PIB may represent selfish behaviour (Magurran, 1986).

Predator inspection behaviour occurs particularly during the early stages of a pike attack on minnows, which is why it is easily elicited by models. Further ways of getting information during a predator encounter must operate, however, since minnows appear to be able to predict actual strikes by an attacking pike. It is perhaps significant that, despite evasion manoeuvres, shoaling minnows appear to stay in visual range of a stalking pike, a behaviour possibly reflected in the recorded intimacy between shoaling prey and their predators in the wild (Pitcher, 1980).

As well as being contingent upon the predator's behaviour, and paralleling our finding with foraging behaviour, experiments on minnows have revealed marked changes in the frequency, time budget and sequence of anti-predator tactics with shoal numbers (Magurran & Pitcher, in press). This changing emphasis among the repertoire of be-

haviours reflects the shifting balance of costs and benefits: for example minnows in small shoals hide rather than evade and perform fewer inspections. Motivationally, decisions to join, stay or leave shoal-fellows seem to be driven by changes in timidity and shoaling tendency whose physiological basis in the neuroendocrine system would be well worth investigating. On the other hand, in an evolutionary sense, the rapidly shifting balance of survival with group size must have selected for fish who change their behaviour according to the number of conspecifics, memory of feeding success and perceived predator threat. Differences in anti-predator and foraging behaviour in shoals from populations living with different natural predator regimes (e.g. Seghers, 1974) enable us, through comparison, to investigate the evolutionary fundamentals of this system more directly than might be imagined, as will be explained below.

Minnows from a population sympatric with pike produced more compact shoals under threat but recovered and began to feed more rapidly afterwards. These fish performed more skittering and inspection behaviour and adjusted their behaviour more as a result of information gained (Magurran, 1986). Currently, these findings are the basis of experiments aimed at disentangling the genetic and developmental factors in shoaling behaviour and thereby providing insight of the underlying evolutionary processes.

Experiments on mixed-species cyprinid shoals provide an example of how fish conflate these predator-threat and foraging decision rules in practice. Mixed shoals of dace, gudgeon and minnow fed on patches and were approached by a model pike in a large and realistic fluvium tank (Allan, 1986 and in press). In general the fish took advantage of a larger group size when feeding, but measurements of EGS, neighbour identity and distance, and encounters between the species revealed a strong tendency for species to segregate at the onset of predator threat (Allan & Pitcher, 1986). The major mechanism leading to segregation was differential joining at interfish encounters. Wolf (1985) reported similar increased shoaling with conspecifics under threat in coral reef fish. Two factors may encourage individuals to join their own species when a predator appears: (a) better coordination of group manoeuvres; and (b) avoiding attracting a predator's attention by being conspicuous among aliens.

Conversely, FitzGerald & van Havre (1985) reported increased cohesion and polarity when shoals composed of two species of stickleback were subjected to an overhead threat stimulus (a Frisbee). This might reflect the abatement effect

in operation in the small isolated tide pools in which the work was carried out. Alternatively, the sticklebacks may be so similar morphologically as to benefit from greater predator confusion in the larger group. Time to resume normal activity after disturbance was inversely related to shoal size, in support of Magurran & Pitcher's (1983) findings on minnow timidity.

FitzGerald and van Havre's results confirm that there is a very delicate balance between individual decisions to join, remain or leave the group in fish shoals. Further investigation of these decision rules seems to be the best way forward for research on fish shoals.

Acknowledgments

This work would not have been possible without help and inspiration from Dr. Anne Magurran. Financial support has been provided by the United Kingdom Natural Environment Research Council, the U.K. Science and Engineering Research Council, the Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, and the Freshwater Biological Association. Experiments involving live predators were carried out under a U.K. Government Home Office Licence and furthermore were designed to be compatible with current ethical guidelines (Huntingford, 1984; Anon., 1986).

References

- ALLAN, J. R. (in press). Studies of the behavioural ecology of fish in the semi-natural conditions of a fluvium. — Proceedings 4th British Freshwater Fisheries Conference.
- ALLAN, J. R., 1986. The influence of species composition on behaviour in mixed species cyprinid shoals. — *J. Fish Biol.*, Volume 29.
- ALLAN, J. R. & T. J. PITCHER, 1986. Species segregation during predator evasion in cyprinid fish shoals. — *Freshwat. Biol.*, 16: 653-659.
- ANON., 1986. Guidelines for the use of animals in research. — *Anim. Behav.*, 34: 315-318.
- BARNARD, C. J., 1983. Animal behaviour: ecology and evolution. — Croom Helm, London, 339 p.
- BARNARD, C. J., 1984. The evolution of food scrounging strategies within and between species. — Pages 95-126 in C. J. Barnard (ed.). *Producers and scroungers*. Croom Helm, London, 303 p.
- BARNARD, C. J. & R. SIBLY, 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. — *Anim. Behav.*, 29: 543-550.
- BERGELSON, J. M., J. H. WILLIS & P. E. ROBAKIEWICZ, 1986. Variance in search time: do groups always reduce risk? — *Anim. Behav.*, 34: 289-291.
- BERTRAM, B. C. R., 1978. Living in groups: predators and prey. — Pages 64-96 in J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. 1st ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 494 p.
- BERTRAM, B. C. R., 1980. Vigilance and group size in ostriches. — *Anim. Behav.*, 28: 278-286.
- BRETT, J. R. & T. D. D. GROVES, 1979. Physiological energetics. — Pages 279-352 in W. S. Hoar, D. J. Randall & J. R. Brett (eds.). *Fish Physiology, Volume 8: Bioenergetics and growth*. Academic Press, New York, 526 p.
- BROADBENT, D. E., 1965. Information processing in the nervous system. — *Science*, 150: 457-462.
- CARACO, T., 1979. Time budgeting and group size: a test of theory. — *Ecology*, 60: 618-627.
- CHARNOV, E. L. & J. R. KREBS, 1975. The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? — *Am. Nat.*, 109: 107-111.
- ELGAR, M. A., 1986. House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if resources are divisible. — *Anim. Behav.*, 34: 169-174.
- FITZGERALD, G. J. & N. van HAVRE, 1985. Flight, fright and shoaling in sticklebacks. — *Biology Behav.*, 10: 321-331.
- FITZGERALD, G. J. & R. J. WOOTTON, 1986. Behavioural ecology of sticklebacks. — Pages 409-432 in T. J. Pitcher (ed.). *The behaviour of teleost fishes*. Croom Helm, London, 553 p.
- FOSTER, S. A., 1985. Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. — *Anim. Behav.*, 33: 782-792.
- FOSTER, W. A. & J. E. TREHERNE, 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. — *Nature*, 293: 466-467.
- GIRALDEAU, L.-A., 1984. Group foraging: the skill pool effect of frequency dependent learning. — *Am. Nat.*, 124: 72-79.
- GODIN, J.-G. J. & M. J. MORGAN, 1985. Predator avoidance and school size in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus* Lesueur). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 105-110.
- GOODEY, W. & N. R. LILEY, 1985. Grouping fails to influence the escape behaviour of the guppy (*Poecilia reticulata*). — *Anim. Behav.*, 33: 120-131.
- GROVER, J. T. & B. OLLA, 1983. The role of the rhinoceros auklet *Cerorhinca monocerata* in mixed species feeding assemblages of seabirds in the strait of Juan de Fuca, Washington. — *Auk*, 100: 979-982.
- HALL, S. J., C. S. WARDLE & D. N. MACLENNAN (in press). Predator evasion in a shoal of juvenile whiting *Merlangius merlangius*: test of a model for the fountain effect. — *Mar. Biol.*
- HAMILTON, W. D., 1971. Geometry for the selfish herd. — *J. theor. Biol.*, 31: 295-311.
- HART, P. J. B. & T. J. PITCHER, 1969. Field trials of fish marking using a jet inoculator. — *J. Fish Biol.*, 1: 383-385.
- HUNTINGFORD, F., 1984. Some ethical issues raised by studies of predation and aggression. — *Anim. Behav.*, 32: 210-215.

- KENNEDY, G. J. A., 1981. Individual variation in homing tendency in the European minnow, *Phoxinus phoxinus*. — *Anim. Behav.*, 29: 621-625.
- KENNEDY, G. J. A. & T. J. PITCHER, 1975. Experiments on homing in shoals of the European minnow, *Phoxinus phoxinus*. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 104: 452-455.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIES (eds.), 1984. Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd ed. Blackwell Sci Publ., Oxford, 493 p.
- LAZARUS, J., 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive *Quelea*. — *Anim. Behav.*, 27: 855-865.
- MAGURRAN, A. E., 1984. Gregarious goldfish. — *New Scientist*, 9th August: 32-33.
- MAGURRAN, A. E., 1986. Predator inspection behaviour in minnow shoals: differences between populations and individuals. — *Behav Ecol. Sociobiol.*: 19: 267-273.
- MAGURRAN, A. E. & T. J. PITCHER, 1983. Foraging, timidity and shoal size in minnows and goldfish. — *Behav Ecol. Sociobiol.*, 12: 142-152.
- MAGURRAN, A. E. & T. J. PITCHER (in press). Provenance, shoal size and the organisation of predator evasion behaviour in minnows. — *Proc. R. Soc.*
- MAGURRAN, A. E., W. OULTON & T. J. PITCHER, 1985. Vigilant behaviour and shoal size in minnows. — *Z. Tierpsychol.*, 67: 167-178.
- MAJOR, P. F., 1977. Predator-prey interactions in schooling fishes during periods of twilight: a study of the silverside, *Pranesus insularum*, in Hawaii. — *Fish. Bull.*, U.S., 75: 415-426.
- MAJOR, P. F., 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. — *Anim. Behav.*, 26: 760-777.
- MILINSKI, M., 1979. Can an experienced predator overcome the confusion of swarming prey more easily? — *Anim. Behav.*, 27: 1122-1126.
- MILINSKI, M., 1984. Competitive resource sharing: an experimental test of a learning rule for ESSs. — *Anim. Behav.*, 32: 233-242.
- MILINSKI, M., 1986. Constraints placed by predators on feeding behaviour. — Pages 236-251 in T. J. Pitcher, (ed.). The behaviour of teleost fishes. Croom Helm, London, 553 p.
- MONAGHAN, P. & N. B. METCALF, 1985. Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. — *Anim. Behav.*, 33: 993-999.
- MORGAN, M. J. & J.-G. J. GODIN, 1985. Antipredator benefits of schooling behaviour in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*). — *Z. Tierpsychol.*, 70: 236-246.
- NURSALL, J. R., 1973. Some behavioural interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*) and northern pike (*Esox lucius*). — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 30: 1161-1178.
- PALAMETA, B. & L. LEFEBVRE, 1985. The social transmission of a food finding technique in pigeons: what is learned? — *Anim. Behav.*, 33: 892-896.
- PARKER, G. A., 1984. Evolutionarily stable strategies. — Pages 30-61 in J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.). Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 493 p.
- PARTRIDGE, B. L., 1982. Structure and function of fish schools. — *Scient. Am.*, 246: 114-123.
- PARTRIDGE, B. L. & T. J. PITCHER, 1980. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. — *J. comp. Physiol. A*, 135: 315-325.
- PITCHER, T. J., 1973. Some field measurements on minnow schools. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 102: 840-843.
- PITCHER, T. J., 1979. Sensory information and the organisation of behaviour in a shoaling cyprinid. — *Anim. Behav.*, 27: 126-149.
- PITCHER, T. J., 1980. Some ecological consequences of fish school volumes. — *Freshwat. Biol.* 10: 539-544.
- PITCHER, T. J., 1983. Heuristic definitions of shoaling behaviour. — *Anim. Behav.*, 31: 611-613.
- PITCHER, T. J., 1986. Functions of shoaling behaviour in teleosts. — Pages 294-337 in T. J. Pitcher (ed.). The behaviour of teleost fishes. Croom Helm, London, 553 p.
- PITCHER, T. J. & A. E. MAGURRAN, 1983. Shoal size, patch profitability and information exchange in foraging goldfish. — *Anim. Behav.*, 31: 546-555.
- PITCHER, T. J. & C. J. WYCHE, 1983. Predator avoidance behaviour of sand-eel schools: why schools seldom split? — Pages 193-204 in D. L. G. Noakes, B. G. Lindquist, G. S. Helfman & J. A. Ward (eds.). Predators and prey in fishes. Junk Publ., The Hague, 228 p.
- PITCHER, T. J., D. A. GREEN & A. E. MAGURRAN, 1986. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. — *J. Fish Biol.*, 28: 439-448.
- PITCHER, T. J., A. E. MAGURRAN & J. R. ALLAN, 1983. Shifts of behaviour with shoal size in Cyprinids. — *Proceedings 3rd British Freshwater Fisheries Conference*, 220-8.
- PITCHER, T. J., A. E. MAGURRAN & J. R. ALLAN, 1986. Size-segregative behaviour in minnow shoals. — *J. Fish Biol.*, Vol. 29.
- PITCHER, T. J., A. E. MAGURRAN & I. WINFIELD, 1982. Fish in larger shoals find food faster. — *Behav Ecol. Sociobiol.*, 10: 149-151.
- POTTS, G. W., 1970. The schooling ethology of *Lutjanus monostigma* in the shallow reef environment of Aldabra. — *J. Zool. Lond.*, 161: 223-235.
- POTTS, W. K., 1984. The chorus line hypothesis of manoeuvre coordination in avian flocks. — *Nature*, 309: 344-345.
- RADAKOV, D. V., 1973. Schooling in the ecology of fish. — *Israel Programme for Scientific Translations*, Wiley, New York, 173 p.
- ROBERTSON, D. R., H. P. A. SWEATMAN, G. A. FLETCHER & M. G. CLELAND, 1976. Schooling as a means of circumventing the territoriality of competitors. — *Ecology*, 57: 1208-1220.
- RUPPELL, G. & E. GOSSWEIN, 1972. Die Schwärme von *Leucaspius delineatus* (Cyprinidae, Teleostei) bei Gefahr im Hellen und im Dunkeln. — *Z. vergl. Physiol.*, 76: 333-340.

- SEGHERS, B., 1974. Schooling behaviour in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. — *Evolution*, 28: 486-489.
- SEGHERS, B., 1981. Facultative schooling by the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. — *Envir. Biol. Fish.*, 6: 21-24.
- STREET, N. G. & P. J. B. HART, 1985. Group size and patch location by the stoneloach, *Noemacheilus barbatulus*, a non-visually foraging predator. — *J. Fish Biol.*, 217: 785-792.
- STREET, N. G., A. E. MAGURRAN & T. J. PITCHER, 1984. The effects of increasing shoal size on handling time in goldfish *Carassius auratus*. — *J. Fish Biol.*, 25: 561-566.
- STUDD, M. V., R. D. MONTGOMERIE & R. J. ROBERTSON, 1983. Group size and predator surveillance in foraging house sparrows. — *Can. J. Zool.*, 61: 226-231.
- TAYLOR, R. J., 1984. *Predation*. — Chapman & Hall, London, 166 p.
- TREHERNE, J. E. & W. A. FOSTER, 1981. Group transmission of predator avoidance in a marine insect: the Trafalgar effect. — *Anim. Behav.*, 29: 911-917.
- TREMBLAY, D. & G. J. FITZGERALD, 1979. Social organization as an antipredator strategy in fish. — *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 106: 411-413.
- TURNER, G. F. & T. J. PITCHER, 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. — *Am. Nat.*: 228-240.
- UEMATSU, T. & J. TAKAMORI, 1976. Social facilitation in feeding behaviour of the medaka *Oryzias latipes*. 1. Continuous observation during a short period. — *Jap. J. Ecol.*, 26: 135-140.
- WARDLE, C. S., 1986. Fish behaviour and fishing gear. Pages 463-495 in T. J. Pitcher, (ed.). *The behaviour of teleost fishes*. Croom Helm, London, 553 p.
- WHORISKEY, F. G. & G. J. FITZGERALD, 1985. Sex, cannibalism and sticklebacks. — *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18: 15-18.
- WILLIAMS, G. C., 1964. Measurements of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling. — *Publ. Mus. Michigan State Univ.*, 2: 351-383.
- WOLF, N. G., 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. — *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17: 47-52.

THE EFFECT OF TEMPERATURE UPON THE AGGRESSIVE BEHAVIOR OF MALE STICKLEBACKS (GASTEROSTEIDAE)

G. J. FITZGERALD, H. GUDERLEY and M. BLOUIN

Département de biologie
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

Le comportement agressif de trois espèces d'épinoches mâles a été mesuré à différentes températures de l'eau. Quatre mesures de l'agressivité ont été employées: le temps avant la première attaque des intrus, le nombre d'attaques par unité de temps, la fréquence à laquelle les résidents approchent les intrus et le rapport du nombre d'attaques sur le temps près des intrus. Les trois espèces étaient toutes plus agressives aux températures intermédiaires (15°C-25°C) qu'aux basses températures (5°C et 10°C) ou aux températures élevées (30°C). *Gasterosteus aculeatus* a été plus agressif que *G. wheatlandi* ou *Pungitius pungitius* aux températures intermédiaires. Ces résultats suggèrent que le coût de l'agression et le besoin de défendre les territoires contre les intrus varient avec la température de la même façon pour les trois espèces d'épinoches.

Abstract

The aggressive response of three species of male sticklebacks was measured at different water temperatures. Four measures of aggression were used: time to first attack of intruders, number of attacks per unit time, frequency of approach of residents to intruders and the ratio of attacks to the time resident males spent near intruders. All three species were more aggressive at intermediate temperatures (15°C-25°C) than at low (5°C and 10°C) or high temperatures (30°C). *Gasterosteus aculeatus* was more aggressive than *G. wheatlandi* or *Pungitius pungitius* at intermediate temperatures. These results suggest that the costs of aggression and the need to defend territories vary similarly with temperature for the three species.

Introduction

The importance of male territorial aggression for successful reproduction in sticklebacks is well known (Wootton, 1976, 1984). It mainly serves to protect the nest against conspecific or hetero-specific intruders that may try to steal the nesting material or the eggs. Prior studies of factors influencing variability in levels of stickleback territorial aggression have examined the effects of male density (e.g. van den Assem, 1967; Stanley & Wootton, 1986), food (Smith, 1970; Stanley & Wootton, 1986), presence or absence of predators (e.g. Giles & Huntingford, 1985) and habituation effects (e.g. Peeke *et al.*, 1969). These laboratory ethological studies of stickleback aggression have traditionally held environmental factors such as temperature constant. However sticklebacks reproduce in highly unstable habitats where temperature conditions may vary widely within a few hours and over the breeding season (e.g. Reebbs *et al.*, 1984; Whoriskey *et al.*, 1986).

During field observations on sticklebacks nesting in tide pools in May and June, we noticed

differences in levels of aggressive activity among closely related species that suggested different responses to the fluctuating temperatures in their habitat. For example, the ninespine stickleback *Pungitius pungitius* was more active at both low (2-9°C) and high (25-30°C) temperatures than either the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* or the blackspotted stickleback *G. wheatlandi* when the three species were breeding in close proximity in tide pools (Whoriskey, unpublished observations). Here the fish are subjected to large diel changes in water temperature. For example, McQuinn *et al.* (1983) recorded temperatures ranging from 8.5 to 23.0°C over a four-day period in late May with the single greatest change in any one day being 15.0°C. Similar drastic temperature changes occur in June (e.g. Ward & FitzGerald, 1983; Reebbs *et al.*, 1984) when temperatures may range from 15 to 30°C in one day.

The purpose of this paper was to examine the effects of these large rapid changes in temperature upon the aggressive behavior of nesting male

sticklebacks. We chose to do a laboratory study because in nature aggression may be also affected by fish density, available cover, food supply and the presence of predators (e.g. FitzGerald, 1983; Huntingford, 1977; Reebbs *et al.*, 1984; Smith, 1970; Stanley & Wootton, 1986).

Methods

Adult males in nuptial coloration were collected in May and June, 1984 by seining in a salt marsh on the National Ecological Reserve along the southern shore of the St. Lawrence Estuary near Isle-Verte, Québec. This reserve is located about 225 km east of Québec City. Additional details of the marsh are given by Reed & Moisan (1971). Male *G. aculeatus* and *G. wheatlandi* used in this study averaged 6.9 and 3.8 cm total length, respectively, while *Pungitius pungitius* and *Apeltes quadracus* averaged 5.0 cm.

Experiments were conducted from May to July in 1984 in our laboratory at Laval University. After capture, *G. aculeatus*, *G. wheatlandi* and *P. pungitius* were acclimated to laboratory conditions for one week in a 190 L aquarium. The acclimation temperature was 15°C, salinity was 20 ppt (range 18-22) and photoperiod was 14L:10D. Lights came on at 6h30 and shut off at 20h00. Fish were fed daily with Nutrafin, a commercially prepared dried food. As *A. quadracus* did not eat Nutrafin, they were maintained on live brine shrimp, *Artemia salina*, in a separate aquarium. After this acclimation period, males were transferred to individual 40 L aquaria having the same temperature, salinity and photoperiod as the acclimation aquaria. Males were then provided pieces of knitting wool and string and built nests within 24 h. Under these conditions the males become territorial.

Aggression of nesting males was measured by simultaneously placing four nuptially colored males, one of each species, in separate 215 mL glass jars 5 cm from one resident male's nest for 5 min. These fish are hereafter called intruders. This model bottle technique has been successfully used in many laboratory (see Giles & Huntingford, 1985 for references) and field (Gaudreault & FitzGerald, 1985) studies.

The following behavioral measures were made:

- (1) total number of attacks — the total number of bites and lunges toward the intruders,
- (2) near the intruders — the number of times that resident males were within one body length of the intruders,
- (3) total number of attacks divided by the time spent near the intruders,

- (4) time to first approach — time before the initial attack by the residents.

At 9h30 on the first day of an experiment the behavioral measures were recorded with the water temperatures at 15°C. Later the same day at about 17h the temperature was lowered in each experimental aquarium with the aid of an Aquachiller to reach 5°C by 6h15 the following morning. Behavioral measures were taken on each male at this time. Next, the water temperature was raised 5°C over a period of 105 min. Behavioral recordings were then made again. This procedure allowed us to make behavioral recordings at 10, 15, 20, 25, and 30°C at 8h, 9h45, 11h30, 13h15 and 15h during the same day. Finally water temperatures were allowed to fall to 15°C, the original ambient temperature before a final series of behavioral measures were taken at 15°C at 9h30 on the third day. This procedure was done for each of 9 different male *G. aculeatus*, *G. wheatlandi* and *P. pungitius*. Unfortunately *A. quadracus* was not tested because of a lack of territorial males. However, it was used as an intruder species. This procedure was done to mimic the rise and fall of temperatures in the tide pools. Although an ideal statistical experimental design would have randomized temperature presentations or looked at both increasing and decreasing temperatures, such designs could expose the fish to large and stressful temperature shifts.

Temperature increases could increase aggression levels as a function of generally increased activity. Temperature changes could also directly affect the aggressive responses of the fish. Since territorial sticklebacks remain very close to their nests in aquaria, the effect of temperature on aggression should primarily reflect a direct effect on the aggressive response and not an effect on general activity. Dissolved oxygen was monitored during such temperature changes with a Yellow-Springs Instrument Model 56 oxygen meter and was always 6 ppm or greater. Such oxygen levels are more than adequate for normal activities of sticklebacks (Jones, 1952; Reebbs *et al.*, 1984; Whoriskey *et al.*, 1985).

The behavioral data were non-normal and heteroscedastic so we opted for non-parametric procedures (see Gaudreault & FitzGerald, 1985). Computations were done using the SAS statistical package (Helwig & Council, 1979). Differences between medians were analyzed with the simultaneous test procedure (STP) of Sokal & Rohlf (1981).

Because the above experimental design potentially confounds temperature effects and habituation to the intruder (Peeke *et al.*, 1969), we compared the aggressive response of the resident

males over 8 serial tests and found no evidence of habituation (Kruskal-Wallis and STP tests). Furthermore, the three successive tests at 15°C were not significantly different. Control studies were done (*G. aculeatus* only) to test for periodicity in aggressivity at constant temperatures and no effect of time of day upon aggression was found (Kruskal-Wallis and STP tests). Finally, because the aggression of male sticklebacks changes over their reproductive cycle (Wootton, 1976) we used only males in the "courtship phase" to minimize inter-male variability in aggression.

Results

The technique of simultaneously presenting four intruders was originally chosen because we were interested in possible differential effects of temperature on the aggressive response to conspecific and heterospecific intruders (see Gaudreault & FitzGerald, 1985). However preliminary analyses showed no effect of temperature on the species of intruder attacked so we present only scores of the total aggression by resident males to the four species of intruders. A marked quantitative effect of temperature on the aggressive behavior of the resident males was apparent in all of the behavioral data collected.

Significantly more attacks occurred at intermediate temperatures (15°C-25°C) and significantly fewer attacks occurred at 5°C, 10°C and 30°C (Fig. 1, Kruskal-Wallis and STP tests, $P < 0.05$). At intermediate temperatures, *G. aculeatus* was significantly more aggressive than the other two species (Fig. 1, Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$). All three species took significantly longer to attack intruders at 5°C than at 20°C (Fig. 2, Kruskal-Wallis and STP tests, $P < 0.05$). *G. aculeatus* initiated their attacks significantly quicker over the 15-30°C range than at low (5-10°C) temperatures. Both *G. wheatlandi* and *P. pungitius* attacked faster at lower (5 and 10°C) temperatures than did *G. aculeatus* (Fig. 2, Kruskal-Wallis and STP tests, $P < 0.05$). The frequency of approaching intruders was maximal for all species between 15°C and 25°C (Fig. 3, Kruskal-Wallis and STP tests) and *G. aculeatus* made significantly more approaches than the other two species at these temperatures (Fig. 3, same tests).

G. aculeatus, but not the other species, made significantly more attacks per time spent near the intruders at 15°C, 20°C, and 25°C than at 5°C and 10°C (Fig. 4, Kruskal-Wallis and STP tests, $P < 0.05$). *P. pungitius* was significantly more aggressive at 20°C than at 10°C ($P < 0.05$, same tests) and *G. aculeatus* and *P. pungitius* were significantly less aggressive at 30°C than at

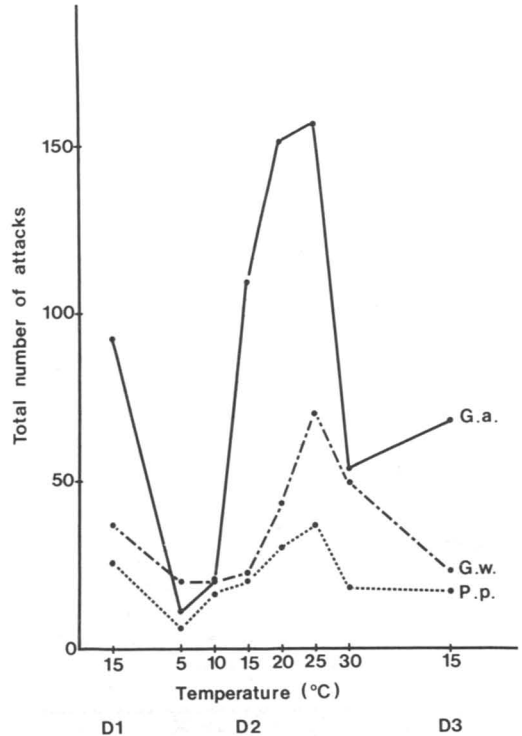


Figure 1. Median total number of attacks per 5 minutes for 9 territorial sticklebacks over a 5 to 30°C temperature range (G.a. = *Gasterosteus aculeatus*, G.w. = *G. wheatlandi* and P.p. = *Pungitius pungitius*).

intermediate (15-25°C) temperatures (Fig. 4, Kruskal-Wallis and STP tests, $P < 0.05$). These were the only statistically significant differences found.

Discussion

When an animal encounters a detectable environmental change, its initial response is behavioral (Manning, 1979). If this response permits the avoidance of the perturbation then the animal avoids the metabolic costs associated with physiological acclimation (Olla *et al.*, 1978). When avoidance is not within the options open to the animal then both physiological and biochemical changes occur. Such effects may be expressed in the behavior of the animal.

However, highly territorial fish, such as male sticklebacks, are severely limited in their response to rapidly changing environmental conditions by the need to remain with their young. Therefore, perhaps it is not surprising that the three stickleback species responded similarly to temperature.

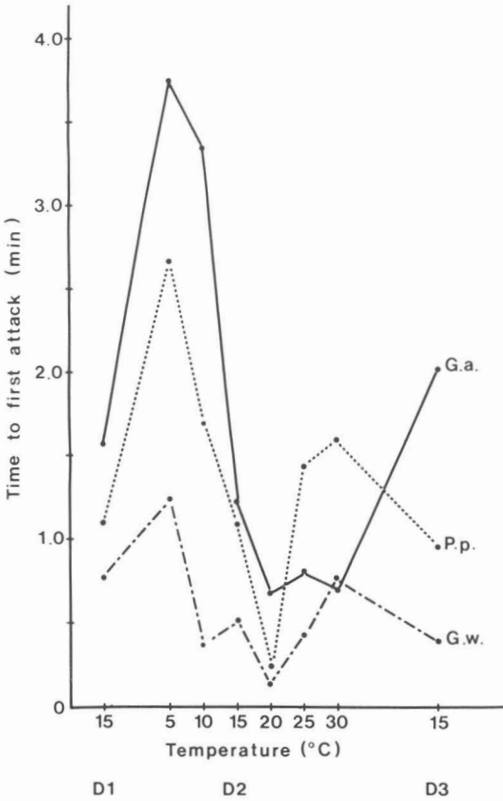


Figure 2. Median time to first attack in minutes for 9 territorial sticklebacks over a 5 to 30°C temperature range. Letters as in Figure 1.

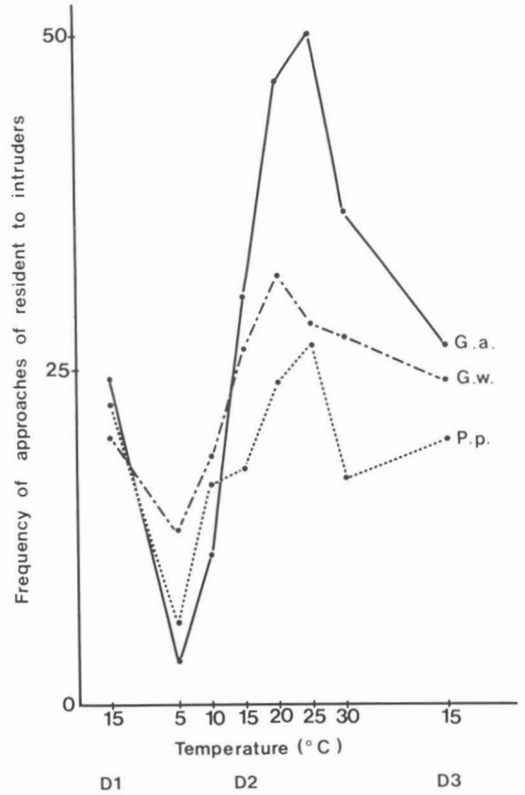


Figure 3. Median frequency of approaches of 9 territorial sticklebacks to intruders over a 5 to 30°C temperature range. Letters are as in Figure 1.

All three species were relatively unresponsive to territorial intruders at 5°C, 10°C, and 30°C and were maximally aggressive over the temperature range, 15 to 25°C. However, the aggressive responses of *G. aculeatus* showed the most marked thermal dependence. *G. aculeatus* was most aggressive at intermediate (15°C-25°C) temperatures, whereas at low and high temperatures the three species showed similarly low aggressiveness. This could provide a "thermal window" in which *P. pungitius* and *G. wheatlandi* would be relieved of the pressure of aggression by *G. aculeatus*. This latter species is a superior competitor for nests where these species coexist (Gaudreault & FitzGerald, 1985; FitzGerald & Whoriskey, 1985; Ketele & Verheyen, 1985). If *G. wheatlandi* and *P. pungitius* are territorially aggressive outside of the temperature range of *G. aculeatus* this may help permit the coexistence of these ecologically similar species in the tide pools during their breeding season. For example when *G. aculeatus* and *G. wheatlandi* are simultaneously introduced

into tide pools significantly fewer *G. wheatlandi* than *G. aculeatus* are able to get territories (FitzGerald & Whoriskey, 1985). Yet in undisturbed pools not only do these two species coexist, often with nests only 15 cm apart, territorial *G. wheatlandi* are more abundant by a factor of two. It is known that sticklebacks are highly aggressive when first establishing their territories and then habituate (i.e. become less aggressive) to immediately adjacent territorial neighbours (Wootton, 1976). By establishing their territories at warmer or colder temperatures than *G. aculeatus*, the less aggressive species can thus coexist with the former.

The results obtained at intermediate temperatures support our previous field observations and experiments (Gaudreault & FitzGerald, 1985) that *G. aculeatus* is the most aggressive of the three species. While we were unable to measure the costs of aggression, it is reasonable to assume that aggression is a costly activity. We initially

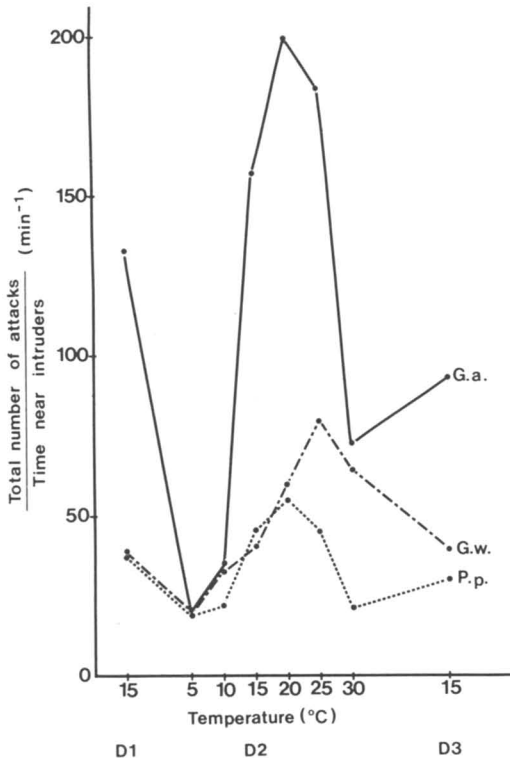


Figure 4. Total number of attacks per unit time near intruders (median scores) of 9 territorial sticklebacks over a 5 to 30°C temperature range. Letters are as in Figure 1.

expected the frequency of aggression directed toward the intruders to vary with temperature as aggression would be more costly outside of the optimal temperature range. The fact that the fish did not defend their territories at extreme temperatures suggest that they are saving energy at these temperatures. It would be interesting to examine the effects of temperature upon territorial aggression when the fish have eggs or young. It is known that sticklebacks are much more aggressive when with young than when without young (Huntingford, 1977).

Acknowledgments

The research was supported by N.S.E.R.C. and F.C.A.R. (Québec) grants. M. Blouin held an N.S.E.R.C. studentship in 1984. Martine Pettigrew made initial behavioral observations in 1983. We thank our anonymous referees for their comments which improved the manuscript.

References

- ASSEM, J. van den, 1967. Territory in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. — Behav. Suppl., 16: 1-164.
- FITZGERALD, G. J., 1983. The reproductive ecology and behaviour of three sympatric sticklebacks (*Gasterosteidae*) in a saltmarsh. — Biology Behav., 8: 67-79.
- FITZGERALD, G. J. & F. G. WHORISKEY, 1985. The effects of interspecific interactions upon male reproductive success in two sympatric sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* and *G. wheatlandi*. — Behaviour, 93: 112-126.
- GAUDREAU, A. & G. J. FITZGERALD, 1985. Field observations of intraspecific and interspecific aggression among sticklebacks. — Behaviour, 94: 203-211.
- HELWIG, J. & K. COUNCIL (eds.), 1979. SAS users guide. — SAS Institute, Raleigh, 494 p.
- GILES, N. & F. A. HUNTINGFORD, 1985. Variability in breeding biology of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): problems with measuring population differences in aggression. — Behaviour, 93: 57-68.
- HUNTINGFORD, F. A., 1977. Inter- and intraspecific aggression in male sticklebacks — Copeia, 1977: 158-159.
- JONES, J. R. E., 1952. The reaction of fish to water of low oxygen concentration. — J. exp. Biol., 29: 403-415.
- KETELE, A. G. L. & R. F. VERHEYEN, 1985. Competition for space between the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.) *F. leiurus* and the nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius* (L.). — Behaviour, 93: 127-138.
- MANNING, A., 1979. An introduction to animal behaviour. — Addison-Wesley Publishing Company, Reading, 329 p.
- McQUINN, I. H., G. J. FITZGERALD & H. POWLES, 1983. Environmental effects on embryos and larvae of the Isle-Verte stock of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 110: 343-355.
- OLLA, B. L., A. STUDHOLME, A. J. BEJDA, C. SAMET & A. D. MARTIN, 1978. Effect of temperature on activity and social behavior of adult tautog *Tautoga onitis* under laboratory conditions. — Mar. Biol., 45: 369-378.
- PEEKE, H. V. S., E. F. WYERS & M. J. HERZ, 1969. Waning of the aggressive response to male models in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). — Anim. Behav., 17: 224-228.
- REEB, S., F. G. WHORISKEY & G. J. FITZGERALD, 1984. Diel patterns of fanning activity, egg respiration, and the nocturnal behaviour of male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. (form trachurus). — Can. J. Zool., 62: 329-334.
- REED, A. & G. MOISAN, 1971. The *Spartina* tidal marshes of the St. Lawrence Estuary and their importance to aquatic birds. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 98: 905-922.

- SMITH, R. J. F., 1970. Effects of food availability on aggression and nest building in brook sticklebacks (*Culaea inconstans*). — J. Fish. Res. Bd Can., 27: 2350-2355.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. Biometry. — W. H. Freeman, San Francisco, 859 p.
- STANLEY, B. V. & R. J. WOOTTON, 1986. Effects of ration and male density on the territoriality and nest-building of male three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* L. — Anim. Behav., 34: 527-535.
- WARD, G. & G. J. FITZGERALD, 1983. Macrobenthic abundance and distribution in tidal pools of a Québec saltmarsh. — Can. J. Zool., 61: 1071-1085.
- WHORISKEY, F. G., G. J. FITZGERALD & S. REEBS (in press). The structure of the populations of three species of territorial sticklebacks. — J. Fish Biol.
- WHORISKEY, F. G., A. GAUDREAU, N. MARTEL, S. CAMPEAU & G. J. FITZGERALD, 1985. The activity budget and behavior patterns of female threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* (L.) in a Québec tidal salt marsh. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 112: 113-118.
- WOOTTON, R. J., 1976. The biology of sticklebacks. — Academic Press, London, 387 p.
- WOOTTON, R. J., 1984. A functional biology of sticklebacks. — Croom Helm, London & Sydney, 265 p.

ANTIPREDATOR FUNCTION OF SHOALING IN TELEOST FISHES: A SELECTIVE REVIEW

J.-G. J. GODIN

*Department of Biology, Mount Allison University
Sackville (New Brunswick) E0A 3C0*

Résumé

Cette revue sélective a pour but d'examiner les faits expérimentaux ayant trait aux avantages anti-prédateurs que pourrait conférer la vie en banc chez les poissons téléostéens. La vie en banc réduit évidemment le risque individuel de prédation chez les membres du banc par comparaison avec la vie solitaire. Plusieurs mécanismes potentiels peuvent rendre la vie en société plus sécuritaire pour l'individu qu'une existence solitaire. Ceux-ci incluent la dilution de l'attaque prédatrice, la détection hâtive des prédateurs, des tactiques d'évasion de groupe et la confusion sensorielle chez le prédateur.

Abstract

This paper selectively reviews the evidence for certain antipredator benefits of shoaling behaviour in teleost fishes. Shoaling is shown to reduce risk of mortality to predation of individual shoal members compared with solitary fish. A number of proximate mechanisms which may render group living safer than solitary existence is reviewed. These include dilution of attack, early predator detection, predator evasion tactics and predator confusion.

Introduction

Teleost fishes show much diversity in social organization, which includes solitary home range behaviour, dominance hierarchies, territoriality, breeding pairs and shoaling (Keenleyside, 1979). In addition, individuals may shift from exhibiting one type of social organization to another, depending on age and prevailing ecological conditions (Keenleyside, 1979; Pitcher, 1986).

Shoaling behaviour is common among teleosts (Shaw, 1978) and has received much speculation about function and evolution (Partridge, 1982; Pitcher, 1986; Shaw, 1978). Compared with solitary fish, individuals in shoals are presumed to gain hydrodynamic, antipredator, foraging and migration advantages (Pitcher, 1986), which select for shoaling behaviour. However, there are potential costs to individual fish living in shoals, such as increased intragroup competition for food as shoal size increases (Pitcher, 1986). According to current theory, whether individuals join, stay with or leave social groups will depend on their continual reassessment of the balance between fitness-related costs and benefits of group living (Pitcher, 1986; Pulliam & Caraco, 1984).

The experimental evidence for the above putative functions of shoaling behaviour has recently

been reviewed by Pitcher (1986), and it points to predation and food resources as two key ecological factors which have shaped the evolution of shoaling behaviour. This paper will not attempt another comprehensive overview of the field, but rather will review the evidence only for certain antipredator benefits of shoaling behaviour in teleost fishes. In doing so, information not reviewed by Pitcher (1986) will be summarized. Particular attention is given to the relationship between shoal size and risk of predation; the dilution effect, group vigilance and early predator detection, adaptive flexibility in predator evasion and the confusion effect.

A shoal is defined here as a social group of fish, with no implications for structure or function, whereas a school is taken to be a group of fish swimming in a synchronous and polarized manner (*sensu* Pitcher, 1983). Schooling is therefore one of several behaviours exhibited by fish in shoals (Pitcher, 1983). Schools have a structure which can be described statistically in terms of nearest neighbour distances, bearing, polarity and synchrony of movement in three dimensions (Partridge, 1981, 1982; Partridge *et al.*, 1980). Travelling shoals will necessarily be schooling along their route.

Risk of predation and shoal size

Teleost fishes are commonly exposed to heavy predation pressure from birds (e.g. Mace, 1983; Whoriskey & FitzGerald, 1985) and fishes (e.g. Hobson, 1968; Keast, 1985; Potts, 1983). To counter predator threats in the evolutionary "arms race" between predator and prey (Dawkins & Krebs, 1979), fishes have evolved diverse morphological, chemical and behavioural defences (Edmunds, 1974; Keenleyside, 1979; Smith, 1982). Shoaling behaviour is widely considered to be a form of group defence against predators (Keenleyside, 1979; Pitcher, 1986), although experimental evidence for this proposed antipredator function has been sparse until rather recently.

Once detected by a predator, individuals in shoals are less likely, on average, to be captured than solitary fish (Fig. 1). Furthermore, individual risk of predation decreases at a decelerating rate with increasing prey shoal size (Fig. 1C, D). A shoal confers a considerable antipredator benefit to its members. A number of proximate antipredator mechanisms may render group living safer than solitary existence (Bertram, 1978; Pitcher, 1986; Pulliam & Caraco, 1984). Dilution of attack, early predator detection, predator evasion and predator confusion are examples of such mechanisms reviewed below.

Dilution of attack

The numerical "dilution effect" is an inversely proportional reduction in the probability that any individual in the group will be the one attacked on any single encounter with the predator as group size increases (Bertram, 1978; Foster & Treherne, 1981).

Unequivocal support for the dilution of attack in grouped animals has been difficult to obtain, partly because of the potential masking of the dilution effect by other advantages of group living such as predator confusion (cf. Foster & Treherne, 1981). Nevertheless, field studies of predation (or parasitism) on aggregated insects (Calvert *et al.*, 1979; Foster & Treherne, 1981), frogs (Ryan *et al.*, 1981), fishes (Mace, 1983), birds (Munro & Bédard, 1977; Wilkinson & English-Loeb, 1982) and mammals (Duncan & Vigne, 1979) provide strong evidence for the operation of the dilution effect in nature. Recently, Morgan & Godin (1985) showed that the attack rate of white perch (*Morone americana*) per individual killifish (*Fundulus diaphanus*) in the laboratory is an inverse function of killifish shoal size, with a slope not significantly different from one of -1.0 on a double logarithmic plot, as predicted by a simple dilution effect (Fig. 2). A very similar relationship was demonstrated by

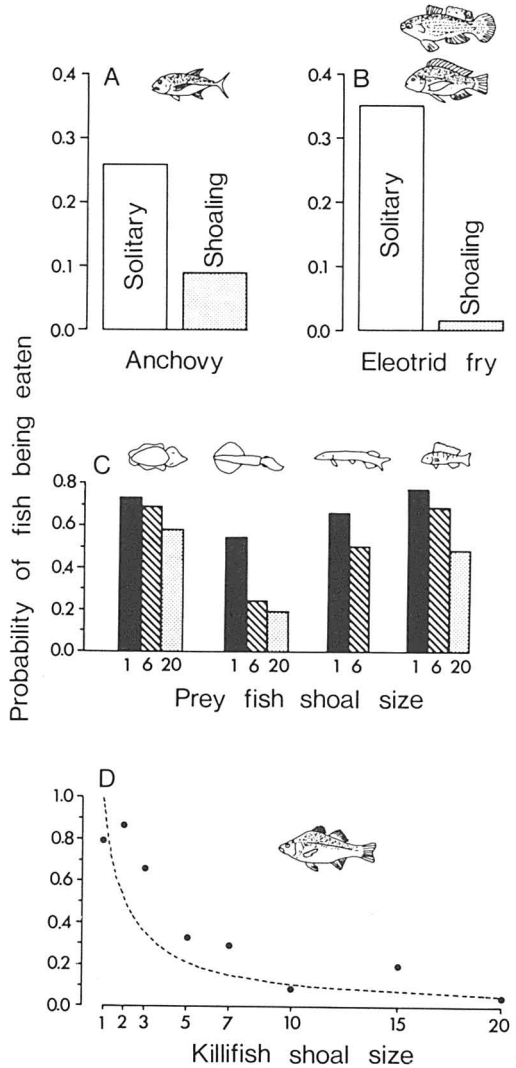


Figure 1. Probability of being eaten by fish predators in solitary and shoaling anchovies (A, after Major, 1978) and in eleotrid (Gobioidae) fry (B, after McKaye *et al.*, 1979). Non-linear relationships between the probability of capture by aquatic predators and shoal size in forage fish species (C, after Neill & Cullen, 1974) and in the banded killifish (D, after Morgan & Godin, 1985). The broken line in D denotes the expected inverse relationship between the variables, assuming a simple dilution effect (see Morgan & Godin, 1985, for details). Body outlines represent the predator species used in the four studies.

Foster & Treherne (1981) for a semi-aquatic insect attacked by fish. Since perch attack and capture rates per group of killifish were independent of killifish shoal size, Morgan & Godin (1985) concluded that the observed inverse relationships

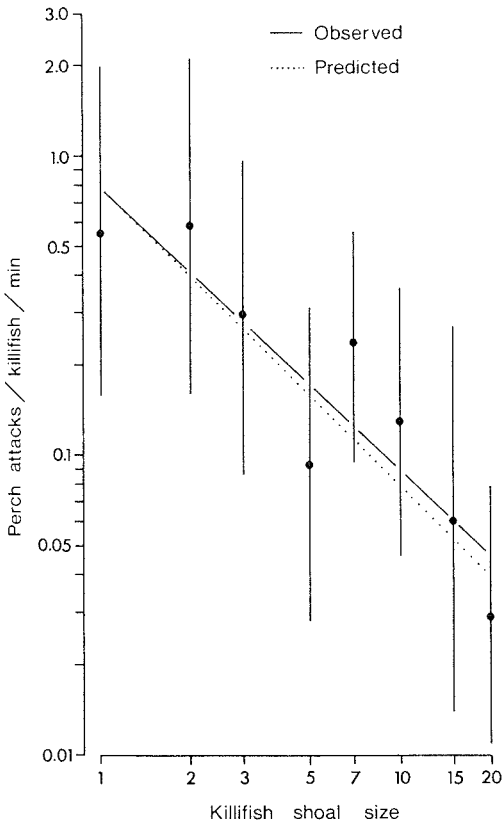


Figure 2. Relationship between the rate of perch attacks per individual killifish and killifish shoal size, plotted on logarithmic scales. The observed slope (solid line) is -0.945 ± 0.117 (95% confidence limits). The dotted line represents the expected slope of -1.0 , assuming a simple dilution effect. Means and standard deviations obtained from \log_{10} transformed data are shown. Each mean is based on 10 replicate trials. (After Morgan & Godin, 1985).

between shoal size and (i) the per capita perch attack rate (Fig. 2) and (ii) the probability of any one killifish being a victim (Fig. 1D) represent a dilution effect of shoaling on individual risk of predation. Early predator detection and predator confusion (see below) were ruled out as potential antipredator benefits confounding the dilution effect in their study.

Dilution of attack thus confers an antipredator benefit to members of a group, given an attack on that particular group and assuming that the remainder of the group can escape once a kill is made. However, Pitcher (1986) argued that simple dilution of attack *per se* cannot be a selective force favouring the evolution of grouping, because the effect applies only to members of a particular group being attacked and it does not account for

differential predator encounter probability of groups of different size. Theoretically, the overall probability of being killed by a predator (combined probabilities of being in a group which is attacked and of being the one picked from the group attacked) is the same for both solitary and shoaling strategies (Pitcher, 1986). Therefore, the dilution effect is a fallacy according to Pitcher (1986). His analysis implicitly assumes that larger groups will suffer attacks more often. This assumption may not apply generally since predator attack rate per group of prey has been shown to be independent of group size at least for perch hunting killifish (Morgan & Godin, 1985) and for fish hunting a semi-aquatic insect (Foster & Treherne, 1981).

As an alternative to the dilution effect, Pitcher (1986) proposed that "attack abatement" can select for grouping behaviour. In attack abatement, predator search and dilution interact. That is, the abatement model incorporates the probability of a predator encountering groups of prey of different size and the probability of an individual being the one eaten if the group is attacked, and it shows that an individual benefits from a reduction in risk by joining a group. Therefore, the attack abatement ESS (evolutionarily stable strategy) is for all prey to group, even though this may not maximize benefit for all group members (Pitcher, 1986; Turner & Pitcher, 1986). However, grouping is an ESS only within a certain range of values for the relative probabilities of detection and of capture (once encountered) for the two alternative strategies, group joiners or isolates (Turner & Pitcher, 1986). The attack abatement model remains to be tested empirically.

The simple dilution effect nevertheless does reduce the chance of any one individual being the victim in the group attacked as group size increases. Dilution could also confer an indirect benefit as proportionately more individuals survive an attack and thus gain knowledge about attacking predators with increasing group size; this knowledge could benefit the survivors in co-operative shoal escape manoeuvres on subsequent attacks (Pitcher, 1986).

Group vigilance and early predator detection

A group of animals has a greater probability of visually detecting an approaching predator and of initiating escape sooner than a solitary individual (Bertram, 1978). Therefore, the average individual in a group will have an advantage in detecting a predator earlier than a solitary individual, provided that the information about the predator is shared among group members (Lazarus, 1979; Treisman, 1975). Theoretically, the level of group vigilance,

defined as the probability that at least one individual in the group will detect an alarm stimulus at any instant, increases at a decelerating rate with increasing group size (Lazarus, 1979; Treisman, 1975). The relationship between group vigilance and shoal size is not well documented for fishes, partly because vigilance behaviour for predators cannot be unequivocally ascertained for most fishes.

Recently, Magurran *et al.* (1985) reported that minnows (*Phoxinus phoxinus*) in large shoals detected an approaching ("stalking") predator (pike model) sooner. They inferred predator detection from the frequency of "skittering behaviour" and investigative approaches toward the predator exhibited by members of the shoal. More recently, Godin *et al.* (in prep.¹) quantified the relationship between group vigilance (as defined above) and shoal size in the glowlight tetra (*Hemigrammus erythrozonus*). In their study, the probability that at least one tetra in the shoal detected (i.e. exhibited a startle response to) a random, artificial, alarm stimulus (an underwater light flash) increased curvilinearly at a decelerating rate with increasing shoal size. Vigilance increased most rapidly in small shoals (between 1 and 10 fish), and little change in corporate vigilance occurred with shoal sizes above 20 fish. This relationship did not differ significantly from one predicted by a simple signal detection model described by Treisman (1975) and Lazarus (1979), which assumes that an individual's probability of detection is independent of group size and of the probabilities of detection of other group members. Therefore, since predator-induced flight responses (Godin & Morgan, 1985; Godin *et al.*, in prep.) and perhaps warning signals (Pitcher, 1986) can be socially transmitted through fish shoals, shoaling fish clearly gain an antipredator advantage through the enhanced predator detection ability of the group.

Animals may often detect approaching predators long before they flee, but the decision to escape is delayed (Hanson, 1984; Pitcher, 1986; Ydenberg & Dill, 1986). This is particularly relevant for structured aquatic habitats, for example coral reefs and rivers, where fish shoals are commonly in view of and within the attack range of fish predators without showing flight behaviour (Pitcher, 1980; Potts, 1983; Seghers, 1974). Therefore, the enhanced perceptual ability of fish shoals (Godin *et al.*, in prep.; Magurran *et al.*, 1985) may not necessarily result in longer flight reaction distances (and associated increased es-

cape success) from approaching predators as shoal size increases. The limited data available indicate diversity in the form of the relationship between fish shoal size and flight distance (Fig. 3). None of these three relationships can be explained solely on the basis of the increase in the perceptual ability of a shoal as membership increases. The particular form of the relationship may be determined rather by a balance between the costs to the individual of fleeing or staying with a shoal of a particular size under a specific set of ecological conditions (Pitcher, 1986; Ydenberg & Dill, 1986). However, our understanding of the relative costs and benefits of escape from predators as a function of prey group size remains poor.

Ydenberg & Dill's (1986) economic model of escape behaviour predicts that animals should delay fleeing (reduce their flight distance) when the costs of fleeing increase or when the costs of staying decrease. Since fish in large shoals are more vigilant and safer (see above) and forage more efficiently (Pitcher, 1986) than solitary fish or fish in smaller shoals, they can benefit more by delaying their escape from an approaching predator. This strategy would allow individuals in larger shoals to allocate more time to foraging and/or allow them more time to monitor the predator's behaviour and to assess the nature of the threat (Pitcher, 1986), thereby reducing the frequency of costly false alarms which can theoretically increase with increasing group size (Lazarus, 1979; Treisman, 1975). More research is clearly needed in this area.

Adaptive flexibility in shoal size, structure and evasion tactics

Fish which have evolved in habitats with abundant fish predators exhibit better developed shoaling behaviour and are less likely to be eaten than conspecifics which have evolved in geographically distinct habitats with lower predator densities (Seghers, 1974). When a potential fish predator is detected or when under attack, fish shoals become more cohesive (e.g. Andörfer, 1980; Partridge, 1982; Radakov, 1973), increase in membership (the elective group size; Pitcher, 1986) and may change their internal structure to minimize visual field overlap among their members (Abrahams & Colgan, 1985); solitary individuals may decide to join a nearby shoal rather than seek physical refugia (Wolf, 1985). It is apparent then that aquatic predators have placed evolutionary pressure on fish preserving the integrity of the shoal under threat. How then does shoal integrity protect against predators?

Owing to limited underwater visibility (Lythgoe, 1979) and to the common presence of prey fish

¹ Godin, Classon & Abrahams. Group vigilance, and shoal size in a small characin fish. In preparation.

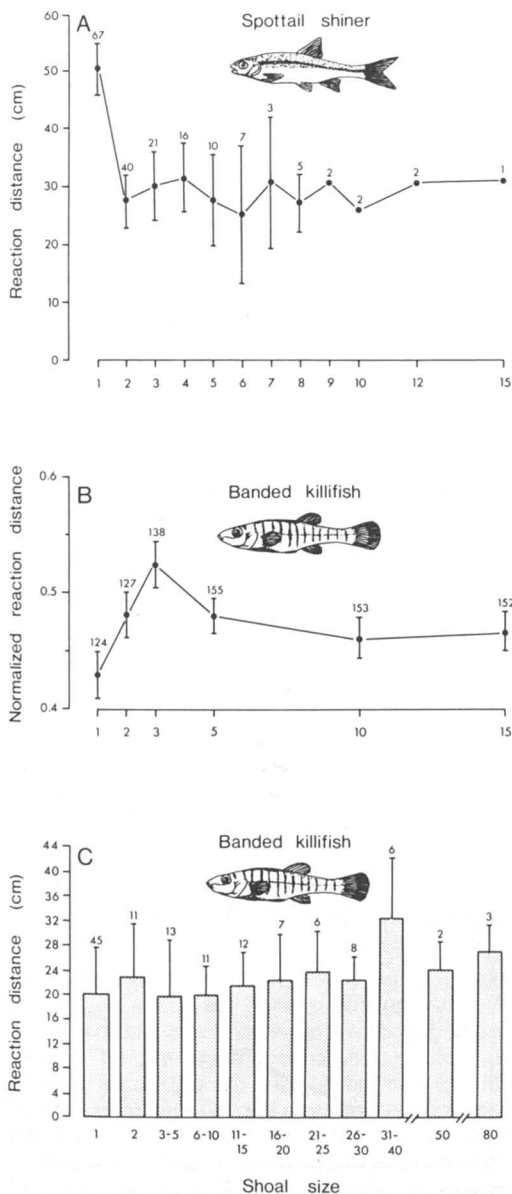


Figure 3. Relationships between flight reaction distance of the shoal and shoal size for the spottail shiner (*Notropis hudsonius*) "attacked" by a pike model in a lake (A, after Seghers, 1981) and for the banded killifish "attacked" by a plexiglas predator model in the laboratory (B, after Hanson, 1984) and by a perch model in a lake (C, after Godin & Morgan, 1985). Reaction distances in B were normalized by expressing reaction distance as a proportion of the maximum reaction distance observed in the experiment. Numbers above the means denote the number of replicates. The vertical lines represent 2 SE (standard error) in A, 1 SE in B and 1 SD (standard deviation) in C.

within the visual and attack ranges of potential fish predators (Pitcher, 1980; Potts, 1983; Seghers, 1974), the antipredator value of shoaling must lie mainly in the behaviour of the group after it has been detected and approached by the predator. Predator-induced increases in elective group size and cohesiveness are adaptive responses, given that individual risk of predation decreases with increasing shoal size (Fig. 1 C, D; Morgan & Godin, 1985) and that stragglers (strayers) from the shoal are preferentially attacked and more readily captured by fish predators than are shoal members (Major, 1978; Morgan & Godin, 1985; Radakov, 1973). Such differential predatory behaviour selects for group living (Bertram, 1978; Hamilton, 1971). Straying may occur in response to feeding opportunities (Seghers, 1981) or result from predators splitting individuals from the shoal (Major, 1978; Pitcher, 1986). Individuals straying momentarily from the shoal (e.g. Godin & Morgan, 1985; Seghers, 1981) can, however, reduce their higher risk of predation by shortening the duration of straying bouts when a predator is detected (Morgan & Godin, 1985).

Pitcher (1986) argued that shoaling fish associate closely with conspecifics when alarmed mainly to take advantage of the co-operative escape tactics of the shoal. Shoals under attack from fish predators show a great diversity of synchronous and co-ordinated escape manoeuvres (Pitcher, 1986; Pitcher & Wyche, 1983; Radakov, 1973), some of which may enhance predator confusion and thus reduce predation success (see below). It must be noted, however, that fish within shoals exhibiting apparently co-ordinated escape manoeuvres may not behave homogeneously, as certain individuals may be "exploiting" benefits produced by neighbours (Pitcher, 1986).

One escape tactic of particular interest here is the Trafalgar effect of fish shoaling, recently documented for banded killifish (*Fundulus diaphanus*) "attacked" with a fish predator model in the field (Godin & Morgan, 1985). The individual at the periphery of the shoal closest to the attacking fish predator is usually the first one to detect the predator and to initiate flight (Hanson, 1984; Godin & Morgan, 1985). This initial flight response is then socially transmitted through the shoal (Fig. 4) at a velocity far exceeding the attack velocity of the predator (Table I). There is therefore information sharing about a potential threat by members of the shoal. This phenomenon has been termed the Trafalgar effect (Treherne & Foster, 1981), and it enables shoaling fish to initiate evasive behaviour before the approaching predator can be detected and before it reaches them. In instances where the enhanced perceptual ability of the shoal does not result in increased flight

TRAFALGAR EFFECT

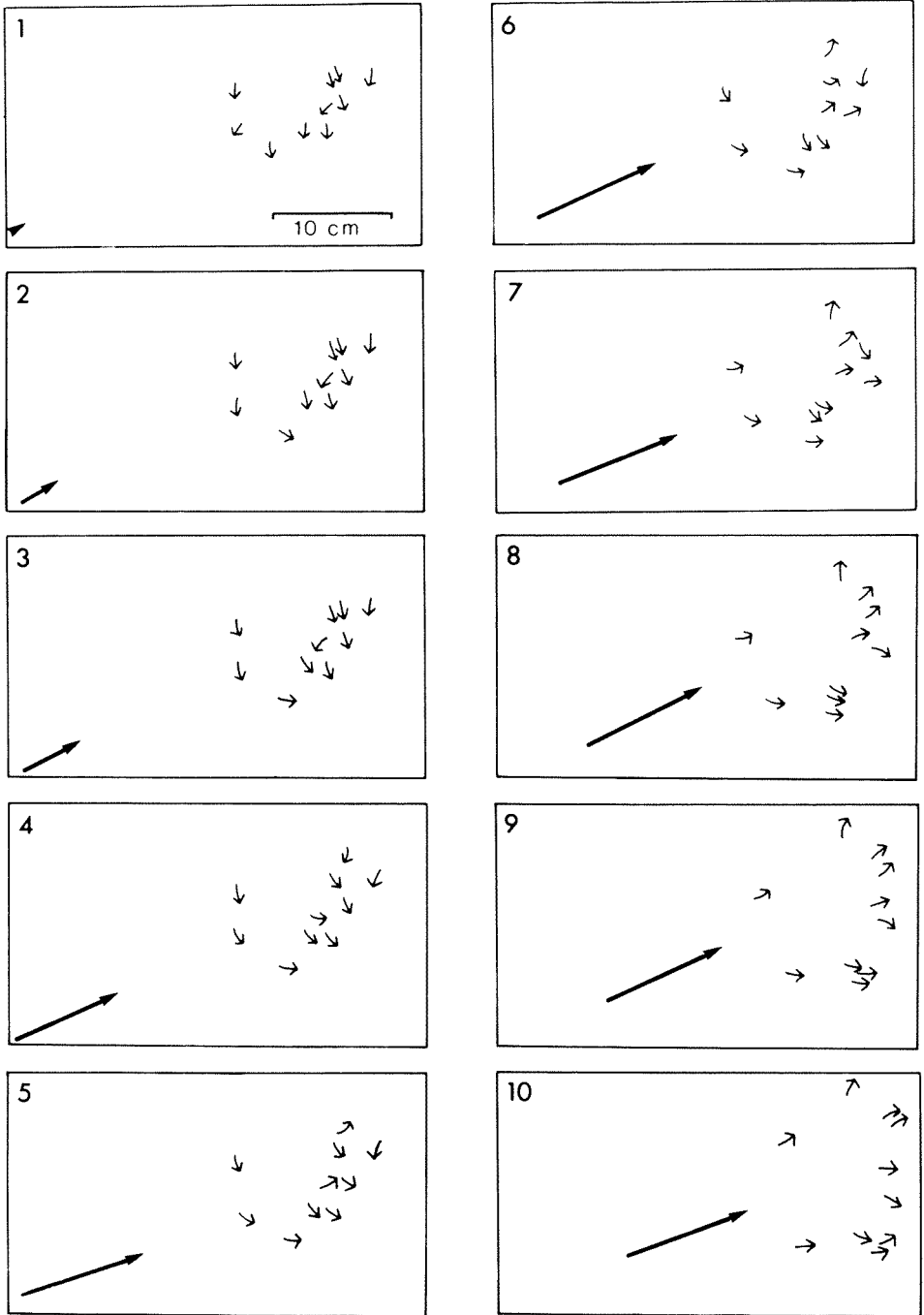


Figure 4. Example of the transmission of the flight (evasive) response in a shoal of 10 banded killifish (small arrows) when approached by a perch model (large arrow) in the littoral zone of Blair Lake, Nova Scotia. The predator-prey interaction was filmed at 18 frames/s and 10 successive frames of a film sequence are shown here. The interval between frames is 55 ms. Arrowheads denote fish headings. (After Godin & Morgan, 1985).

TABLE I

Velocity of transmission of the flight response within killifish shoals which were "attacked" by a perch model in the littoral zone of Blair Lake, Nova Scotia
(Data taken from Godin & Morgan, 1985)

	Mean	SD	N
Velocity (cm/s) of transmission of the flight response within killifish shoals	68.3	19.2	26
Velocity (cm/s) of approach of the perch model	36.3	6.8	26

reaction distances (e.g. Fig. 3), and thus where the flight distance of peripheral fish in a shoal is constant, the flight distance of the average individual may nevertheless be greater in larger shoals (Fig. 5), which occupy more space (Pitcher & Partridge, 1979), as a result of the Trafalgar effect. Therefore, membership in larger shoals may benefit the average individual by increasing its flight distance and consequently reducing its predation risk (Godin & Morgan, 1985).

Confusion effect

A shoal presents multiple, moving targets within the visual field of a potential predator. Visual predators commonly hesitate momentarily before attacking such clumped prey and consequently suffer lower capture success than those attacking solitary or dispersed prey (Major, 1978; Milinski, 1977a; Neill & Cullen, 1974; Ohguchi, 1981; Radakov, 1973). This phenomenon has been termed the predator "confusion effect" (Miller, 1922) and is sometimes viewed as the major process by which the hunting efficiency of predators is reduced by shoaling in their prey (Pitcher, 1986). The proximate mechanisms underlying predator confusion are unclear, but may include sensory channel overload or cognitive confusion (Pitcher, 1986). Predators can, however, overcome or reduce the potential perceptual confusion effect by preferentially attacking stragglers or individuals at the periphery of the group (Major, 1978; Milinski, 1977a, b; Morgan & Godin, 1985; Radakov, 1973) or by visually tracking ("locking-on" to) a single target (Pitcher, 1986).

Shoaling fish exhibit behavioural tactics which may enhance predator confusion and thus increase escape success (Pitcher, 1986). This effect appears to be achieved mainly by an increased relative movement of neighbouring individuals in the shoal shortly after it has detected a potential predator or during an attack (Pitcher, 1986). "Skittering behaviour", which consists of rapid startle accelerations of individuals, followed by

rapid braking and rising in the water column, and "flash expansion behaviour", where all individuals rapidly disperse in all directions, are two examples of such tactics reviewed in detail by Pitcher (1986).

Experimental evidence for the predator confusion effect of fish shoals was presented by Neill & Cullen (1974), who showed that the hunting efficiency of a variety of aquatic predators in laboratory tanks decreased with increasing prey fish shoal size. Similarly, individual jacks (*Caranx ignobilis*) are less efficient at capturing schooling anchovies (*Stolephorus purpurus*) than solitary ones in large marine net enclosures (Major, 1978). However, not all fish predators are confused by shoaling fish. Morgan & Godin (1985) did not find support for perceptual confusion in white perch hunting solitary and shoaling banded killifish in the laboratory. The perch's capture efficiency, given a visual encounter with killifish, did not decrease significantly with increasing killifish shoal size, as would be expected from the predator confusion hypothesis. More research is thus required before generalities can be made about the role of predator perceptual confusion in rendering fish shoaling safer than solitary living and about the mechanisms underlying sensory confusion in both aerial and aquatic predators of fishes.

Concluding remarks

The proposed antipredator function of shoaling behaviour in teleost fishes is unequivocally supported by experimental evidence, some of which is selectively presented in this brief review. A more comprehensive review of all potential antipredator benefits of shoaling, as well as its other associated putative benefits and costs, was beyond the scope of this paper. Such a review was completed recently by Pitcher (1986).

Compared with solitary living, shoaling confers to individuals an antipredator benefit (i.e. a reduced risk of mortality) through at least the abatement of attack, enhanced group vigilance and increased

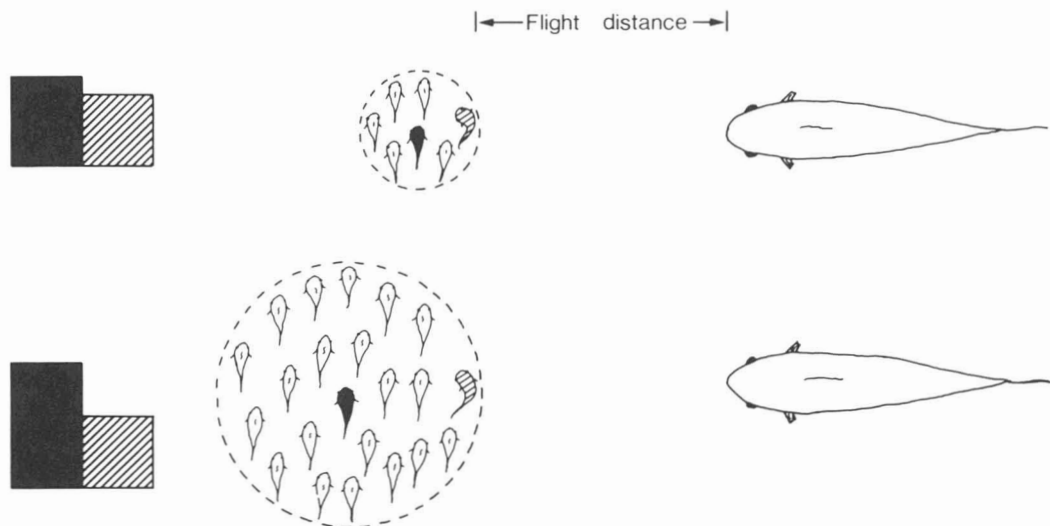


Figure 5. Hypothetical relationship between position in a shoal under attack by a fish predator and relative flight reaction distance. The model assumes that the peripheral fish (hatched) closest to the approaching predator is the first to detect the predator and take evasive action, and that the flight distance of this fish in a small and large shoal are the same (hatched histogram bars). Given that large shoals occupy more space than smaller ones (stippled circles), an average individual fish (darkened) in a large shoal would benefit from a relatively greater flight distance (solid histogram bars) as a result of the Trafalgar effect.

flight distance, information sharing about potential predators, predator sensory confusion and coordinated group escape manoeuvres. Aquatic predators have selected for shoal integrity in their prey, and individuals which stray from the shoal incur a much greater risk of predation. When threatened by predators then, shoaling fish adaptively alter their movements and spatial positions within the group, such that individual risk of mortality is reduced, and solitary individuals in certain species may preferentially join nearby shoals rather than seek available refugia.

However, our present understanding of the behavioural interactions occurring among individuals in shoals, of the individual decisions to join, stay with or leave a shoal and of trade-offs between competing activities (e.g. between vigilance and foraging) in shoaling fish under different ecological circumstances remains relatively poor. These behavioural processes represent areas which require urgent study. Application of economic (e.g. Treisman, 1975; Ydenberg & Dill, 1986) and ESS (e.g. Pitcher, 1986; Pulliam & Caraco, 1984; Turner & Pitcher, 1986) models in future research should significantly enhance understanding of the benefits and costs associated with the alternative strategies of living socially or solitarily in animals, including fishes, and of the evolution of these strategies.

Acknowledgments

I thank Lyndell Classon for preparing the illustrations and Darlene Estabrooks for typing the manuscript. Anne Magurran and one anonymous reviewer provided helpful and appreciated comments upon the manuscript. This work was supported by research grants from N.S.E.R.C. of Canada and the Donner Canadian Foundation. Permission to reproduce previously published illustrations was kindly granted by The American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Ballière Tindall, Springer Verlag, Verlag Paul Parey Publishers, and W. Junk Publishers.

References

- ABRAHAMS, M. V. & P. W. COLGAN, 1985. Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure. — *Environ. Biol. Fish.*, 13: 195-202.
- ANDÖRFER, B., 1980. The school behavior of *Leucaspis delineaatus* (Heckel) in relation to ambient space and the presence of a pike (*Esox lucius*). — *Oecologia* (Berl.), 47: 137-140.
- BERTRAM, B. C. R., 1978. Living in groups: predators and prey. — Pages 64-96 in J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. 1st ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 494 p.
- CALVERT, W. H., L. E. HEDRICK & L. P. BROWER, 1979. Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): avian predation at five overwintering sites in Mexico. — *Science*, 204: 847-850.

- DAWKINS, R. & J. R. KREBS, 1979. Arms races between and within species. — Proc. R. Soc. Lond. Series B, 205: 489-511.
- DUNCAN, P. & N. VIGNE, 1979. The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. — Anim. Behav., 27: 623-625.
- EDMUNDS, M., 1974. Defence in animals. A survey of anti-predator defences. — Longman Group Ltd., Burnt Mill, Essex, 357 p.
- FOSTER, W. A. & J. E. TREHERNE, 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. — Nature, 293: 466-467.
- GODIN, J.-G. J. & M. J. MORGAN, 1985. Predator avoidance and school size in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus* Lesueur). — Behav. Ecol. Sociobiol., 16: 105-110.
- HAMILTON, W. D., 1971. Geometry for the selfish herd. — J. theor. Biol., 31: 295-311.
- HANSON, A. R., 1984. The early predator warning function of shoaling behaviour in the banded killifish (*Fundulus diaphanus* Lesueur). — B.Sc. (Honours) thesis, Mount Allison University, Sackville, N.B., 68 p.
- HOBSON, E. S., 1968. Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. — Res. Rep. U.S. Fish Wildl. Serv., 73: 1-92.
- KEAST, A., 1985. The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. — Environ. Biol. Fish., 12: 119-129.
- KEENLEYSIDE, M. H. A., 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. — Springer-Verlag, New York, 208 p.
- LAZARUS, J., 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive quails. — Anim. Behav., 27: 855-865.
- LYTHGOE, J. N., 1979. The ecology of vision. — Oxford University Press, Oxford, 244 p.
- MACE, P. M., 1983. Bird predation on juvenile salmonids in the Big Qualicum Estuary, Vancouver Island. — Can. tech. Rep. Fish. aquat. Sci., 1176: 1-79.
- MAGURRAN, A. E., W. J. OULTON & T. J. PITCHER, 1985. Vigilant behaviour and shoal size in minnows. — Z. Tierpsychol., 67: 167-178.
- MAJOR, P. F., 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. — Anim. Behav., 26: 760-777.
- McKAYE, K. R., D. J. WEILAND & T. M. LIM, 1979. Comments on the breeding biology of *Gobiomorus dormitor* (Osteichthyes: Eleotridae) and the advantage of schooling behavior to its fry. — Copeia, 1979: 542-544.
- MILINSKI, M., 1977a. Do all members of a swarm suffer the same predation? — Z. Tierpsychol., 45: 373-388.
- MILINSKI, M., 1977b. Experiments on the selection by predators against spatial oddity of their prey. — Z. Tierpsychol., 43: 311-325.
- MILLER, R. C., 1922. The significance of the gregarious habit. — Ecology, 3: 122-126.
- MORGAN, M. J. & J.-G. J. GODIN, 1985. Antipredator benefits of schooling behaviour in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*). — Z. Tierpsychol., 70: 236-246.
- MUNRO, J. & J. BÉDARD, 1977. Gull predation and creching behaviour in the common eider. — J. Anim. Ecol., 46: 799-810.
- NEIL, S. R. St. J. & J. M. CULLEN, 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. — J. Zool. Lond., 172: 549-569.
- OHGUCHI, O., 1981. Prey density and selection against oddity by three-spined sticklebacks. — Z. Tierpsychol. Suppl., 23: 1-79.
- PARTRIDGE, B. L., 1981. Internal dynamics and the interrelations of fish in schools. — J. comp. Physiol. A, 144: 313-325.
- PARTRIDGE, B. L., 1982. The structure and function of fish schools. — Scient. Am., 246: 114-123.
- PARTRIDGE, B. L., T. J. PITCHER, J. M. CULLEN & J. WILSON, 1980. The three-dimensional structure of fish schools. — Behav. Ecol. Sociobiol., 6: 277-288.
- PITCHER, T. J., 1980. Some ecological consequences of fish school volumes. — Freshwat. Biol., 10: 539-544.
- PITCHER, T. J., 1983. Heuristic definitions of fish schooling behaviour. — Anim. Behav., 31: 611-613.
- PITCHER, T. J., 1986. Functions of shoaling behaviour in teleosts. — Pages 294-337 in T. J. Pitcher (ed.). The behaviour of teleost fishes. Croom Helm Ltd., Beckenham, Kent, 540 p.
- PITCHER, T. J. & B. L. PARTRIDGE, 1979. Fish school density and volume. — Mar. Biol., 54: 383-394.
- PITCHER, T. J. & C. J. WYCHE, 1983. Predator-avoidance behaviours of sand-eel schools: why schools seldom split. — Pages 193-204 in D. L. G. Noakes, D. G. Lindquist, G. S. Helfman & J. A. Ward (eds.). Predators and prey in fishes. Junk Publ., The Hague, 228 p.
- POTTS, G. W., 1983. The predatory tactics of *Caranx melampygus* and the response of its prey. — Pages 181-191 in D. L. G. Noakes, D. G. Lindquist, G. S. Helfman & J. A. Ward (eds.). Predators and prey in fishes. Junk Publ., The Hague, 228 p.
- PULLIAM, H. R. & T. CARACO, 1984. Living in groups: is there an optimal group size? — Pages 122-147 in J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.). Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 493 p.
- RADAKOV, D. V., 1973. Schooling in the ecology of fish [translation from Russian by H. Mills]. — John Wiley and Sons, New York, 173 p.
- RYAN, M. J., M. D. TUTTLE & L. K. TAFT, 1981. The costs and benefits of frog chorusing behavior. — Behav. Ecol. Sociobiol., 8: 273-278.
- SEGHERS, B. H., 1974. Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. — Evolution, 28: 486-489.
- SEGHERS, B. H., 1981. Facultative schooling behavior in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. — Environ. Biol. Fish., 6: 21-24.

- SHAW, E., 1978. Schooling fishes. — *Am. Scient.*, 66: 166-175.
- SMITH, R. J. F., 1982. The adaptive significance of the alarm substance-fright reaction system. — Pages 327-342 in T. J. Hara (ed.). *Chemoreception in fishes*. Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam, 433 p.
- TREHERNE, J. E. & W. A. FOSTER, 1981. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar effect. — *Anim. Behav.*, 29: 911-917.
- TREISMAN, M., 1975. Predation and the evolution of gregariousness. II. An economic model for predator-prey interaction. — *Anim. Behav.*, 23: 801-825.
- TURNER, G. F. & T. J. PITCHER, 1986. Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. — *Am. Nat.*, 128: 228-240.
- WHORISKEY, F. G. & G. J. FITZGERALD, 1985. The effects of bird predation on an estuarine stickleback (*Pisces: Gasterosteidae*) community. — *Can. J. Zool.*, 63: 301-307.
- WILKINSON, G. S. & G. M. ENGLISH-LOEB, 1982. Predation and coloniality in cliff swallows (*Petrochelidon pyrrhonota*). — *Auk*, 99: 459-467.
- WOLF, N. G., 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. — *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17: 47-52.
- YDENBERG, R. C. & L. M. DILL, 1986. The economics of fleeing from predators. — *Adv. Study Behav.*, 16: 229-249.

DISCRIMINATION DES ODEURS D'ESPÈCES DIFFÉRENTES CHEZ LA MUSARAIGNE À QUEUE COURTE *BLARINA BREVICAUDA* (SAY)

R. LAROCHELLE et G. BARON

Département de sciences biologiques, Université de Montréal
Montréal (Québec) H3C 3J7

Résumé

Deux types d'expériences basées sur la discrimination olfactive tentent de déterminer chez la musaraigne à queue courte (*Blarina brevicauda*) une fonction attribuable aux odeurs laissées par l'urine et les fèces incluant les sécrétions des glandes anales. Les résultats suggèrent que *B. brevicauda* perçoit toute introduction d'odeurs d'espèces sympatriques (soricidés ou rongeurs) dans son environnement immédiat, mais recherche davantage des informations sur ses conspécifiques. Pour un individu, l'attrait pour les odeurs des autres membres de son espèce est plus grand que pour ses propres odeurs. Les odeurs laissées par l'urine et les fèces, incluant les sécrétions des glandes anales, peuvent donc jouer un rôle dans les relations intraspécifiques, servant probablement une fonction territoriale.

Abstract

Two types of experiments based on olfactory discrimination were used to determine in the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) the function related to odors of urine and faeces including anal gland secretions. The results suggest that *B. brevicauda* perceives sympatric species odors (soricids and rodents) in its immediate environment, but seeks information mostly about conspecifics. For a single individual, attraction for conspecific odors is greater than for self odors. Odors left by urine and faeces, including anal gland secretions, could thus be important in intraspecific relations, possibly for territoriality purposes.

Introduction

Différentes fonctions ont été attribuées aux sécrétions des glandes ventrale et latérales de même qu'aux dépositions de fèces chez la musaraigne à queue courte (*Blarina brevicauda*). Par exemple, selon Eadie (1938), la glande ventrale de cette musaraigne aurait une fonction protectrice contre les prédateurs et ne serait pas impliquée dans la vie sexuelle de l'animal. Au contraire, Gould (1969) observe que le mâle frotte la glande ventrale lors de la cour, ce qui augmenterait la réceptivité de la femelle. Platt (1976) observe aussi un frottement de la glande ventrale, mais dans le contexte d'une rencontre agressive entre un résidant et un intrus. Selon Pearson (1946), le marquage passif des parois des tunnels avec les glandes ventrale et latérales a une fonction territoriale, maintenant les individus séparés, sauf durant la période de reproduction où les glandes diminuent chez la femelle.

En ce qui concerne la fonction attribuée aux fèces, Platt (1976) note la déposition de fèces le long des frontières territoriales contiguës. Ces marques odorantes, flairées par les intrus, serviraient de menaces offensives qui maintiendraient

la distribution spatiale des individus résidants et préviendraient l'intrusion par les nomades.

L'objectif de cette étude était d'une part de vérifier si les odeurs d'urine et de fèces, incluant probablement des sécrétions des glandes anales, provenant d'espèces différentes puis de conspécifiques, sont perçues de façon discriminatoire par *Blarina brevicauda*, et d'autre part de déterminer si *Blarina* pouvait distinguer ses propres odeurs de celles des conspécifiques.

Matériel et méthodes

Un module expérimental visant à recréer l'environnement immédiat, soit à proximité immédiate du terrier occupé par une musaraigne, a été construit. Le souterrain, modelé de briques d'argile (Baron & Pottier, 1977), avait 40 cm de hauteur par 120 cm de largeur contenant des tunnels d'une longueur totale de 4,8 m. La dimension des six nids dispersés à travers le système souterrain de même que la profondeur des quatre niveaux de tunnels reliant ces nids correspondent à celles mentionnées par Banfield (1974) et Lutz (1964) pour la situation en nature. Aux extrémités

supérieures du souterrain, deux ouvertures communiquaient avec la surface du module. Celle-ci, délimitée par les parois de plexiglas du module, mesurait 1,2 m × 1,2 m et était recouverte de sphaigne naturelle et d'abris (briques d'argile creusées) sauf au centre où était déposé l'objet odorant.

L'objet servant à recueillir les substances odorantes était un carré de plexiglas (8 cm × 8 cm) placé dans un coin du terrarium de résidence d'un animal pendant au moins 48 heures. Sur ce carré, on retrouvait des traces d'urine et de nombreuses fèces incluant probablement les sécrétions des glandes anales. Il était impossible dans nos conditions d'observation de distinguer les fèces marquées par des produits glandulaires de celles qui ne l'étaient pas. Il était également impossible de vérifier si d'autres traces odorantes provenant par exemple des glandes pédales se trouvaient sur le carré.

RÉACTION AUX ODEURS D'ESPÈCES SYMPATRIQUES

Le but des expériences était de déterminer si l'animal perçoit l'introduction d'odeurs provenant d'espèces sympatriques, de soricidés et de rongeurs, dans l'environnement à proximité immédiate de son terrier.

Chaque individu testé était introduit dans le module au moins deux semaines avant les expériences. L'objet odorant était déposé au centre de la surface du module d'expérience. À tour de rôle et dans un ordre aléatoire étaient introduits les carrés sur lesquels se trouvaient les substances odorantes de conspécifiques sans distinction de sexe, de deux espèces de soricidés (*Sorex cinereus* et *Sorex palustris*) et de trois espèces de rongeurs (*Clethrionomys gapperi*, *Peromyscus maniculatus* et *Mus musculus*). Un carré inodore était aussi présenté comme contrôle. Chacun des cinq individus était testé face à chacune des sept odeurs. Dans la plupart des cas, plus d'un test a été fait avec le même individu sur la même odeur afin d'augmenter la fiabilité des résultats. Chaque expérience durait quinze minutes à partir du moment où l'animal testé sortait à la surface.

RÉACTIONS AUX ODEURS DES CONSPÉCIFIQUES ET AUX ODEURS PROPRES

Le but des expériences était ici de tenter de préciser l'importance des odeurs laissées par les fèces et l'urine (incluant probablement d'autres odeurs) dans les relations intraspécifiques.

L'animal était soumis aux expériences dans un endroit neutre c'est-à-dire exempt d'odeurs de toute espèce animale y compris des siennes. Ce lieu était la surface du module décrit précédemment. Cependant, les accès au souterrain

étaient bloqués. De plus, la surface était dénudée de toute couverture végétale mais recouverte de matériel plastifié facile à nettoyer à l'éthanol entre chaque expérience. L'objet odorant était un carré de plexiglas imprégné de l'odeur d'un animal tel que décrit précédemment.

Le sujet testé était déposé au centre de la surface du module cinq minutes avant l'introduction du carré odorant afin de lui permettre d'explorer le lieu expérimental. Après l'introduction de l'odeur qui se faisait toujours au même endroit, soit le long d'une paroi, l'expérience durait dix minutes. Les cinq individus ont été testés dans un ordre aléatoire, trois fois face à leurs propres odeurs et à trois reprises face à l'odeur d'un conspécifique provenant chaque fois d'un individu différent. Dans chaque test, l'animal était en présence d'une seule odeur. Le sexe des individus n'était pas considéré puisqu'il était impossible de le vérifier sur les spécimens vivants.

Résultats

RÉACTIONS AUX ODEURS D'ESPÈCES SYMPATRIQUES

Les variables mesurées étaient: 1) la durée totale de temps que l'animal passe à la surface du module; 2) la latence de la première investigation olfactive après la sortie de l'animal à la surface (l'odeur déposée à la surface n'avait aucune influence sur l'activité de l'individu à l'intérieur des galeries souterraines); 3) la fréquence des investigations olfactives (museau en contact avec l'objet odorant) des différentes odeurs; 4) la durée d'investigation olfactive des différentes odeurs.

Puisque les résultats des deux espèces de soricidés n'étaient pas significativement différents (durée totale à la surface: $t = -0,62$, $P > 0,1$; latence: $t = 1,06$, $P > 0,1$; fréquence: $t = -1,00$, $P > 0,1$; durée: $t = 0,19$, $P > 0,1$), nous les avons regroupés pour l'analyse de variance. Pour les mêmes raisons nous avons regroupé les trois espèces de rongeurs (durée totale à la surface: $F = 0,021$, $P > 0,1$; latence: $F = 1,258$, $P > 0,1$; fréquence: $F = 0,319$, $P > 0,1$; durée: $F = 1,103$, $P > 0,1$). Les figures 1 et 2 représentent les résultats des quatre situations expérimentales: objet inodore, odeurs de conspécifiques, odeurs de soricidés et odeurs de rongeurs.

Une analyse de variance a révélé aucune différence significative ($F = 1,437$, $P > 0,1$) entre les durées totales de temps que les animaux passaient à la surface du module. Cette variable étant un indice de l'activité générale de l'animal, le résultat indique que celle-ci n'est pas modifiée par l'introduction des différentes odeurs.

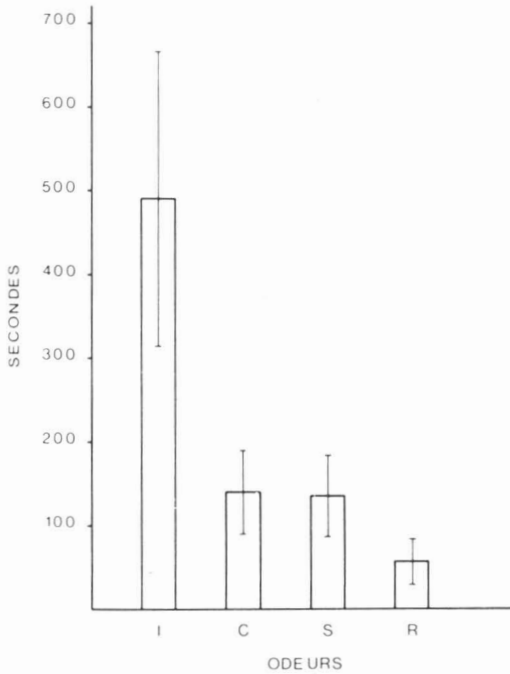


Figure 1. Latence moyenne ($N = 5$ individus) de la première investigation des différentes odeurs spécifiques chez *Blarina brevicauda* (I: inodore, C: odeurs des conspécifiques, S: odeurs des soricidés et R: odeurs des rongeurs). Les traits verticaux indiquent les erreurs-type de la moyenne.

Une analyse de variance a révélé l'existence d'une différence significative ($F = 4,953, P < 0,05$) entre les latences de la première investigation des différentes odeurs (fig. 1). Cependant, malgré la grande différence entre les moyennes (\bar{X} inodore = 489,70; \bar{X} conspécifique = 141,26; \bar{X} soricidés = 137,58; \bar{X} rongeurs = 48,88) (fig. 1), le test T^2 de Hotelling, qui tient compte de l'hétérogénéité éventuelle des données, a montré que cette différence n'est pas significative. Dans le cas des autres variables, comme il y avait concordance entre les résultats du test T^2 et ceux de l'analyse de variance, nous avons retenu les résultats de l'analyse de variance, à cause de leur utilisation plus répandue.

L'analyse de variance a révélé une différence significative ($F = 4,513, P < 0,05$) entre les fréquences des investigations olfactives des différentes odeurs. Trois comparaisons *a priori* ont été faites. Les musaraignes flairent plus souvent les carrés odorants ($\bar{X} = 3,214$) que l'objet inodore ($\bar{X} = 0,900$) et cette différence est significative ($F = 10,970, P < 0,01$). Par contre, il n'y a pas de différence significative ($F = 2,040, P > 0,1$)

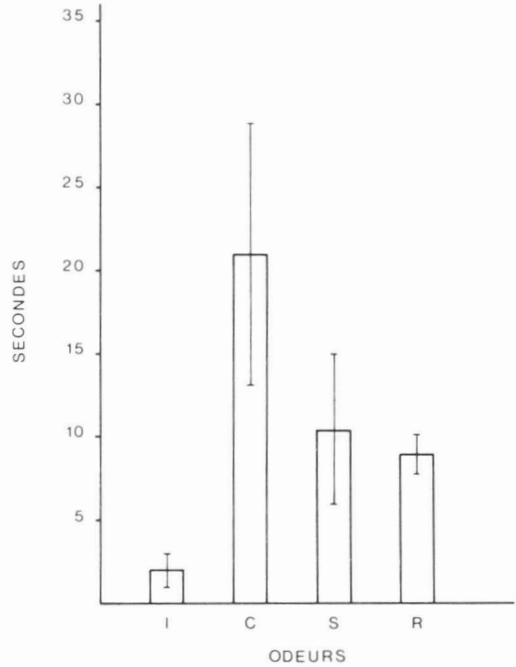


Figure 2. Durée moyenne ($N = 5$ individus) d'investigation olfactive des différentes odeurs spécifiques chez *Blarina brevicauda* (I: inodore, C: odeurs des conspécifiques, S: odeurs des soricidés et R: odeurs des rongeurs). Les traits verticaux indiquent les erreurs-type de la moyenne.

entre la fréquence des investigations des conspécifiques ($\bar{X} = 3,92$) et celle des soricidés et rongeurs ($\bar{X} = 2,861$). La comparaison entre les odeurs de soricidés ($\bar{X} = 2,55$) et de rongeurs ($\bar{X} = 3,172$) n'a pas non plus révélé de différence significative ($F = 0,530, P > 0,1$).

Les résultats suggèrent donc que les musaraignes perçoivent l'introduction d'odeurs d'espèces sympatriques dans leur environnement immédiat puisqu'elles allaient plus souvent flaireir les carrés imprégnés de ces odeurs que le carré inodore. Cependant l'odeur particulière d'une espèce n'influencerait pas la fréquence des investigations olfactives.

En ce qui concerne la durée d'investigation olfactive, une analyse de variance révèle dans ce cas aussi une différence significative entre les quatre situations ($F = 3,421, P = 0,05$). Les mêmes trois comparaisons *a priori* ont été faites. Il apparaît que les musaraignes étaient très intéressées à flaireir les carrés odorants; en effet, la différence est significative ($F = 5,365, P < 0,05$) entre la durée de l'investigation de l'objet inodore

($\bar{X} = 2,00$) et celle des carrés odorants ($\bar{X} = 13,42$). Toutefois, il y a aussi une différence significative ($F = 4,834, P < 0,05$) entre la durée d'investigation des odeurs de conspécifiques ($\bar{X} = 21,08$) par rapport à celles des deux autres odeurs ($\bar{X} = 9,59$). Par contre, il n'y a aucune différence significative ($F = 0,06, P > 0,1$) dans la durée d'investigation des odeurs des soricidés ($\bar{X} = 10,35$) et des rongeurs ($\bar{X} = 8,82$).

Il ressort des résultats précédents que *Blarina* distingue les odeurs d'espèces sympatriques, mais que les odeurs de conspécifiques suscitent davantage d'investigation olfactive que celles des autres espèces sympatriques, soricidés ou rongeurs.

RÉACTIONS AUX ODEURS DES CONSPÉCIFIQUES ET AUX ODEURS PROPRES

Les variables considérées étaient: 1) la latence de la première investigation olfactive; 2) la durée de la première investigation olfactive; 3) la fréquence des investigations olfactives.

Les résultats des différentes analyses sont résumés dans la figure 3. L'histogramme représentant la latence de la première investigation

olfactive (fig. 3A) indique que les animaux réagissaient plus vite aux odeurs des conspécifiques ($\bar{X} = 37,4$) qu'à leurs propres odeurs ($\bar{X} = 86,2$). L'analyse de variance en fonction des deux facteurs (odeurs et essais) a révélé que cette différence est marginalement significative ($F = 7,17, 0,1 > P > 0,05$). Par ailleurs, la différence entre les trois essais n'est pas significative ($F = 0,0, P > 0,1$), ni l'interaction entre les deux facteurs ($F = 0,41, P > 0,1$).

En ce qui a trait à la durée de la première investigation olfactive (fig. 3B), la différence entre les odeurs propres ($\bar{X} = 8,33$) et celles des conspécifiques ($\bar{X} = 17,53$) est marginalement significative ($F = 6,75, 0,1 > P > 0,05$). Encore une fois, la différence entre les essais est loin d'être significative ($F = 2,24, P > 0,1$) tout comme l'interaction entre les deux facteurs ($F = 0,22, P > 0,1$).

Finalement, en ce qui concerne la fréquence des investigations olfactives (fig. 3C), on constate encore une préférence des odeurs des conspécifiques ($\bar{X} = 11,2$) par rapport aux odeurs propres ($\bar{X} = 9,0$). En effet, la différence entre les deux odeurs est significative ($F = 14,72, P < 0,05$),

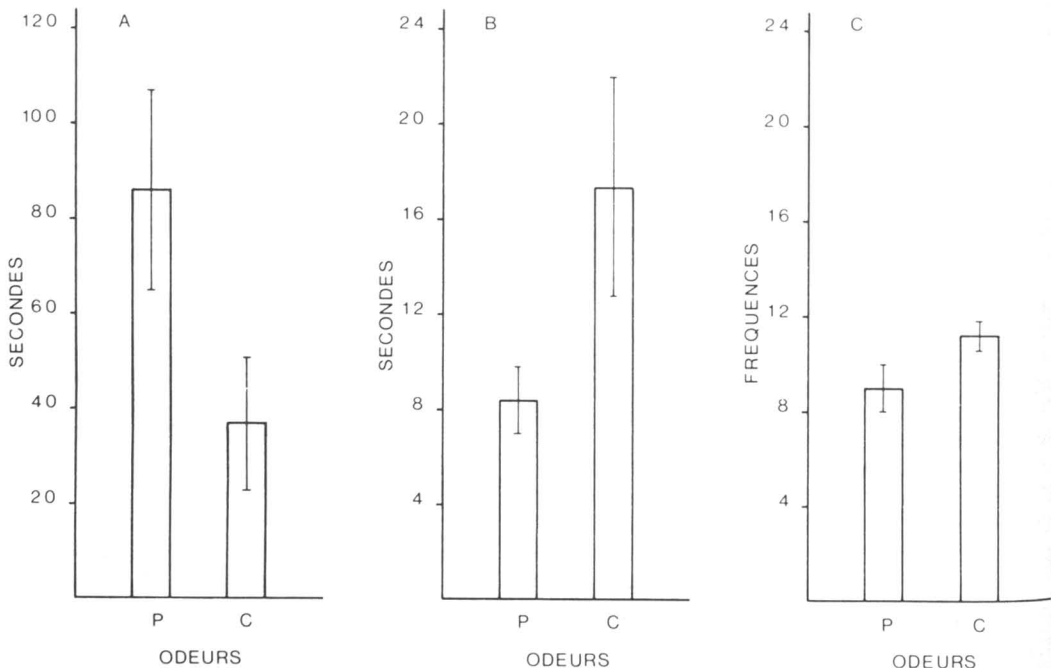


Figure 3. Différences entre les réactions aux odeurs des conspécifiques (C) et des odeurs propres (P) chez *Blarina brevicauda*: A) Latence moyenne ($N = 5$ individus) de la première investigation olfactive; B) Durée moyenne ($N = 5$ individus) de la première investigation olfactive; C) Fréquence moyenne ($N = 5$ individus) des investigations olfactives. Les traits verticaux indiquent les erreurs-type de la moyenne.

tandis que la différence entre les trois essais ne l'est pas ($F = 0,66$, $P > 0,1$) ni l'interaction entre les deux facteurs ($F = 2,74$, $P > 0,1$).

En résumé, les résultats de ces expériences pointent tous dans la même direction, à savoir: chez la musaraigne à queue courte, l'attrait pour les odeurs des autres membres de l'espèce est plus grand que pour ses propres odeurs. Effectivement, elle est plus prompte à flairer les substances odorantes d'un conspécifique, le premier contact avec les substances odorantes dure plus longtemps si ce sont celles d'un conspécifique et finalement, l'animal flaire plus souvent les odeurs d'un conspécifique que les siennes.

Discussion

Des études morphométriques ont déjà fortement suggéré que l'olfaction est un canal sensoriel important sinon prédominant chez les insectivores y compris *Blarina* (Stephan, 1966; Baron *et al.*, 1983; Stephan *et al.*, 1984). D'ailleurs, selon Thiessen (1977), les animaux qui ont un métabolisme basal très élevé sont capables de produire une grande quantité de sécrétions glandulaires. On peut ajouter que la production de déchets métaboliques et alimentaires sera également très élevée. Ainsi, l'utilisation des phéromones par les insectivores, dont le métabolisme basal est très élevé, est un moyen de communication très économique. En effet, les insectivores possèdent de nombreuses glandes capables de produire une grande variété de phéromones (Holst, 1985). De plus, le comportement de marquage a été observé chez des représentants de la majorité des familles d'insectivores (Poduschka, 1977; Baxter & Meester, 1980). En particulier chez des espèces occupant un écotope souterrain, l'olfaction peut être considéré comme un canal de communication très important (Stephan *et al.*, 1984).

Nos résultats confirment que les odeurs provenant de l'urine et des fèces incluant probablement des sécrétions des glandes anales sont perçues par *Blarina brevicauda* et ont une valeur sémantique précise. En effet, par les odeurs, la musaraigne à queue courte est capable de reconnaissance des conspécifiques puisque même si elle perçoit les odeurs des autres espèces de petits mammifères sympatriques, elle semble rechercher d'abord des informations sur ses conspécifiques. Cet intérêt marqué pour les odeurs des conspécifiques suggère fortement que ces substances odorantes jouent un rôle important dans les relations intraspécifiques.

Dans ce contexte, il est intéressant de souligner que nos résultats semblent supporter les conclusions de Platt (1976), lequel attribue une fonction

territoriale aux fèces puisqu'elles sont déposées le long des limites adjacentes des territoires des individus résidents. Cet auteur ajoute que les intrus flairent ces substances odorantes et hésitent à entrer dans le territoire, supportant ainsi l'hypothèse qu'elles puissent servir au maintien de la distribution spatiale des résidents. Le caractère agressif de *Blarina*, décrit par Martin (1980, 1981) et Olsen (1979) est aussi en accord avec la défense active d'un territoire. Par surcroît, le mode de vie souterrain de *Blarina* favorise la territorialité. Ainsi Nevo (1979) mentionne à cet égard que la faible productivité du milieu souterrain, qui résulte en une quantité limitée de ressources alimentaires disponibles, entraîne une compétition intraspécifique aiguë et par conséquent une forte territorialité.

À la lumière de ce qui précède, on peut supposer que les odeurs transmises par les conspécifiques joueraient avant tout un rôle dans le marquage territorial. Par ailleurs, en accord avec le modèle de Brown (1964), l'utilisation du marquage chimique peut être considéré comme un moyen de communication très économique.

En résumé, nos résultats indiquent que la discrimination olfactive des odeurs laissées par l'urine et les fèces incluant des sécrétions des glandes anales peuvent jouer un rôle dans les relations intraspécifiques chez *Blarina brevicauda*, probablement dans la recherche d'information sur les conspécifiques en vue de la territorialité.

Remerciements

Nous remercions Serge Larochelle pour l'aide dans l'analyse des données et Daniel Boudrias pour l'aide technique durant la réalisation de certaines expériences. Cette étude a reçu un appui financier du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (A6674) et du F.C.A.R. Québec.

Références

- BANFIELD, A. W. F., 1974. Les mammifères du Canada. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 406 p.
- BARON, G. & J. POTTIER, 1977. Determination of activity patterns of *Clethrionomys gapperi* in an artificial tunnel system. — *Naturaliste can.*, 104: 341-351.
- BARON, G., H. D. FRAHM, K. P. BHATNAGAR & H. STEPHAN, 1983. Comparison of brain structure volumes in Insectivora and Primates. III. Main olfactory bulb (MOB). — *J. Hirnforsch.*, 24: 551-568.
- BAXTER, R. M. & J. MEESTER, 1980. Notes on the captive behaviour of five species of southern African shrews. — *Säugetierkd. Mitt.*, 28: 55-62.
- BROWN, J. L., 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. — *Wilson Bull.*, 76: 160-169.

- EADIE, W. R., 1938. The dermal glands of shrews. — *J. Mammal.*, 19: 171-174.
- GOULD, E., 1969. Communication in three genera of shrews (Soricidae): *Suncus*, *Blarina* and *Cryptotis*. — *Comm. Behav. Biol.*, A, 3: 11-33.
- HOLST, D. V., 1985. The primitive eutherians I: orders Insectivora, Macroscelidea, and Scandentia. — Pages 105-154 in R. E. Brown & D. W. MacDonald (eds.). *Social odours in mammals*, vol. 1. Clarendon Press, Oxford, 506 p.
- LUTZ, J. E., 1964. Natural history of the short-tailed shrew in southeastern Michigan. — Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, 341 p.
- MARTIN, I. G., 1980. An ethogram of captive *Blarina brevicauda*. — *Am. Midl. Nat.*, 104: 290-294.
- MARTIN, I. G., 1981. Tolerance of conspecifics by *Blarina* in simulated natural conditions. — *Am. Midl. Nat.*, 106: 206-208.
- NEVO, E., 1979. Adaptative convergence and divergence of subterrean mammals. — *A. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 269-308.
- OLSEN, R. W., 1979. Agonistic behavior of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*). — *J. Mammal.*, 50: 494-499.
- PEARSON, O. P., 1946. Scent glands of the short-tailed shrew. — *Anat. Rec.*, 94: 615-629.
- PLATT, W. J., 1976. The social organization and territoriality of short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) populations in old-field habitats. — *Anim. Behav.*, 24: 305-318.
- PODUSCHKA, W., 1977. Insectivore communication. — Pages 600-633 in T. A. Sebeok (ed.). *How animals communicate*. Indiana University Press, Bloomington and London, 1128 p.
- STEPHAN, H., 1966. Größenänderungen im olfaktorischen und limbischen System während der phylogenetischen Entwicklung der Primaten. — Pages 377-388 in R. Hassler & H. Stephan (eds.). *Evolution of the forebrain*. Thieme, Stuttgart, 464 p.
- STEPHAN, H., G. BARON & R. FONS, 1984. Brains of Soricidae II. Volume comparison of brain components. — *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, 22: 328-342.
- THIESSEN, D. D., 1977. Thermoenergetics and the evolution of pheromone communication, vol. 7. — Pages 91-191 in J. M. Sprague & A. N. Epstein (eds.). *Progress in psychobiology and physiological psychology*. Academic Press, New York, 257 p.

DES DIFFÉRENCES LIÉES AU SEXE DANS LES STRATÉGIES DE RÉPARTITION SPATIALE CHEZ DES POISSONS PORTE-ÉPÉE (*XIPHOPHORUS HELLERI*) MAINTENUS EN CAPTIVITÉ

P.-A. COTNOIR

Faculté des arts et des sciences
Collège universitaire de Saint-Boniface
200 avenue de la Cathédrale, Winnipeg (Manitoba) R2H 0H7

J. P. BEAUGRAND et C. GOULET

Département de psychologie, Université du Québec à Montréal
C.P. 8888, Succursale «A», Montréal (Québec) H3C 3P8

Résumé

Le poisson porte-épée est une espèce de cyprinodontiformes abondante dans les cours d'eau du Mexique et d'Amérique centrale. Elle est ovovivipare, non vraiment territoriale et établit des ordres de dominance. Nous avons mis en évidence des différences significatives de répartition spatiale, selon la position dans l'ordre de dominance et selon le sexe, en fonction de deux variables exogènes, la présence de congénères du sexe opposé et l'espace disponible. Les mâles dominants choisissent, de préférence, à l'espace disponible, un compartiment donnant l'accès à des femelles de leur propre espèce et chassent les mâles subordonnés dans le compartiment adjacent, tandis que les femelles optent pour un plus grand volume d'espace, indépendamment de la présence de conspécifiques mâles. Ces résultats sont interprétés à la lumière des modèles de stratégies de reproduction propres à chacun des deux sexes.

Abstract

The swordtail fish is a species particularly abundant in fresh water of Mexico and Central America. It is an ovoviparous species, not really territorial which shows nip-right order. In this research, significant differences of spatial distribution have been found according to the position in the nip-right order and according to the sex of the fish. These differences bind with two external variables: the presence of sexual partners and the space available for the fish. The dominating males prefer a space partition allowing access to the females more than a compartment allowing access to more space in volume. They also chase their subordinates in the contiguous compartment of the aquarium. Females swordtails prefer the bigger compartment independently of the presence of males conspecific. These results are discussed in the light of reproductive strategies particular to each sex.

Introduction

Le travail classique de Schjelderup-Ebbe (1922) sur les gallinacés décrit un ordre de dominance en termes de hiérarchie linéaire et transitive. Par la suite, des systèmes analogues de dominance ont été décrits pour de nombreuses autres espèces animales. Noble (1939), Noble & Borne (1940) et Braddock (1945, 1949) ont mis en évidence l'existence d'une hiérarchie de ce type chez des poissons cyprinodontiformes, appartenant au genre *Xiphophorus*. Ces poeciliidés colonisent un habitat s'étendant du Mexique au Honduras. Durant la saison des pluies, ces espèces fréquentent les terrains inondés en bordure

des cours d'eau. Au fur et à mesure que la saison sèche progresse, les bassins se raréfiant, la densité de la population croît et la compétition s'accroît (Clark *et al.*, 1954). Pour les mâles, les bassins surpeuplés deviennent le lieu de duels à caractère agonistique d'où émergent des ordres de dominance.

Dans une recherche portant sur l'organisation sociale des poissons porte-épée (*Xiphophorus helleri* Haeckel), Beaugrand *et al.* (1984) combinèrent deux composantes de l'environnement susceptibles d'affecter la répartition spatiale de ces animaux: la présence de partenaires sexuels et l'espace disponible. Ils disposèrent dans huit

aquariums de 54L (60 × 30 × 30 cm) quatre mâles et quatre femelles porte-épée; chaque aquarium étant divisé en deux sections, un grand compartiment mesurant 40 × 30 × 30 cm et un petit mesurant 20 × 30 × 30 cm. La séparation faite de fibre de verre opaque, permettait le passage des poissons en surface d'une section à l'autre.

Leurs travaux ont mis en évidence l'existence d'une structure hiérarchique, linéaire et transitive, dans 68% des cas chez les mâles portes-épée et 42% des cas chez les femelles. D'autres recherches réalisées sur ce sujet (Cayron, 1973; Franck & Goldenbogen, données non publiées) suggèrent que les ordres de dominance, linéaires et transitifs, sont moins fréquents chez les porte-épée femelles que chez les mâles.

Entre autres résultats, les poissons se répartissaient en deux groupes distincts: le premier, composé du mâle dominant et des femelles, occupait le grand compartiment; le second, composé des trois autres mâles, occupait le petit compartiment, les mâles alpha leur interdisant l'accès du grand compartiment.

Pour les mâles de cette espèce ovovivipare dont le rôle se résume à la fécondation des femelles (Clark *et al.*, 1954), la proximité de ces dernières constituerait le facteur déterminant du succès reproducteur. Par contre, les femelles seraient attirées par les qualités environnementales susceptibles d'accroître les chances de survie de leurs alevins. Dans une recherche portant sur les stratégies reproductives de poissons ovipares, *Cyprinodon pecosensis*, Kodric-Brown (1983) a montré que plus de 65,4% de la variance observée, dans le succès reproducteur des femelles, était liée à la complexité topographique du site de reproduction, alors que la taille des mâles et les conduites agonistiques ne comptaient que pour 1,8% de la variance totale. Kodric-Brown explique cette différence en affirmant que chez des espèces où les soins parentaux sont minimaux, sinon absents, et où la mortalité des œufs est élevée, la stratégie des femelles viserait à maximiser l'investissement reproductif en choisissant un habitat qui favorise le développement et l'éclosion des œufs.

Si une stratégie analogue était adoptée par le poisson porte-épée, l'explication suivante pourrait s'appliquer aux résultats de Beaugrand *et al.* (1984): les femelles seraient attirées par le grand compartiment et, à son tour, la présence des femelles exercerait un attrait sur les mâles, le mâle alpha chassant alors les subordonnés dans le compartiment voisin. Ce n'est pas la seule hypothèse qui puisse expliquer le regroupement des femelles et des mâles alpha observé dans l'expérience de Beaugrand *et al.* (1984). Ainsi,

l'on pourrait envisager que le grand compartiment exerce une attraction sur les deux sexes. À l'opposé de notre proposition, il est possible que ce soit les mâles qui soient attirés par le grand compartiment, certains traits ou certaines postures propres au mâle dominant attirant alors les femelles. Toute combinaison de l'une ou l'autre de ces explications est également plausible à des degrés divers, car les résultats de Beaugrand *et al.* (1984) ne nous permettent pas de différencier le rôle joué par la présence des congénères de sexe opposé et celui de l'espace disponible.

Notre recherche eut donc pour principal objectif de déterminer si des poissons choisissent entre deux sites, celui qui offre le plus d'espace en volume et ce, en présence ou en l'absence de congénères du sexe opposé dans l'un ou l'autre des deux sites. Elle avait pour objectif secondaire de déterminer si l'ordre de dominance interfère avec ce choix des poissons.

Deux expériences furent menées indépendamment l'une de l'autre. La première testait l'hypothèse selon laquelle les mâles dominants préfèrent avant tout un compartiment occupé par des femelles de leur espèce. La seconde testait l'hypothèse voulant que les femelles préfèrent un compartiment offrant plus d'espace à celui donnant accès à des mâles de leur espèce.

Matériel et méthodes

SUJETS

Les sujets utilisés sont des poissons porte-épée provenant de fournisseurs commerciaux ou obtenus par reproduction en laboratoire. Il s'agit de mâles et femelles adultes au moment de l'expérience. Ils furent entreposés dans quatre grands aquariums par groupes hétérosexuels de 70 à 80 individus. Tous les poissons furent nourris d'aliments déshydratés le matin, vers 8 h. Les aquariums furent maintenus à la température ambiante, oscillant entre 22° et 28°C. Une photopériode artificielle de 12 heures était maintenue dans la pièce avec début du nyctémère à 8 h.

PREMIÈRE EXPÉRIENCE

L'expérience fut menée dans cinq aquariums de 54 L (60 × 30 × 30 cm). Tous les côtés des aquariums, à l'exception de la vitre avant, étaient peints en blanc. Les aquariums furent disposés sur une étagère. Les observations étaient réalisées au travers d'ouvertures pratiquées dans un écran placé devant les aquariums. Les aquariums étaient divisés par une cloison de plexiglas opaque disposée dans le sens de la largeur et par une cloison grillagée composée d'un tulle de fibres synthétiques disposé dans le sens de la longueur, de

manière à former un grand (40 × 30 × 15 cm) et petit (20 × 30 × 15 cm) compartiment avant et un grand et petit compartiment arrière de mêmes dimensions (fig. 1). Pour trois de ces aquariums, les grands compartiments étaient situés à droite et pour les deux autres à gauche. Chaque aquarium était muni d'un filtre intérieur dans le grand compartiment arrière et d'une pierre à air dans le petit compartiment arrière. Environ 3 cm de gravier couvrait le fond de chaque compartiment. Le niveau d'eau était constamment maintenu à environ 2 cm au-dessus de la séparation médiane de plexiglas, de telle sorte que dans la section avant les poissons pouvaient passer librement d'une section à l'autre. Une barrière était ajustée sur la section arrière de la cloison médiane, empêchant les poissons qui étaient à l'arrière de passer d'une section à l'autre.

L'expérience s'est déroulée dans trois conditions expérimentales. Dans la première condition, quatre femelles étaient placées dans le grand compartiment arrière; dans la seconde, elles étaient placées dans le petit compartiment arrière et dans la troisième aucune femelle n'était présente dans l'aquarium. Quatre mâles étaient ensuite introduits successivement et dans un ordre aléatoire, tantôt dans le grand compartiment avant, tantôt dans le petit compartiment avant. Ils étaient nettement reconnaissables par leurs différences morphologiques. Après trois jours d'acclimatation, des relevés furent effectués aux 10 min, jusqu'à concurrence de 10 relevés par séance d'observation. Chaque période d'observation totalisait quatre séances d'observation à raison d'une séance par jour. Une période d'observation correspondait ainsi à une semaine de calendrier. Pour chaque condition expérimentale, il y eut six périodes d'observation. Entre chaque période d'observation, les trois conditions furent attribuées

alternativement à chacun des aquariums. Un nouvel échantillonnage d'un groupe de 20 mâles fut fait dans les aquariums d'entreposage, avant que n'y soient retournés les mâles employés au cours de la période précédente.

Les observations ont consisté, d'une part, à déterminer l'ordre de dominance pour chacun des groupes de mâles à partir d'un critère de dominance préalablement établi et obtenu de la manière suivante. En admettant que le modèle binomial rend convenablement compte de la relation dominant-dominé s'établissant entre deux individus, nous pouvons affirmer qu'un minimum de six événements consécutifs et du même type est alors nécessaire pour atteindre l'intervalle de confiance recherché, soit $P(x) < 0,05$. Ainsi, un individu sera considéré comme dominant par rapport à un deuxième s'il chasse ce dernier à au moins six occasions consécutives, sans avoir été lui-même chassé au cours de ce laps de temps. Une activité de chasse regroupe en une même catégorie les comportements agonistiques d'approche, d'attaque, de morsure, de contact buccal, d'étalement latéral et d'ondulation latérale, qui devront obligatoirement être suivis des comportements de fuite ou de soumission de la part de l'opposant. Les comportements et postures agonistiques tels que décrits par Beaugrand *et al.* (1984), ont été retenus. Les activités de chasse pour chacun des mâles sont compilées à l'aide d'une matrice sociométrique tout au long de la période d'observation.

La deuxième opération consistait à relever la position de chacun des mâles dans l'aquarium: c'est-à-dire de déterminer dans quel compartiment chaque mâle se trouvait au moment du relevé. Comme il y avait 10 relevés par séance d'observation, nous avons obtenu 40 relevés par période d'observation pour chacun des aquariums.

DEUXIÈME EXPÉRIENCE

Quatre aquariums furent divisés en quatre compartiments égaux en suivant la méthode décrite précédemment. Pour deux d'entre eux, les grands compartiments étaient situés à droite; pour les deux autres, à gauche. Trois conditions expérimentales, semblables à celles décrites pour la première expérience furent également appliquées, à un détail près: dans la première condition, quatre mâles furent placés dans le grand compartiment arrière (et non avant); dans la seconde condition, les quatre mâles furent déposés dans le petit compartiment arrière; dans la troisième, aucun mâle n'était présent dans les aquariums. Les observations ont porté sur le choix effectué par les femelles placées en avant. Pour chaque condition expérimentale, 8 périodes d'observation furent réalisées. Les observations furent faites

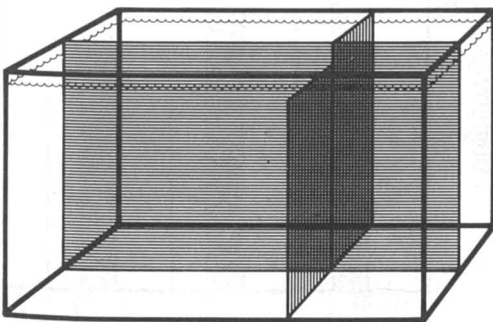


Figure 1. Représentation schématique du montage utilisé au cours des deux expériences. (1) «Partenaires sexuels» dans le grand compartiment; (2) «Partenaires sexuels» dans le petit compartiment; (3) «Partenaires sexuels» absents.

selon les procédures décrites pour la première expérience.

Résultats

Dans la première expérience, avec des mâles, un ordre complet de dominance, linéaire et transitif, fut noté dans 78% des cas. Par contre, dans la deuxième expérience réalisée avec des femelles, ce type de hiérarchie parfaite n'est obtenu que dans 27% des cas. Toutefois, les observations permettent de distinguer nettement les femelles dominantes dans plus de 75% des cas, et les mâles dominants dans tous les cas.

La figure 2 présente les relevés de présence des mâles dans le grand compartiment, pour chacun des rangs de dominance et pour chacune des conditions expérimentales. Pour toutes les conditions, l'hypothèse nulle stipule qu'un poisson pourra se retrouver, au hasard, 67% des fois dans le grand compartiment et 33% dans le petit, étant donné les volumes inégaux respectifs. Des χ^2 appliqués aux données recueillies ne permettent pas de rejeter l'hypothèse nulle ($P < 0,01$) pour les mâles dominants en l'absence de femelles présentes dans les compartiments arrière et pour les mâles dominés mis en présence de femelles placées dans le petit compartiment arrière. La figure 3 illustre les résultats obtenus pour les femelles dans les mêmes conditions. Cette fois, l'analyse des χ^2 permet de rejeter l'hypothèse nulle dans toutes les conditions, sauf pour celle sans mâles présents dans les compartiments arrière, les femelles dominantes se répartissant alors aléatoirement entre les deux compartiments ($P < 0,01$). Une analyse logistique de données

binaires (Cox, 1972) a aussi été appliquée aux résultats des deux expériences afin d'en faire une analyse plus fine (tableau I). Ces analyses révèlent que pour les mâles dominants les différences sont significatives ($P < 0,01$) pour chaque comparaison de conditions, tandis que pour les femelles dominantes, aucune différence significative n'est obtenue ($P < 0,01$) pour la comparaison entre la condition où les mâles sont dans le grand compartiment arrière et la condition où ils sont dans le petit compartiment arrière. Chez les mâles dominés, aucune différence significative n'est décelée entre la condition où les femelles sont dans le grand compartiment arrière et celle réalisée en l'absence des femelles. De même chez les femelles dominées, aucune différence significative n'apparaît entre la condition impliquant la présence des mâles dans le petit compartiment arrière ou celle réalisée en l'absence des mâles. Une comparaison entre les mâles et les femelles alpha fait voir l'existence d'une différence significative en regard de la condition impliquant la présence de congénères de sexe opposé dans le petit compartiment arrière, alors qu'une comparaison entre les mâles et les femelles dominés donne des différences significatives pour toutes les conditions.

Ces analyses révèlent les faits suivants: (1) les mâles alpha occupent plus fréquemment le compartiment faisant face à celui des femelles, peu importe s'il s'agit du petit ou du grand compartiment. (2) En l'absence des femelles, les mâles alpha ne choisissent pas d'avantage le grand ou le petit compartiment. (3) Les mâles subalternes se tiennent plus fréquemment dans le compartiment opposé à celui occupé par l'alpha.

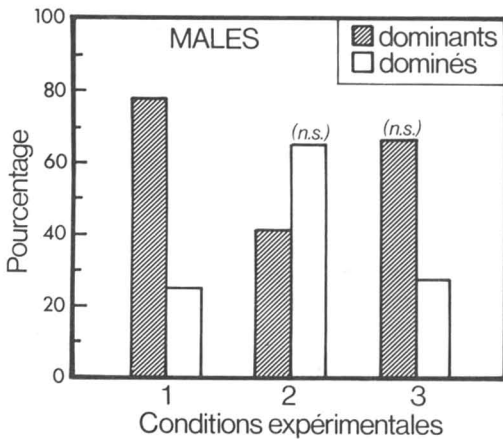


Figure 2. Représentation en bâtonnets des fréquences d'observations (%) dans le grand compartiment, des poissons mâles dominants et dominés, pour chacune des conditions expérimentales (test du χ^2).

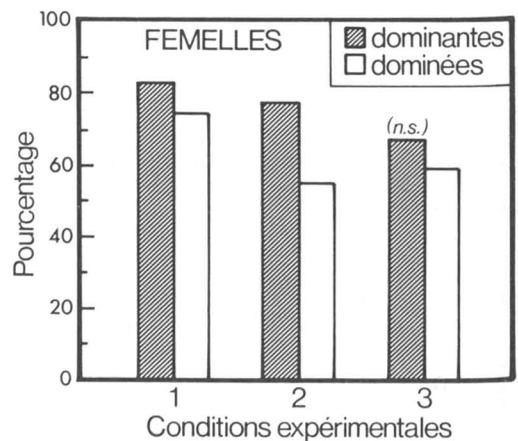


Figure 3. Représentation en bâtonnets des fréquences d'observations (%) dans le grand compartiment, des poissons femelles dominantes et dominées, pour chacune des conditions expérimentales (test du χ^2).

(4) Quant aux femelles, il semble que la présence des mâles ne soit pas le facteur déterminant dans le choix d'un compartiment et ce, peu importe leur statut. (5) L'attraction qu'exerce l'espace disponible sur les femelles est en partie modulée par le statut. Dans ce cas toutefois, la présence des mâles ne semble pas avoir d'effet additif significatif.

Discussion

Il ressort de nos résultats que l'ordre de dominance semble régir l'accès aux partenaires sexuels chez les mâles, l'espace disponible ne jouant qu'un rôle secondaire. À l'opposé, chez les femelles, l'ordre de dominance influence peu l'accès aux mâles, l'espace disponible semblant primer sur la présence de congénères mâles. Notons que pour les mâles, nous avons obtenu un ordre complet de dominance dans plus de trois quarts des cas, tandis que pour les femelles, il n'a été obtenu que pour un peu plus du quart. Chez les mâles, ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les poissons dominés, plus particulièrement les gammas et les omégas, le plus souvent confinés par le dominant contre l'une des parois de l'aquarium, n'interagissaient pas

suffisamment les uns avec les autres pour que des relations de dominance-soumission puissent être reconnues. Quant aux femelles, c'est probablement la fréquence peu élevée des échanges agonistiques qui est responsable du faible pourcentage obtenu de hiérarchies complètes.

Les espaces expérimentaux utilisés constituent-ils une ressource pertinente pour cette espèce? Les résultats obtenus sont-ils le reflet d'un artefact ou rendent-ils compte de processus se déroulant *in natura*? Il est difficile de répondre de façon définitive à ces deux questions à partir de ces seules expériences. Toutefois, les observations de Clark *et al.* (1954), de même que de Goodyear (1973) nous permettent d'avancer que l'espace disponible est une variable importante pour cette espèce, particulièrement vitale au cours de la saison sèche. Occuper de plus grands bassins pourrait signifier, pour les poissons, un accès à une meilleure oxygénation, à des sources plus abondantes de nourriture, à des possibilités accrues de retraite en cas de prédation, etc. Néanmoins, pour les mâles, il est plus profitable, en terme de valeur sélective (*fitness*), de monopoliser les femelles pour leur seul succès reproducteur que de choisir un milieu riche en ressources. Par

TABLEAU I
Analyse logistique des données binaires pour les deux expériences

Conditions*	Delta		P(x) < 0,01	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
	Alpha			
1 et 2	7,84	1,46	S**	N.S.
1 et 3	2,72	4,60	S	S
2 et 3	5,42	3,32	S	S
	Dominé (es)			
1 et 2	10,73	9,52	S	S.S.
1 et 3	0,96	7,65	N.S.	S
2 et 3	14,08	2,26	S	N.S.
	Alpha mâles et femelles			
1		1,57		N.S.
2		8,94		S
3		0,33		N.S.
	Dominés mâles et femelles			
1		19,37		S
2		4,44		S
3		13,33		S

* «Partenaires sexuels» dans le grand compartiment (1); «partenaires sexuels» dans le petit compartiment (2); «partenaires sexuels» absents (3).

** S = significatif; N.S. = non significatif pour $P(x) < 0,01$

contre, pour les femelles, les stratégies d'investissement parental leur dicteront d'opter pour le milieu offrant le maximum de chances de survie à leur descendance. Il serait évidemment prématuré de conclure que nos seuls résultats corroborent le théorème affirmant que dominer équivaut à posséder une priorité d'accès à la reproduction puisque nous n'avons aucune mesure du succès reproducteur chez cette espèce.

La validité externe de cette recherche nécessite qu'elle soit complétée par d'autres expériences. Ces dernières pourraient tenir compte d'autres dimensions environnementales susceptibles d'influencer nos poissons, telles que la présence d'anfractuosités dans le milieu. En effet, en milieu naturel, il appert que ces poissons occupent des sites composés de fissures dans la paroi rocheuse des berges (observation personnelle de J. Beaugrand). Il serait également intéressant de pouvoir contrôler le cycle reproducteur des poissons afin de prendre en considération de possibles variations hormonales affectant leur comportement.

Références

- BEAUGRAND, J.-P., J. CARON & L. COMEAU, 1984. Social organization of small heterosexual groups of green swordtails (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) under conditions of captivity. — *Behaviour*, 91: 24-60.
- BRADDOCK, J. C., 1945. Some aspects of the dominance-subordination relationship in the fish *Platy-poecilus maculatus*. — *Physiol. Zool.*, 1: 176-195.
- BRADDOCK, J. C., 1949. The effect of prior residence upon the dominance in the fish *Platy-poecilus maculatus*. — *Physiol. Zool.*, 22: 161-169.
- CAYRON, G., 1973. Facteurs déterminant l'apparition des comportements agressifs et l'établissement d'une dominance chez les poissons. — Thèse de licence, Université de Louvain, Belgique.
- CLARK, E., L. R. ARONSON & M. GORDON, 1954. Mating behavior patterns in two sympatric species of *Xiphophorus* fishes: their inheritance and significance in sexual isolation. — *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 103: 138-234.
- COTNOIR, P. A., 1984. Étude de deux facteurs exogènes liés à la dominance chez les poissons porte-épée mâles (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) maintenus en captivité. — Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 43 p.
- COX, D. R., 1972. Analyse des données binaires. — Dunod, Paris, 122 p.
- GOODYEAR, C. P., 1973. Learned orientation in the predator avoidance behavior of mosquitofish, *Gambusia affinis*. — *Behaviour*, 45: 191-224.
- KODRIC-BROWN, A., 1983. Determinants of male reproductive success in pupfish (*Cyprinodon pecosensis*). — *Anim. Behav.*, 31: 128-137.
- NOBLE, G. K., 1939. The experimental animal from the naturalist's point of view. — *Am. Nat.*, 73: 113-126.
- NOBLE, G. K. & R. BORNE, 1938. The social hierarchy in *Xiphophorus* and other fishes. — *Bull. ecol. Soc. Am.*, 19: 14.
- NOBLE, G. K. & R. BORNE, 1940. The effect of sex hormones in the social hierarchy of *Xiphophorus helleri*. — *Anat. Rec.*, 778: 147.
- SCHJELDERUP-EBBE, T., 1922. Soziale Verhältnisse bei Vogeln. — *Z. Psychol.*, 90: 106-107.

L'UTILISATION DE L'ESPACE PAR LA MARMOTTE COMMUNE

(*MARMOTA MONAX*)

J.-P. OUELLET et J. FERRON

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

Résumé

L'utilisation de l'espace par la marmotte commune (*Marmota monax*) en milieu agricole durant la saison post-reproductrice a été étudiée par suivi télémétrique d'adultes des deux sexes et de juvéniles. Les variables analysées sont: le nombre de terriers fréquentés, la fréquence relative de changement de terrier, la superficie des domaines vitaux et la distance moyenne entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu. Les mâles adultes sont plus mobiles que les femelles parturientes et ont des domaines vitaux plus grands. La sédentarité des femelles est plus marquée durant la période de gestation et d'élevage des jeunes. La dispersion natale se fait dès le premier été; la distance parcourue est importante. Nos résultats confirment le caractère asocial de la marmotte commune, mais on ne peut conclure avec certitude qu'elle soit territoriale.

Abstract

The use of space by woodchucks (*Marmota monax*) in field habitat during the post-breeding season has been studied by radio-tracking male and female adults and juveniles. The following variables are analysed: number of burrows used, frequency of shifting between burrows, home range size, and average distance between burrows successively occupied by the same animal. It appears that adult males are more mobile and have larger home range than adult females. Female sedentariness is more marked during gestation and rearing of young. Natal dispersal occurs during the first summer and distance moved is important. Our results also confirm that woodchuck is asocial; but territoriality still needs to be proven.

Introduction

Plusieurs études ont traité de l'utilisation de l'espace chez la marmotte commune, *Marmota monax* (Anthony, 1962; Bronson, 1964; De Vos & Gillespie, 1960; Hayes, 1977; Meier, 1982; Merriam, 1960, 1971; Nuckle, 1982; Smith, 1972; Trump, 1950). À l'exception des travaux de De Vos & Gillespie (1960), Nuckle (1982) et Smith (1972), ces recherches ont été réalisées dans la partie méridionale de l'aire de distribution de cette espèce. Plusieurs de ces travaux ne portent que sur des périodes d'échantillonnage très courtes et furent réalisés par la méthode de marquage-capture-recapture. Il nous est donc apparu important d'analyser l'utilisation de l'espace dans une partie septentrionale de l'aire de distribution de la marmotte commune en suivant par télémétrie les mêmes individus pendant plusieurs mois. Cette méthode a l'avantage d'assurer un intervalle de temps régulier entre les localisations contrairement à la méthode qui nécessite la capture de l'animal, ce qui permet une analyse plus poussée de l'utilisation de l'espace.

Soulignons que pour en arriver à véritablement comprendre l'organisation sociale d'une espèce donnée, il faut aller au-delà de l'analyse des relations sociales; la compréhension de la (ou des) stratégie(s) d'occupation de l'espace étant essentielle.

Michener (1983), qui a fait une revue de l'organisation sociale des sciuridés terrestres a classifié la marmotte commune comme asociale. Elle signale qu'après la saison de reproduction, chaque adulte défend un terrier et une aire d'alimentation. Bronson (1964) est moins catégorique, affirmant que la marmotte, quoique solitaire, n'est pas territoriale; elle maintiendrait une relation de dominance-subordination avec ses voisins. Toujours selon cet auteur, les domaines vitaux se chevauchent fréquemment et les individus de rang social élevé ont libre accès aux domaines vitaux de leurs voisins subordonnés. Il semble donc y avoir une certaine plasticité dans l'organisation socio-spatiale de cette espèce, à moins que ces différences ne résultent des variations dans les

méthodes d'échantillonnage ou de l'interprétation des résultats.

Nous tenterons ici, à partir de nos résultats, de répondre aux questions suivantes, du moins en ce qui concerne la population étudiée: (1) Le mode d'utilisation de l'espace varie-t-il selon le sexe et l'âge? (2) La marmotte commune est-elle vraiment asociale? (3) Peut-on identifier une stratégie socio-spatiale chez la marmotte commune?

Matériel et méthodes

Pour étudier l'utilisation de l'espace et des terriers par la marmotte commune, 30 individus adultes (1 an et plus) et juvéniles ont été capturés, sexés, pesés et munis de colliers émetteurs (modèle HLP-2120-LD fabriqué par Wildlife Materials Inc.). Des rubans adhésifs de différentes couleurs ont été placés sur les antennes selon un code propre à chaque individu afin de permettre également une identification visuelle. Tous les animaux ont aussi reçu une bague numérotée à chacune des oreilles; une de ces bagues portait un disque de couleur afin de fournir un autre critère d'identification visuelle sur le terrain. Seuls les individus pour lesquels nous avons recueilli des données pendant toute la période d'étude ont été considérés dans les analyses, soit 10 adultes (6 mâles et 4 femelles parturientes) et 8 juvéniles provenant de 4 portées.

Les marmottes ont été étudiées en milieu agricole dans la municipalité de Sainte-Luce (Comté de Rimouski, Québec: 68°21' O.; 48°32' N.) du début de mai à la fin d'août 1984. L'aire d'étude, d'environ 5,5 km², était affectée principalement à la culture de plantes fourragères (mélange de mil, de trèfle et de luzerne). Seulement une petite portion de terre de 0,03 km² était cultivée en orge. Quelques champs étaient utilisés comme pâturages temporaires par des vaches laitières. Un petit boisé, constitué presque exclusivement de sapins (*Abies balsamea*) se trouvait également dans l'aire d'étude. Celle-ci était traversée par une voie ferrée et était divisée par des clôtures et des ruisseaux naturels et artificiels (canaux de drainage). Des amoncellements de bois provenant de vieilles clôtures, de pierres et de ferrailles se retrouvaient ici et là dans l'aire d'étude.

Durant toute la période d'étude, nous avons déterminé deux fois par semaine le terrier (un terrier peut avoir plusieurs entrées) occupé par chacun des individus, le matin. De plus, pour une période de 7 semaines, à partir du début de la période de dispersion des juvéniles, nous avons déterminé une fois par jour le terrier utilisé par chacun des individus. L'observateur, à pied, lo-

calisait les marmottes porteuses d'émetteurs à l'aide d'un récepteur et d'une antenne portative de type Yagi. L'emplacement de chacun des terriers utilisés a été enregistré avec précision sur le terrain puis reporté sur une carte représentant le secteur d'étude.

Nous avons, pour fins d'analyse, subdivisé la période d'étude en deux sous-périodes: pré-dispersion (ce qui correspond ici à la période d'élevage des jeunes) et dispersion. Pour chacune des femelles avec une portée, nous avons considéré que la dispersion commençait lorsqu'un jeune (ou plus) utilisait(aient) un ou des terrier(s) différent(s) de celui occupé par le groupe natal. Pour les 4 femelles parturientes considérées, la dispersion a débuté entre le 3 et le 11 juillet. Pour arriver à comparer les mâles aux femelles, nous avons dû, pour les mâles, utiliser comme critère distinctif entre les périodes de pré-dispersion et de dispersion, la date moyenne de début de la dispersion chez les 4 portées. De plus nous n'avons retenu que les résultats de deux sous-périodes de même durée, soit 7 semaines précédant et 7 semaines suivant le début de la dispersion. La longueur de 7 semaines précédant la dispersion correspond sensiblement à la longueur de la période d'élevage des jeunes, c'est-à-dire de la naissance à la dispersion (J. Ferron & J.-P. Ouellet, résultats non publiés). Les individus ont été regroupés en 3 classes: les mâles adultes, les femelles parturientes et les juvéniles. Dans ce dernier cas, nous n'avions que 3 femelles et 5 mâles; c'est pourquoi nous n'avons pas fait de distinction de sexe pour les analyses statistiques.

À partir des localisations recueillies deux fois par semaines durant les sous-périodes de pré-dispersion et de dispersion, telles que définies plus haut, nous avons calculé, pour les différentes classes d'individus, le nombre moyen de terriers fréquentés, la fréquence relative (%) de changement de terrier, et la distance moyenne entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu. Le nombre de terriers moyen est ici utilisé comme un indice de comparaison de l'utilisation de l'espace par les différentes classes d'individus. Il faut être conscient que le nombre réel de terriers fréquentés se situe au-delà des valeurs des indices présentés ici. La fréquence relative de changements de terriers a été calculée de la façon suivante: le nombre total de changements de terrier pour un animal donné a été divisé par le nombre total de localisations moins une, le tout multiplié par 100.

À partir de l'ensemble des localisations, c'est-à-dire toutes les données télémétriques recueillies et des localisations complémentaires récoltées au cours d'une étude éthologique concomitante,

nous avons calculé la superficie des domaines vitaux des adultes. Nous avons également enregistré le nombre de terriers partagés de façon simultanée ou différée par plusieurs marmottes et nous avons évalué à partir de ces résultats le degré de chevauchement des domaines vitaux. Nous avons analysé ces résultats en fonction des périodes de pré-dispersion et de dispersion natale. La superficie des domaines vitaux a été estimée par la méthode de l'aire minimale (Lehner, 1979) en se basant sur les terriers fréquentés.

Résultats

NOMBRE DE TERRIERS UTILISÉS ET SUPERFICIE DES DOMAINES VITAUX

Les mâles adultes fréquentent significativement plus de terriers que les femelles parturientes au cours de la période précédant la dispersion des juvéniles (tableau I). Au cours de la période de dispersion des juvéniles, il n'y a pas de différence significative entre les 3 classes d'individus. La comparaison du nombre de terriers utilisés avant et durant la dispersion révèle qu'il n'y a pas de différence significative en ce qui concerne les mâles adultes. Les femelles adultes fréquentent, pour leur part, significativement plus de terriers lors de la dispersion que durant la période la précédant.

La superficie moyenne des domaines vitaux des mâles (\bar{x} = 11,2 ha) durant la période de pré-dispersion est significativement plus élevée que celle des femelles parturientes (\bar{x} = 0,7 ha) (fig. 1). Le même phénomène est observé durant la période de dispersion mais avec un écart plus faible entre mâles (\bar{x} = 7,8 ha) et femelles parturientes (\bar{x} = 2,8 ha).

On n'observe pas de différence significative, chez les mâles adultes, pour ce qui est de la superficie des domaines vitaux avant et durant la dispersion. Un mâle de cet échantillon et trois autres, pour lesquels nous ne possédons que des données fragmentaires, ont toutefois modifié de façon marquée la situation géographique de leur domaine vital. Les femelles parturientes quant à elles agrandissent leurs domaines vitaux de façon significative (environ 4 fois) à la période de dispersion.

PARTAGE DES TERRIERS ET CHEVAUCHEMENT DES DOMAINES VITAUX

Sur 850 localisations d'individus adultes, seulement 5 cas de partage simultané d'un terrier par 2 individus adultes ont été enregistrés. Dans 4 de ces 5 cas, ce fut un mâle «de passage» qui partageait un terrier avec une femelle. Dans l'autre cas ce fut un mâle qui a pénétré dans un terrier occupé par un autre mâle; l'intrus en est ressorti environ une minute plus tard.

Un cas de partage simultané de terrier entre un mâle adulte et un juvénile ayant quitté sa mère et son terrier natal depuis 5 semaines a également été enregistré.

Un ou plusieurs juvéniles, après avoir quitté leur groupe natal, ont partagé un terrier avec leur mère (N = 5) ou avec un autre juvénile de la même portée (N = 10). Ces observations ont été principalement enregistrées dans les 3 semaines suivant le début du processus de dispersion des juvéniles. Cependant un tel partage de terrier a été observé jusqu'à 6 semaines après le début de la dispersion.

Le partage peut se faire également par utilisation d'un même terrier par 2 individus ou plus,

TABLEAU I

Nombre moyen de terriers fréquentés par les différentes classes d'individus

Classe d'individus	Pré-dispersion		Dispersion	
Mâles (n = 6)	6,5 (4-9)*	n.s.	5,2 (3-7)] n.s.'
	s.		n.s.'	
Femelles (n = 4)	2,5 (1-4)	s.	5,0 (5-5)	
			n.s.'] n.s.'
Juvéniles (n = 8)	—		6,0 (4-7)	

* Les nombres entre parenthèses représentent l'étendue des valeurs; s. = différence significative ($P < 0,05$), n.s. = différence non significative ($P > 0,05$) selon le test de Kolmogorov-Smirnov; n.s.' = différence non significative ($P > 0,05$) selon le test de Kruskal-Wallis.

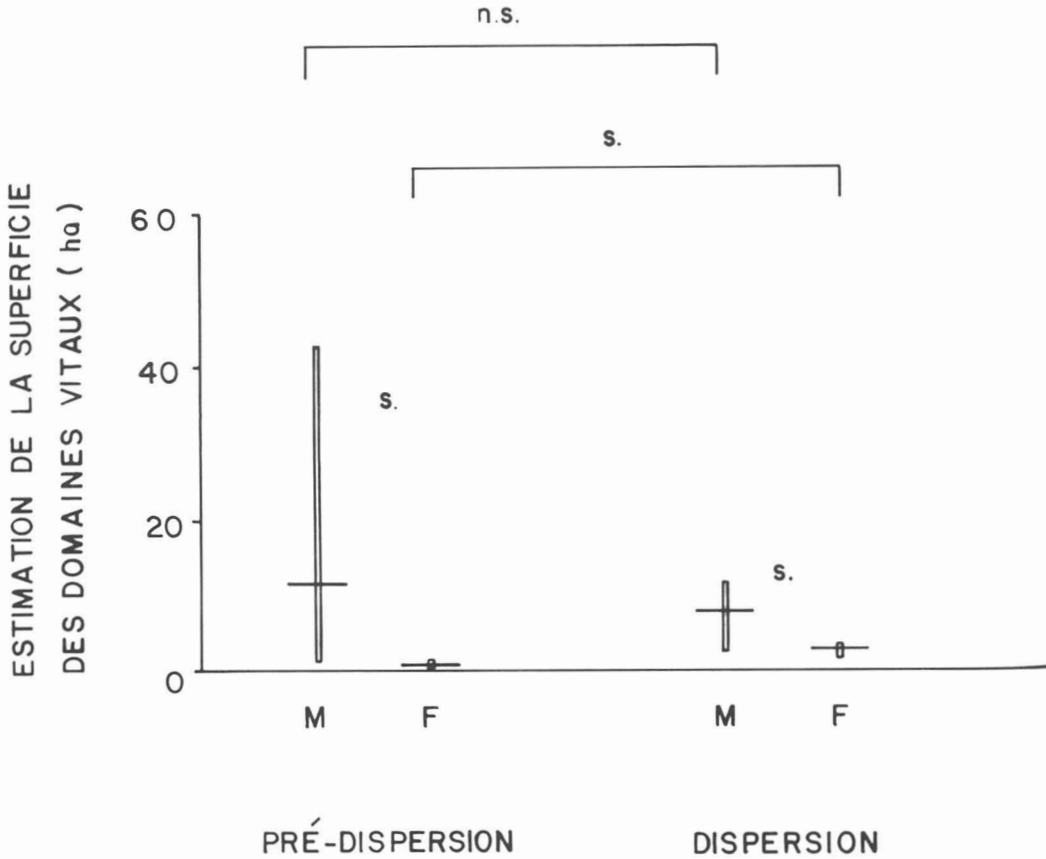


Figure 1. Estimation de la superficie des domaines vitaux (ha) (\bar{x} = 75 localisations par individu) des mâles adultes et des femelles parturientes pour les périodes de pré-dispersion et de dispersion. La ligne horizontale représente la moyenne et la bande verticale l'étendue des valeurs. M = mâles; F = femelles parturientes; s. = différence significative ($P < 0,05$); n.s. = différence non significative ($P > 0,05$) selon le test de Wilcoxon-Mann-Whitney.

mais à des moments différents. Ceci se traduit par un chevauchement des domaines vitaux. Aucun cas de partage différé de terrier entre femelles parturientes n'a été enregistré. Le partage différé d'un même terrier par un mâle et une femelle adultes ou par deux mâles adultes est un phénomène plus courant. En raison du peu de cas de partages simultanés de terriers, nous les avons combinés aux partages différés pour fins d'analyse. Les résultats obtenus chez les adultes sont exprimés en termes de nombre moyen, par individu, de cas de partages différés ou simultanés de terriers et de superficie moyenne de chevauchement des domaines vitaux (tableau II). Les terriers partagés sont en général situés en périphérie des domaines vitaux. Les résultats prennent une allure fort différente si on considère le domaine vital occupé au cours d'une sous-période (pré-dispersion ou dispersion) ou au cours de

l'ensemble de la période d'échantillonnage. Dans ce dernier cas, on obtient des valeurs plus grandes pour les différentes variables calculées, en raison des changements dans les domaines vitaux des individus d'une période à l'autre; cela se traduit également par un chevauchement relativement peu important pour chacune des périodes considérées séparément. Il est à noter également que les valeurs de ces variables tendent à augmenter au cours de la période de dispersion des juvéniles par rapport à la période qui la précède.

Chez les juvéniles, la fréquence de partage différé de terriers avec des adultes autres que la mère a été relativement basse sur notre aire d'étude (\bar{x} = 0,9 terrier par jeune). La fréquence augmente lorsqu'il s'agit de partage différé de terriers par les juvéniles et leur mère (\bar{x} = 2,8 terriers par jeune, calcul basé sur 1 localisation

TABLEAU II

Partage des terriers et chevauchement des domaines vitaux entre les mâles adultes et les femelles parturientes

Variable	Catégorie	Pré-dispersion	Dispersion	Période totale*
Nombre moyen de partages différés ou simultanés de terriers	M/M	0,2	0,5	2,5
	F/F	0,0	0,0	0,0
	M/F	0,5	1,0	2,5
Superficie moyenne de chevauchement des domaines vitaux	M/M	0,8 ha (8%)**	1,5 ha (19%)	4,9 ha (28%)
	F/F	0,0 ha (0%)	0,0 ha (0%)	0,0 ha (0%)
	M/F	0,7 ha (1%, 32%)	< 0,1 ha (0%, < 1%)	2,0 ha (11%, 62%)

* La période totale correspond aux deux sous-périodes combinées; les calculs ont alors été effectués à partir de l'ensemble des terriers fréquentés.

** Les nombres entre parenthèses expriment le pourcentage de chevauchement des domaines vitaux pour la ou les classe(s) en cause. Deux valeurs servent à exprimer le pourcentage de chevauchement des domaines vitaux entre mâles et femelles; elles représentent le pourcentage de chevauchement par rapport à la superficie respective des domaines vitaux des mâles et des femelles.

par jour pendant les 7 premières semaines suivant le début de la dispersion). Les émetteurs ayant été répartis entre les jeunes de différentes portées, nous n'avons pu recueillir de données intéressantes sur le partage différé de terriers entre juvéniles de même portée après le début de la dispersion.

FRÉQUENTATION DES TERRIERS ET DISTANCE DE DÉPLACEMENT

La fréquence relative de changement de terrier, chez les femelles parturientes, est significativement inférieure à celle des mâles adultes durant la période précédant la dispersion. Au cours de la période de dispersion, les fréquences relatives de changement de terrier ne diffèrent pas significativement entre femelles parturientes, mâles adultes et juvéniles (fig. 2).

On observe, chez les femelles parturientes lors de la période de dispersion des juvéniles, une augmentation significative de la fréquence de changement de terrier. Les mâles adultes ne présentent, quant à eux, pas de différence significative entre les deux périodes.

La distance moyenne entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu est significativement plus grande pour les mâles que pour les femelles parturientes, aussi bien avant que durant la dispersion (tableau III). Durant la période de dispersion, les juvéniles ne pré-

sentent pas de différence significative avec les mâles, mais parcourent des distances significativement supérieures à celles des femelles. On n'observe pas de différence significative pour ce qui est de la distance moyenne entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu avant et durant la dispersion, pour les mâles aussi bien que pour les femelles parturientes.

Nous avons exprimé sous forme graphique la distance de dispersion, en prenant comme critère la distance des terriers utilisés par les juvéniles par rapport au terrier natal en fonction de la période écoulée depuis le début de la dispersion (fig. 3). Pour plus de clarté, nous avons présenté les résultats des mâles et des femelles sur deux graphiques différents; on ne peut toutefois pas vérifier statistiquement s'il existe ou non une différence significative entre les sexes en raison de la faible taille de l'échantillon. Cependant ces résultats ne révèlent à première vue aucune différence évidente entre mâles et femelles dans les distances de dispersion. Il existe, dans un cas comme dans l'autre, de grandes différences selon les individus, comme en témoigne l'allure des courbes individuelles de dispersion. Chez les individus des deux sexes combinés, 6 juvéniles se sont dispersés dans un rayon de 525 m du terrier natal et les deux autres se sont éloignés de plus d'un kilomètre. La distance de dispersion tend à se stabiliser vers la fin de la période d'étude.

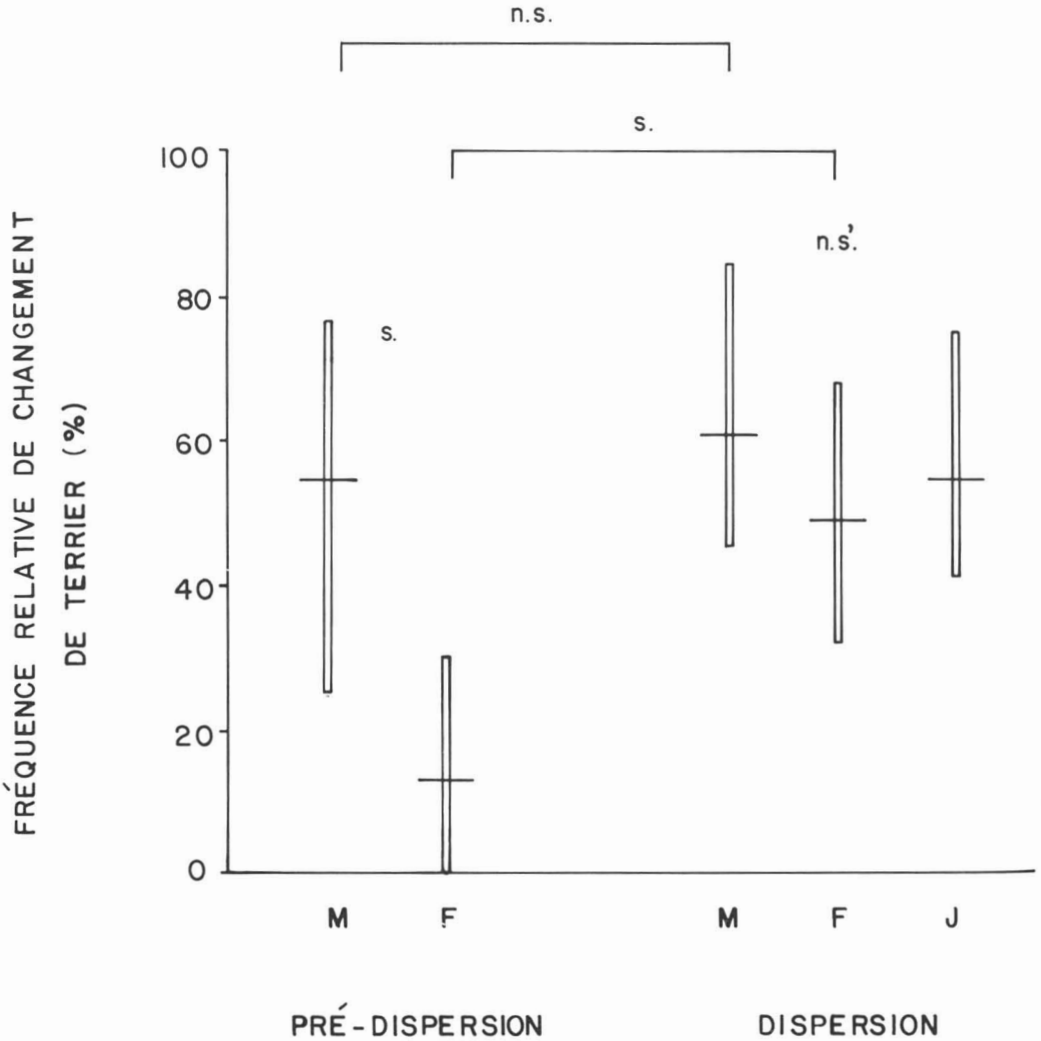


Figure 2. Fréquence relative de changement de terrier (%) des diverses classes d'individus pour les périodes de prédispersion et de dispersion. La ligne horizontale représente la moyenne et la bande verticale l'étendue des valeurs. M = mâles; F = femelles parturientes; J = juvéniles; s. = différence significative ($P < 0,05$); n.s. = différence non significative ($P > 0,05$) selon le test de Wilcoxon-Mann-Whitney; n.s.' = différence non significative selon le test de Kruskal-Wallis ($P > 0,05$).

Pour étudier les déplacements quotidiens des marmottes autour du terrier alors occupé, nous avons évalué comment se répartissait le temps d'activité en fonction de la distance du terrier (tableau IV). La majorité du temps est passé dans le voisinage immédiat du terrier; seulement 2,0% du temps d'activité a été enregistré à plus de 18 m du terrier. Comme notre échantillon dans ce cas-ci était trop petit, nous n'avons pas pu comparer les différentes classes d'individus entre eux.

Discussion

LE MODE D'UTILISATION DE L'ESPACE VARIE-T-IL SELON LE SEXE ET L'ÂGE?

Les données recueillies lors de notre étude peuvent être difficilement comparées à celles de la littérature en raison des différentes méthodes utilisées dans la prise de données. Il est par conséquent impossible de mettre en évidence de cette manière l'influence de facteurs écologiques potentiellement corrélés avec les variables

TABLEAU III

Distance moyenne entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu

Classe d'individus	Pré-dispersion		Dispersion	
Mâles (n = 6)	226,2* (27,5-1899,0)	n.s.	152,5 (35,0-421,0)	n.s.'
Femelles parturientes (n = 4)	s. 90,7 (17,5-163,0)	n.s.	s.' 114,5 (12,5-266,0)	
Juveniles (n = 8)	—		s.' 220,6 (5,0-872,0)	

* Les résultats sont exprimés en mètres; les nombres entre parenthèses représentent l'étendue des valeurs; s. = différence significative ($P < 0,05$), n.s. = différence non significative ($P > 0,05$) selon le test de Wilcoxon-Mann-Whitney; n.s.' = différence non significative ($P > 0,05$), s.' = différence significative selon le test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls par rang ($P < 0,05$).

relatives à l'utilisation de l'espace. La comparaison sera donc limitée aux grandes tendances observées.

Nos résultats indiquent que l'utilisation de l'espace, ou stratégie spatiale, diffère selon les diverses classes d'individus. Durant la période de pré-dispersion des juvéniles, les femelles parturientes sont sédentaires. La mise bas et l'élevage des jeunes seraient la cause principale de ce comportement. Les mâles sont beaucoup plus mobiles que les femelles au cours de cette même période.

La dispersion des juvéniles ne semble pas influencer la stratégie spatiale des mâles adultes de façon importante puisqu'ils possèdent une utilisation de l'espace similaire pour les deux périodes. Cependant il en va autrement pour les femelles parturientes chez qui on note, avec la dispersion des jeunes, un agrandissement du domaine vital. Parallèlement on enregistre, chez celles-ci, une augmentation des fréquences de changement de terrier et du nombre de terriers utilisés. La seule variable qui suit la même tendance pour les deux périodes, chez les femelles, est la distance moyenne entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu.

Les différences entre les stratégies spatiales des mâles adultes et des femelles parturientes s'amenuisent donc au cours de la période de dispersion des juvéniles. Les seules différences qui restent sont l'utilisation de domaines vitaux plus petits et des distances moyennes entre deux terriers fréquentés successivement par le même individu plus faibles chez les femelles. Cette plus

grande mobilité des femelles parturientes au cours de la période de dispersion par rapport à celle qui la précède a aussi été signalée par De Vos & Gillespie (1960) et Smith (1972), chez la marmotte commune.

Meier & Svendsen (1983) ont avancé l'hypothèse de l'existence, chez les mâles, de deux stratégies spatiales qui seraient le reflet de stratégies différentes d'accouplement. La première stratégie serait caractérisée par l'utilisation d'un domaine vital stable dans le temps qui chevaucherait le domaine vital d'une à trois femelles. La seconde stratégie refléterait l'absence de domaine vital défini dans le temps chez d'autres mâles. Nos observations indiquant une instabilité dans la situation géographique des domaines vitaux de certains mâles vont dans le même sens que cette hypothèse. Une étude plus détaillée, présentement en cours, devrait nous permettre de vérifier l'existence d'une autre option stratégique dans cette population de marmottes.

La dispersion natale des juvéniles se fait en environ un mois après leur première émergence du terrier. Bronson (1961), Davis *et al.* (1964), Henderson & Gilbert (1978), Merriam (1960) et Smith (1972) ont également observé que la dispersion natale se faisait au cours de la première année. Hamilton (1934) a toutefois observé une rétention des jeunes au terrier natal jusqu'au second été; Meier (1982) a observé un phénomène identique en une occasion.

Chez les juvéniles, les variables relatives à l'utilisation de l'espace sont comparables à celles des mâles adultes. L'ampleur de la dispersion

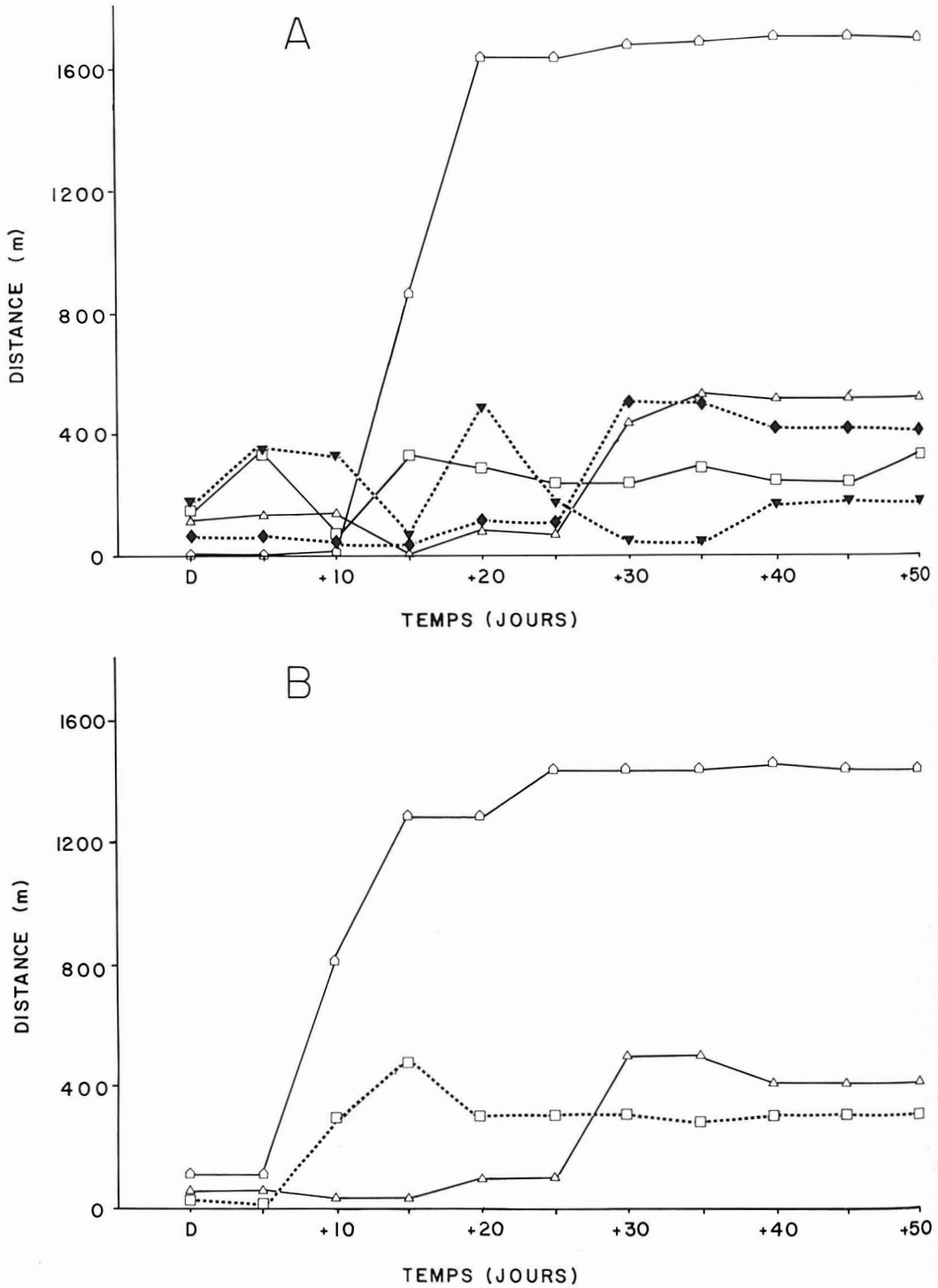


Figure 3. Distance de dispersion des juvéniles par rapport au terrier natal en fonction de la période de temps écoulée depuis le début de la dispersion; D = début de la dispersion. A = Mâles; B = Femelles.

TABLEAU IV

Pourcentage de temps d'activité hors terrier en fonction de la distance du terrier occupé par animal¹

<i>Distance (mètres)</i>	<i>Pourcentage de temps d'activité</i>
0-6	90,5
6-12	5,9
12-18	1,6
18- +	2,0
Total	100,0

¹ Calcul établi à partir de 65,8 heures d'observation réparties entre 4 femelles parturientes, 3 mâles adultes, et 2 juvéniles.

natale est importante en terme de distance parcourue à partir du terrier natal et comparativement à la taille du domaine vital des femelles parturientes. Les juvéniles présentent une grande variabilité individuelle dans leur distance de dispersion. De plus en raison d'un certain mouvement de va-et-vient entre les terriers, phénomène également observé par Merriam (1960), la distance de dispersion par rapport au terrier natal peut même dans certains cas diminuer. Au début de la dispersion, il n'est pas rare d'observer plus d'un jeune dans un même terrier; puis les juvéniles deviennent de plus en plus solitaires.

nature agonistique. Bien que nos résultats ne nous permettent pas de vérifier si la marmotte commune adopte un tel comportement, certains indices nous le laissent soupçonner. En effet, toutes les relations sociales observées entre adultes étaient agressives. De plus les relations entre individus issus d'une même portée sont peu probables en raison de l'ampleur de la dispersion des juvéniles. D'ailleurs tous les auteurs qui ont étudié cet aspect chez la marmotte en arrive à la conclusion qu'elle est asociale (Bronson, 1964; De Vos & Gillespie, 1960; Merriam, 1960; Smith, 1972).

LA MARMOTTE COMMUNE EST-ELLE VRAIMENT ASOCIALE?

Plusieurs de nos observations indiquent que l'organisation sociale de la marmotte commune serait de type asocial. En effet, le degré de chevauchement des domaines vitaux est faible lorsqu'on considère, pour chacune des périodes séparément, la fréquence de partage simultanée ou différée des terriers. Ouellet (1986) a observé que le taux de rencontres sociales dans cette population de marmotte commune était très faible et qu'elles étaient de nature agressive. La dispersion des juvéniles dès leur première année et l'absence de liens permanents ou persistants durant un certain temps, en dehors des rapports mère-jeunes de la naissance à la dispersion des juvéniles, sont d'autres éléments qui viennent soutenir cette hypothèse.

Ces critères correspondent assez bien à ceux que Michener (1983) a utilisés pour identifier le caractère asocial de l'organisation sociale de certains sciuridés terrestres. Elle ajoute que les rencontres sociales entre individus d'une même portée après le début de la dispersion sont de

PEUT-ON IDENTIFIER UNE STRATÉGIE SOCIO-SPATIALE CHEZ LA MARMOTTE COMMUNE?

Afin de mieux cerner la stratégie socio-spatiale de la marmotte, il faut analyser l'utilisation de l'espace, les relations sociales et les comportements qui s'y rapportent en considérant leur dynamisme dans le temps.

Selon Meier (1982), la marmotte serait territoriale parce qu'elle défendrait un terrier et une aire d'alimentation; l'étude de Meier (1982) a été réalisée après la saison d'accouplement. Pour Bronson (1964), il s'agirait d'un système de dominance-subordination entre voisins, c'est-à-dire entre individus dont les domaines vitaux se chevauchent; il y aurait alors établissement de rangs sociaux relatifs («relative rank»). Il semble donc exister une certaine variabilité dans l'organisation sociale de la marmotte commune.

Il serait tentant de conclure, à partir de nos résultats, que la marmotte commune est territoriale. En effet, la nature agonistique des rencontres sociales, l'utilisation fréquente du comportement de marquage par les individus des

deux sexes (Ouellet, 1986) et le peu de chevauchement des domaines vitaux sont les critères utilisés par Brown & Oriens (1970) pour caractériser la territorialité en général. Meier (1982) a utilisé ces mêmes critères pour arriver à la conclusion que la marmotte commune est territoriale. Une analyse plus approfondie de nos résultats nous amène toutefois à remettre en question cette conclusion.

En effet, la très faible fréquence des rencontres sociales entre adultes et leur nature agonistique, en plus de suggérer une certaine forme d'évitement social (tel que défini par Holekamp, 1984) à l'intérieur de la population étudiée, rend leur analyse difficile. Brown (1975) avance que l'évitement social serait possible sans défense proprement dite du domaine vital. De plus il nous semble prématuré d'associer le marquage olfactif à la territorialité, comme l'a fait Meier (1982), sans que la fonction de ce comportement ait été clairement établie en nature, chez la marmotte. Johnson (1973) souligne qu'on attribue trop souvent un rôle de défense territoriale au marquage olfactif chez les mammifères sans en avoir véritablement la preuve; plusieurs des observations sur le sujet sont anecdotiques ou interprétées avec des idées préconçues.

Nos résultats sur l'utilisation de l'espace en fonction du temps démontrent que la marmotte concentre son activité à proximité d'un terrier donné mais que d'autre part, elle utilise un nombre relativement élevé de terriers répartis sur une superficie assez importante. De plus les domaines vitaux peuvent changer de situation géographique au cours d'une même saison d'activité. Les résultats d'une analyse du chevauchement entre les domaines vitaux prendront donc une allure différente en fonction de la longueur de la période considérée. Il existerait une certaine rotation dans l'utilisation de l'espace, le même terrier pouvant être partagé par plus d'un individu, mais à des moments différents de l'année. Si la marmotte commune est territoriale, ce qui à notre avis reste à prouver, le modèle d'utilisation de l'espace pourrait être celui de la territorialité de type flottant («*floating territory*») selon la définition de Wilson (1975). L'animal ne se réserve en effet que l'exclusivité de l'espace immédiat autour du terrier où il se trouve. Selon J. Murie (comm. pers.) on pourrait également parler de dominance liée au site. Une chose est certaine, c'est que la région immédiate du terrier occupé fait l'objet d'un usage exclusif. On ne pourra arriver à une véritable compréhension de la stratégie socio-spatiale de la marmotte qu'en tenant compte des variations dans le temps de l'occupation de l'espace, tant sur une base quotidienne que tout au cours de

la saison d'activité, ainsi qu'en faisant une analyse plus poussée des relations sociales.

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce à des subventions de la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski Inc., du Fonds institutionnel de recherches de l'Université du Québec à Rimouski, et du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. La Société zoologique de Québec Inc. a accordé une bourse d'étude à Jean-Pierre Ouellet. Nous remercions le Dr François-Pierre Gagnon pour la conception d'un logiciel d'analyse des données sur l'utilisation de l'espace, le Dr Bruno Vincent pour ses conseils concernant le choix des tests statistiques, Claire Bourgeault et Claude Brassard pour leur participation à la cueillette des données. Nous sommes également reconnaissants envers Marcel Pelletier et Réjean Ross, agriculteurs, pour nous avoir permis de réaliser cette étude sur leurs propriétés.

Références

- ANTHONY, M., 1962. Activity and behavior of the woodchuck in Southern Illinois. — Occ. Pap. C. C. Adams Cent. ecol. Stud., 6: 1-25.
- BRONSON, F. H., 1961. Some aspects of social pressure in woodchucks. — Ph.D. thesis, Pennsylvania State Univ., University Park, Pennsylvania, 107 p.
- BRONSON, F. H., 1964. Agonistic behavior in woodchucks. — Anim. Behav., 12: 470-478.
- BROWN, J. L., 1975. The evolution of behavior. — W. W. Norton & Co., New York, 761 p.
- BROWN, J. L. & G. H. ORIANIS, 1970. Spacing behavior in mobile animals. — A. Rev. Ecol. Syst., 1: 239-262.
- DAVIS, D. E., J. J. CHRISTIAN & F. H. BRONSON, 1964. Effect of exploitation on birth, mortality, and movement rates in a woodchuck population. — J. Wildl. Mgmt, 28: 1-9.
- DE VOS, A. & D. I. GILLESPIE, 1960. A study of woodchucks on an Ontario farm. — Can. Fld. Nat., 74: 140-145.
- HAMILTON, W. J. Jr, 1934. The life history of the rufescent woodchuck, *Marmota monax rufescens* Howell. — Ann. Carneg. Mus., 23: 85-178.
- HAYES, S. R., 1977. Home range of *Marmota monax* (Sciuridae) in Arkansas. — SWest. Nat., 22: 547-550.
- HENDERSON, J. A. & F. F. GILBERT, 1978. Distribution and density of woodchuck burrow systems in relation to land-use practices. — Can. Fld. Nat., 92: 128-136.
- HOLEKAMP, K. E., 1984. Dispersal in ground-dwelling sciurids. — Pages 297-320 in The biology of ground-dwelling squirrels. Univ. of Nebraska Press, Lincoln & London, 459 p.
- JOHNSON, R. P., 1973. Scent marking in mammals. — Anim. Behav., 21: 521-535.

- LEHNER, P. N., 1979. Handbook of ethological methods. — Garland STPM Press, New York & London, 403 p.
- MEIER, P. T., 1982. Social organization and movement behavior of woodchucks (*Marmota monax*) in woodland and field habitats in southeast Ohio. — M.Sc. thesis, Ohio Univ., Athens, 37 p.
- MEIER, P. T. & G. SVENDSEN, 1983. Alternative mating strategies of male woodchucks (*Marmota monax*). — Amer. Zool., 23: 932.
- MERRIAM, H. G., 1960. Problems in woodchuck population ecology and a plan for telemetric study. — Ph.D. thesis, Cornell Univ., Ithaca, 161 p.
- MERRIAM, H. G., 1971. Woodchuck burrow distribution and related movement patterns. — J. Mammal., 52: 732-746.
- MICHENER, G. R., 1983. Kin identification, matriarchies, and the evolution of sociality in ground-dwelling Sciurids. — Pages 528-572 in *Advances in the study of mammalian behavior*. Special publication no.7. American Society of Mammalogists, 753 p.
- NUCKLE, J. R., 1982. Étude bio-écologique de la marmotte commune (*Marmota monax* L.) dans un agrosystème. — Thèse Ph.D., Univ. Sherbrooke, Sherbrooke, 121 p.
- OUELLET, J.-P., 1986. Organisation socio-spatiale de la marmotte commune (*Marmota monax*) en milieu agricole pour la saison post-reproductrice. — Thèse M.Sc., Univ. Montréal, Montréal, 86 p.
- SMITH, M. C., 1972. Seasonal variation in home ranges of woodchucks. — M.Sc. thesis, Univ. Guelph, Guelph, 67 p.
- TRUMP, R. F., 1950. Home range of the southern woodchuck. — Iowa Acad. Sci., 57: 537-540.
- WILSON, E. O., 1975. Sociobiology. — Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 697 p.

EFFECTS OF HYPOTHERMIA ON MATERNAL RESPONSIVENESS IN MICE (*MUS MUSCULUS*)

L. PRÉVOST and J. P. BEAUGRAND

*Département de psychologie
Université du Québec à Montréal
B.P. 8888, Montréal (Québec) H3C 3P8*

Résumé

Cette recherche tente de déterminer si les soins maternels chez la souris peuvent protéger les souriceaux des effets létaux produits par une hypothermie induite par un refroidissement prolongé. Le comportement maternel a été observé après que des portées aient été exposées à l'une ou l'autre des conditions de refroidissement suivantes: un groupe appelé cataleptique était exposé au froid jusqu'à ce qu'un coma s'installe; un second groupe était modérément refroidi et un troisième, également manipulé, était laissé à la température normale. Seules les mères des portées modérément refroidies répondirent par des comportements pouvant contribuer à réchauffer leurs petits. Les mères des souriceaux cataleptiques réagirent comme celles des souriceaux du groupe contrôle, en ne manifestant pas d'augmentation des comportements maternels thermogénérateurs. Par contre, elles s'en différenciaient par le fait que, lorsqu'à proximité de leurs petits, elles passaient proportionnellement plus de temps à rétablir le nid qu'à s'étendre sur la portée. De plus, l'alimentation occupait une part plus importante de leur répertoire, comparativement aux mères dont la portée avait été modérément refroidie. Ces résultats sont interprétés à la lumière du modèle d'investissement parental de Trivers.

Abstract

To determine whether maternal behaviour can safeguard against the critical stage of hypothermia at which mice pups die from prolonged exposure to cold, maternal responsiveness was examined under three thermal conditions which induced three different states of hypothermia in mice pups. A cataleptic group was exposed to cold until coma developed, a second group was moderately cooled, and a control group was left at ambient temperature. Only mothers of the moderately cooled pups reacted by directly warming the pups. Mothers of the severely cooled pups behaved much like mothers of the control group by not showing any increase of maternal thermoregulatory behaviour. Their behaviour, however differed from the control group by their spending proportionately more time repairing the nest when in proximity of the pups instead of crouching over them. Moreover, they spent more time eating than the moderately cooled group. These effects on the mothers of the cataleptic pups can be interpreted as contributing to the survival of the pups if they are followed by eventual and more efficient warming of the pups. But, they can serve divergent interests as is implied in Trivers' model of maternal investment.

Introduction

Altricial neonatal mammals are almost completely dependent on their parents for their thermoregulation. Parents supply the basic nourishment necessary for heat production by infants, construct nests which provide insulation for their litter, give warmth either by direct body contact or simply by being in proximity, and select more appropriate ambient temperatures by transporting their offspring to new habitats. Although it is clear that such maternal behaviour aids the thermoregulation of the young (Barnett & Walker, 1975;

Bell & Little, 1978; Bell *et al.*, 1974), the specific conditions which elicit such activities are still unknown (Leon *et al.*, 1978). Whether maternal thermoregulatory activities can be determined by the mother's own sensitivity to ambient temperature changes and/or are under the control of social signals emitted by the pups remains unclear (Leon *et al.*, 1985).

The behavioural repertoire available of heat regulation is very limited in newborns. Their individual thermoregulatory behaviour consists principally in changing posture and huddling

(Alberts, 1978a, b). However, newborn rodents alter their ultrasonic vocalizations as well, in response to cold temperatures during the ectothermic phase of their development (Okon, 1970; Sales & Pye, 1974; Sales & Skinner, 1979). These ultrasounds seem to have a social thermoregulatory function since they are associated with a modification in the thermoregulatory activities of the mother (Bell, 1974; Noirot, 1972; Smith, 1972, 1975; Elwood, 1979; Elwood & Keeling, 1982). Still, even this potential thermoregulatory function of ultrasounds is limited since newborn pups cease to produce such vocalizations during extreme hypothermia, when in fact, their thermoregulatory needs are most extreme (Okon, 1970). Young ectothermic rodents, however, seem to be very well equipped to resist severe hypothermia: they can maintain a state of coma with minimal metabolic activity for a relatively long period without suffering any apparent physiological damage (Adolph, 1951, 1957; Hull, 1973).

This ability to withstand severe hypoxia and trauma, at least temporarily, may surely increase their chances of survival. However, in addition to this ability, a maternal strategy must exist to safeguard against the critical stage of hypothermia at which pups would die from prolonged exposure to cold (Hull, 1973). In this case, the mother's ability to evaluate the thermal needs of her litter could rely on her ability to perceive ambient temperature. On the other hand, if maternal responsiveness is dependent only upon stimulation from her pups, it should cease functioning under conditions of extreme cooling when the newborns are unable to generate the social signals necessary to elicit adequate maternal responsiveness.

The present research was conducted to evaluate these two alternatives by examining maternal responsiveness in mice under three thermal conditions, inducing three different states of hypothermia in pups.

Material and methods

SUBJECTS

Twenty-four Swiss Webster/cF1 primiparous female mice and their litters were selected from a pool of 30. An equal number of litter sizes (varying between 4 and 14 pups) was assigned to each group, each corresponding to a different cooling condition used in the present study. This matching procedure resulted in eight families per group.

MATERIAL

Litters were housed in standard laboratory metal cages (38x25x20 cm) to which clear plexiglas tops were fitted. Bedding material in each

cage included 150 g of wood-shaving and 5 g of cotton wadding. Food and water were always present. Cages were disposed on the floor in a large room serving as a vivarium, so that observations could easily be carried out from above. A black partition separated the observer from the cages to minimize perturbation of the family. Uniform red illumination was provided in the vivarium by four 75 W incandescent bulbs lighted for a 12 h photofraction initiated at 07:00. A standard refrigerator was used to cool the subjects.

PROCEDURE

Three level of cooling were employed in the present study. A cataleptic group was exposed in the refrigerator for 15 min at 0°C. This level of exposure was slightly greater than the minimum required to temporarily slow down or decrease respiration and body movements enough so that they became undetectable by visual observation. Ultrasound emission by the pups was shown to stop at such cooling exposure (Okon, 1970). A moderately cooled group was placed on a table for 7 min at an ambient temperature of 23°C and then exposed for 8 min at 0°C. A control group was also removed from the vivarium, but stayed for 15 min at ambient temperature. All three treatments were rigorously identical except for the cooling variable.

In order to reduce undue handling of the pups and the introduction of alien odors, the procedure followed five steps. (1) The whole cage containing a complete family was transported with care to an adjacent room. (2) The mother was gently removed by hand from the cage and placed in a clean container. (3) The undisturbed litter was taken to a third room where the entire cage, with the litter, was treated according to its corresponding cooling treatment. (4) The cage containing the pups was returned to the vivarium and (5) the mother replaced immediately with her pups. This procedure was repeated daily for each family, from day 2 to day 4 post-partum. Half of the families of each group were observed in the morning and half in the afternoon. The order in which the treatments were applied to the three groups was counterbalanced over the three days of experimentation.

BEHAVIOURAL OBSERVATIONS

Since maternal proximity alone can provide the pups with considerable amounts of warmth (Hahn *et al.*, 1961) and since crouching has an evident role in that matter, these two behaviours were selected as the primary indications of maternal thermoregulatory responsiveness. Continuous observations during three 15-min observational periods of the total time the mother spent

within 5 cm from her pups and/or in a nursing posture, provided direct measures of proximity and crouching. Additional observations were also obtained concerning specific patterns of maternal activity and other behaviours of the dam which may have occurred either at proximity, or during crouching conditions, or otherwise. The beginning and end of several behavioural activities were noted on audio cassette to be later decoded using ethographes. The following units of maternal behaviour were considered relevant:

Retrieving. The dam picked a young with her mouth and brought it toward or into the nest.

Nest-building. The dam showed one or more of the following forms of behaviour: bringing material into the nest, nibbling material, assembling the material (pushing with the snout or scratching).

Licking the pups. The dam licked the body of one of her pups.

Huddling. The dam covered the babies with her body and did not show any other activity.

Self-grooming. The dam rubbed or scratched herself with her paws, or licked parts of her body.

Exploration. The dam raised herself on two or three of her legs, sniffed around while immobile or while walking or even while climbing the sides or top of the cage.

Resting. The dam rested quietly outside the nest.

Consummation. The dam ate or drank.

Other behaviours. This category included all behaviours not already enumerated, for example, defecating, marking, scratching the cage, running.

Results

One-way analyses of variance were applied to the cumulative total durations of each behaviour over the three successive days of observation, and planned comparisons between pairs of groups were carried out using *t*-tests. Durations of maternal behaviour seemed a better index for heat transmission between the mother and her pups than did frequencies of the same behaviour and were thus used.

Mean duration of maternal behaviour for the three groups are presented in Figure 1. ANOVAs indicate significant differences in durations between groups with respect to periods of proximity ($F = 4.45$, $df = 2/21$, $P = 0.02$), crouching ($F = 3.97$, $df = 2/21$, $P = 0.03$) and nest-building ($F = 4.92$, $df = 2/21$, $P = 0.02$), but not for other behavioural categories. It was found that only mothers of the control group spent some time

quietly outside the nest. The three behavioural categories for which overall differences between the groups were found to be statistically significant were further analysed in order to localize these differences between the three groups. Pair-comparisons, using *t*-tests, indicated that the differences between the cataleptic and control groups suggested in Figure 1 were not significant (max $t = 0.83$, $df = 14$, $P = 0.416$), but that the mothers of the moderately cooled group had spent more time in proximity, crouching and nest-building than mothers of the control and cataleptic groups (min $t = 2.21$, $df = 14$, $P = 0.038$).

At a first glance, these results support the hypothesis of a maternal response to the thermal needs of moderately cooled pups but not to cataleptic ones. Mothers of the cataleptic pups seem to have behaved in the same way as the mothers of the control group. As compared to mothers

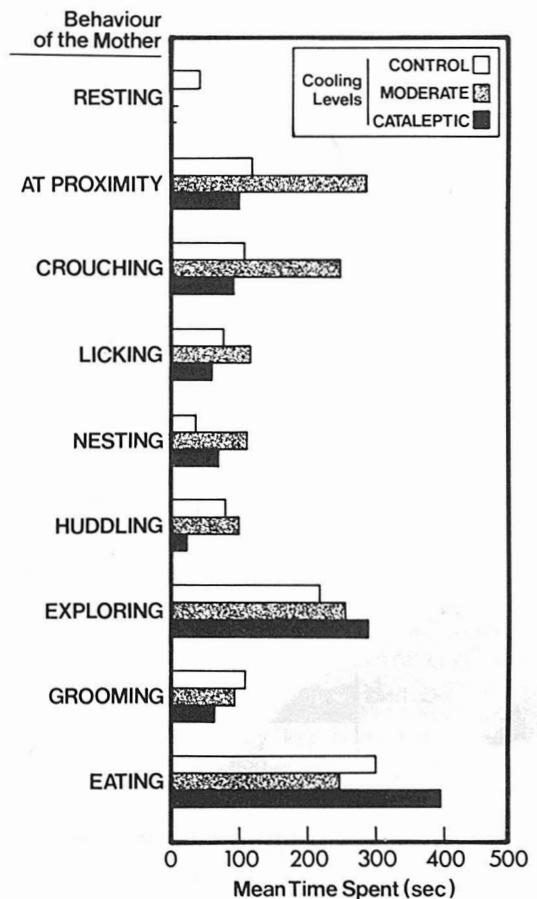


Figure 1. Mean duration of behaviours initiated by the mothers after being replaced with their pups in their home cage.

exposed to moderately cooled pups, mothers of the cataleptic group did not show any evident increase in maternal thermoregulatory behaviour. However, their behaviour was not strictly the same as that of the other two groups. Mothers of the cataleptic group spent proportionately more time repairing and building the nest, when at proximity, than any of the two other groups. This is supported by analyses bearing on the ratios between the duration of the four thermoregulatory behaviours and the duration of proximity.

As suggested by Figure 2, mothers exposed to pups that were severely cooled spent proportionately more time ($t = 3.80$, $df = 14$, $P = 0.002$) than did the control group in repairing and building the nest when they were at proximity. Although the difference between the moderately cooled group and the cataleptic one does not reach significance when submitted to a regular t -test ($t = 1.01$, $df = 14$, $P = 0.3$), an overall polynomial test reveals a significant linear trend across the three cooling levels for the proportion of time spent nest-building when at proximity ($F = 11.05$, $df = 1/2$, $P = 0.003$). In the case of crouching, the relation with cooling levels was found to be mildly curvilinear ($F = 3.75$, $df = 1/2$, $P = 0.066$), confirming previously mentioned results obtained for absolute durations. As Figure 2 suggests, when at proximity, mothers of cataleptic pups increased their nest-building activity. But, since they did not spend much time at proximity, this level of nest-building was evidently insufficient to warm the pups. In fact, it was found that mothers of the cataleptic group spent more time eating when compared with mothers of the moderately cooled group ($t = 2.26$, $df = 14$, $P = 0.04$), but not when

compared with those of the control group ($t = 1.43$, $df = 14$, $P = 0.174$). Since eating and nest-building are individual thermoregulatory responses to cold, these results suggest that mothers of the cataleptic pups were more occupied with regulating their own body temperature than with taking care of the thermal needs of their pups.

Discussion

These results can be summarized as follows: only mothers of the moderately cooled pups reacted by increasing their proximity to the young and crouching, that is, by directly transferring heat to their pups. Contrary to this, mothers of the severely cooled pups behaved much like mothers of the control group; they did not show any increase of maternal thermoregulatory behaviour. But, their behaviour was not strictly similar to that of the control group.

First, when in proximity to the nest, they spent proportionately more time repairing the nest than directly transferring heat to their pups. Second, they spent more time eating than the moderately cooled group. Since it is known that extreme cooling stops the emission of ultrasound because of the cataleptic state induced (Okon, 1970) and that our control group was not cooled at all, the level of crouching showed by the mothers of the moderately cooled pups was probably determined by the ultrasounds emitted by the pups. Although it was clear that the mothers did not respond to the severely cooled pups, it is not possible to infer that the pups' comatose state has no biological value.

The present results also suggest that the mother's own sensitivity to changes of ambient temperature influences her thermoregulatory activities. It is well documented that small rodents show high sensitivity to temperature changes (Leon *et al.*, 1978, 1985) and that cold increases nest-building and eating activities in mice (Barnett, 1973, 1975). Our data confirm this effect on mothers, even in the presence of pups. It reflects itself in our results by the fact that, even though the pups of the cataleptic group could not emit ultrasounds, the mothers of this group spent proportionately more time nest-building when in proximity than the control group did, and also, that total time spent feeding was highest in the case of extreme cooling.

Adult sensitivity to low temperatures has always been studied independently of solicitation by offspring (via ultrasonic cries, for example), so the relations between these two thermoregulatory mechanisms are not clear. They can both be considered as contributing to the survival of the pups,

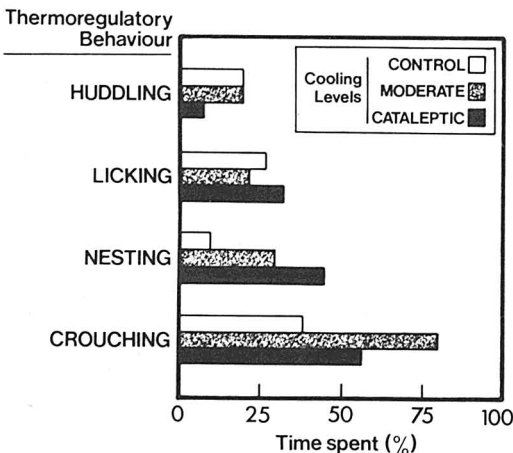


Figure 2. Percentage of time spent by the mothers in different thermoregulatory activities when they were in proximity of their pups.

or acting in opposition, serving divergent interests as is implied in sociobiological models of maternal investments (Trivers, 1974). The first possibility would entail that both ultrasounds emitted by the pups and the personal sensitivity of the mother to cold would eventually lead to thermoregulatory activities which would warm the pups. It can be argued that repairing the nest and, *a fortiori*, eating, when the pups are cataleptic, are not immediately adaptive reactions since the former isolates the pups thermally and keeps them cold for a longer period of time and the latter ignores them. But, it is nevertheless highly improbable that these activities be not followed by the mother entering the nest and warming the pups more efficiently. So, repairing the nest and eating, can also be considered adaptive for the pups, if the impairment caused by cold is not so severe as to be irremediable and if it is followed by eventual warming of the pups. The non-damageable comatose state observed at the neonatal period in rodents makes such an interpretation plausible. For this reason, it would be more appropriate in further research to monitor the mothers for longer periods of time than the present research did.

In addition, more realistic studies should give the same cooling treatment to both the mother and her pups; it is highly unnatural that the mother and her pups be simultaneously subjected to such divergent temperature conditions as the ones created in laboratory conditions.

Processes of this sort predicted by Triver's model can be applied to the data on maternal thermoregulation in mice. Figure 3 represents the changes in maternal thermoregulatory activity as a function of decreased temperature and ultrasounds produced by the pups. It is postulated that, at moderately cold temperatures (Phase I), pups produce a small quantity of ultrasounds inciting their mother to compromise in their favour and satisfy their thermal needs by crouching and huddling, instead of taking care of her own thermal needs by eating or nest-building. In this phase, it is clearly in the interest of both the mother and her litter that she invests in them.

It is recognized that this type of mother-infant interaction might even be more beneficial to the pups than at a thermoneutral level where the mother has less interactions with her litter. For example, many studies show that infantile stimulation such as moderate cooling or handling applied to the pups reduces emotional reactivity and increases exploratory behaviour of these individuals in the future (Archer, 1973; Russel, 1971). In addition, Barnett (1975) has reported a higher level of reproduction of adult mice that have been exposed to low temperatures during their neonatal period.

Referring again to Figure 3, it is shown that, as cold increases, pups intensify their ultrasonic vocalizations to a point where a conflict develops between the interests of the mother and those of her litter (Phase II). At this point, maternal thermoregulatory activities begin to decrease and are gradually replaced by personal ones, such as eating and nest-building. The existence of such a conflicting stage is supported by the fact that a high level of ultrasound vocalizations seems to overactive the mother to such a point that she shows unco-ordinated behaviour (Bell, 1974; Bell *et al.*, 1974). In the same vein, Smith (1975) has reported that species of rodents in which the pups produce high levels of ultrasonic vocalizations are more susceptible to be killed by their mother. Many studies suggest that the basic requirements of the mother can profoundly modulate her own activity (Brewster & Leon, 1980; Leon & Woodside, 1983). Finally, at very low body temperature (Phase III), the emission of ultrasounds stops due to the comatose state and, as our results show, the mother does not give any maternal care. On the contrary, personal thermoregulatory activities such as nest-building and eating will probably occupy more time. In this third phase, it is postulated that it is in the interests of both the mother's and litter's genetical line that the parent invest in future siblings.

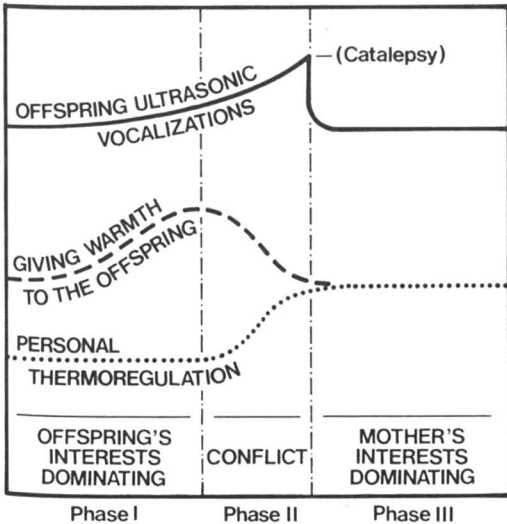


Figure 3. Hypothesized changes in maternal thermoregulatory activities as a function of decreasing temperature and ultrasonic vocalizations produced by the pups.

Acknowledgments

This research was supported in part by grants from the NSERC (Canada), DGES (Québec) and UQAM (PAFACC). The authors would like to thank François Labelle for the drawings and Christiane Poulin for her help in the conduct of this research.

References

- ADOLPH, E. F., 1951. Responses to hypothermia in several species of infant mammals. — *Am. J. Physiol.*, 166: 75-91.
- ADOLPH, E. F., 1957. Ontogeny of physiological regulations in the rat. — *Q. Rev. Biol.*, 32: 89-137.
- ALBERTS, J. R., 1978a. Huddling by rat pups: multi-sensory control of contact behavior. — *J. comp. physiol. Psychol.*, 92: 220-230.
- ALBERTS, J. R., 1978b. Huddling in rat pups: group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. — *J. comp. physiol. Psychol.*, 92: 231-245.
- ARCHER, J., 1973. Tests for emotionality in rats and mice: a review. — *Anim. Behav.*, 21: 205-235.
- BARNETT, S. A., 1973. Maternal processes in the cold adaptation of mice. — *Biol. Rev.*, 48: 477-500.
- BARNETT, S. A., 1975. The rat: a study in behavior. — University of Chicago Press, Chicago, 318 p.
- BARNETT, S. A. & E. Z. WALKER, 1975. Early stimulation, parental behavior, and temperature of infant mice. — *Devl. Psychobiol.*, 7: 563-577.
- BELL, R. W., 1974. Ultrasound in small rodents, arousal produced and arousal producing. — *Devl. Psychobiol.*, 7: 39-42.
- BELL, R. W. & J. LITTLE, 1978. Effects of differential early experience upon parental behavior in *Mus musculus*. — *Devl. Psychobiol.*, 11: 199-203.
- BELL, R. W., W. NITSCHKE, J. N. BELL & T. A. ZACHMAN, 1974. Early experience, ultrasonic vocalizations and maternal responsiveness in rats. — *Devl. Psychobiol.*, 7: 235-242.
- BREWSTER, J. A. & M. LEON, 1980. Relocation of the site of mother-young contact: maternal transport behavior in Norway rats. — *J. comp. physiol. Psychol.*, 94: 69-79.
- ELWOOD, R. W., 1979. Ultrasounds on maternal behavior in the Mongolian gerbil. — *Devl. Psychobiol.*, 12: 281-284.
- ELWOOD, R. W. & F. KEELING, 1982. Temporal organization of ultrasonic vocalizations in infant mice. — *Devl. Psychobiol.*, 15: 221-227.
- HAHN, P., O. KOLDOVSKY, J. KRECEK, J. MARTINEK & Z. VACEK, 1961. Endocrine and metabolic aspects of the development of homeothermy in the rat. — Pages 131-155 in G. E. W. Wolstenholme & M. O'Connor (eds.). Somatic stability in the newly born. Ciba Foundation Symposium, 232 p.
- HAMILTON, W. D., 1964. The genetical evolution of social behavior. — *J. theor. Biol.*, 7: 1-52.
- HULL, L. H., 1973. Thermoregulation in young mammals. — Pages 167-200 in G. C. Whitrow (ed.). Comparative Physiology of thermoregulation. Academic Press, New York, 278 p.
- LEON, M. & B. WOODSIDE, 1983. Energetic limits on reproduction: maternal food intake. — *Physiol. Behav.*, 30: 945-957.
- LEON, M., L. ADELS & R. COOPERSMITH, 1985. Thermal limitation of mother-young contact in Norway rats. — *Devl. Psychobiol.*, 18: 85-105.
- LEON, M., P. G. CROSKERRY & G. SMITH, 1978. Thermal control of mother-young contact in rats. — *Physiol. Behav.*, 21: 793-811.
- NOIROT, E., 1972. Ultrasounds and maternal behavior in small rodents. — *Devl. Psychobiol.*, 5: 371-387.
- OKON, E. E., 1970. The effects of environmental temperature on the production of ultrasounds in non-handled albino mouse pups. — *J. Zool.*, 162: 71-83.
- RUSSELL, P. A., 1971. Infantile stimulation in rodents: a consideration of possible mechanisms. — *Psychol. Bull.*, 75: 192-202.
- SALES, G. D. & D. PYE, 1974. Ultrasonic communication by animals. — Chapman and Hall, London, 281 p.
- SALES, G. D. & N. C. SKINNER, 1979. The effect of ambient temperature on body temperature and ultrasonic behaviour in litters of albino laboratory mice deprived of their mothers. — *J. Zool. (London)*, 187: 265-281.
- SMITH, J. C., 1972. Sound production by infant *Peromyscus maniculatus*. — *J. Zool. (London)*, 168: 369-379.
- SMITH, J. C., 1975. Sound communication in rodents. — Symposium Zoological Society of London, 37: 317-330.
- TRIVERS, R. L., 1974. Parent-offspring conflict. — *Am. Zool.*, 14: 249-264.

ÉTUDE COMPARATIVE DES TECHNIQUES DE QUÊTE ALIMENTAIRE DE QUATRE ESPÈCES D'OISEAUX LIMICOLES

G. MICHAUD et J. FERRON

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

Résumé

Les techniques de quête alimentaire de quatre espèces d'oiseaux limicoles, le pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), le pluvier semipalmé (*Charadrius semipalmatus*), le petit chevalier (*Tringa flavipes*) et le bécasseau semipalmé (*Calidris pusilla*) ont été étudiées sur un site d'alimentation lors de la migration vers le sud. Nous avons analysé et comparé les divers comportements impliqués, notamment les déplacements, les pauses et les picorements. Nous avons étudié les séquences comportementales reliées à la quête alimentaire pour chaque espèce. Les résultats ont été interprétés en fonction de la morphologie, de l'approche sensorielle (visuelle, tactile ou mixte), du microhabitat et du type de proie. Les pluviers utilisent une même technique de base; mais il y a des différences dans l'organisation des comportements liés à la quête alimentaire. Elles seraient attribuables à des différences morphométriques et à la dispersion des proies de chacune de ces espèces. Le bécasseau semipalmé et le petit chevalier ont des techniques de quête qui leur sont propres. Ils semblent prospecter leur milieu de façon continue, mais le bécasseau procéderait principalement de façon tactile, à l'aide du bec, alors que le chevalier aurait une approche surtout visuelle. Ces hypothèses sont conformes aux connaissances acquises chez d'autres oiseaux limicoles.

Abstract

Foraging techniques of four shorebird species, the black-bellied plover (*Pluvialis squatarola*), the semipalmated plover (*Charadrius semipalmatus*), the lesser yellowlegs (*Tringa flavipes*), and the semipalmated sandpiper (*Calidris pusilla*) were studied on the same feeding mudflat during the southern migration. The different behaviour patterns used by each of these species during foraging, notably pauses, moves and pecking, were studied quantitatively and compared. Foraging sequences were described for each species. The results were analysed with respect to: (1) bird morphology, (2) way of locating prey, (3) microhabitat, and (4) type of prey eaten. It appears that plovers use the same basic foraging technique but show some differences in the organization of the behaviour patterns related to this activity. These differences can be related to their respective morphology and to prey distribution. The semipalmated sandpiper and the lesser yellowlegs each have a different foraging technique. They both search continuously for prey; the lesser yellowlegs by watching and the semipalmated sandpiper by probing with its bill. This study is completed by a comparison with existing data on other related species.

Introduction

Il y a peu de travaux consacrés à l'étude quantitative des techniques de quête alimentaire des oiseaux limicoles. Nous entendons ici par technique de quête l'ensemble des actions faites pour s'alimenter. On retrouve couramment dans la littérature des descriptions qualitatives de ces techniques (v.g. Dewar, 1909; Burton, 1972; Vielliard, 1973; Evans, 1975; Strauch & Abele, 1979). Certains auteurs ont abordé le sujet partiellement en ne quantifiant que les seules activités de recherche et de préhension des proies à l'aide du bec, comme le forage, le picorement ou la

fouille (v.g. Holmes, 1966; Burton, 1972, 1974; Ashmole, 1970; Prater, 1972). D'autres ont cependant réalisé des études quantitatives et comparatives plus exhaustives en considérant l'ensemble des activités se rattachant aux techniques de quête alimentaire, analysant notamment les comportements suivants: les pauses, les déplacements et les différentes actions de recherche et de capture à l'aide du bec (Baker, 1973a, b, 1974; Pienkowski, 1983a; Paquin, 1984).

Notre étude porte sur quatre espèces d'oiseaux limicoles observées sur un même site d'alimentation lors de leur migration vers le sud. Il s'agit,

dans l'ordre décroissant de taille et de poids (selon Cramp & Simmons, 1983), du pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), du petit chevalier (*Tringa flavipes*), du pluvier semipalmé (*Charadrius semipalmatus*) et du bécasseau semipalmé (*Calidris pusilla*). Les objectifs poursuivis sont : (1) de décrire quantitativement les techniques de quête alimentaire des quatre espèces, (2) d'analyser et de comparer les principales activités communes aux quatre espèces (les pauses, les déplacements et les picorements) et (3) de discuter les résultats à la lumière de facteurs intrinsèques et extrinsèques aux quatre espèces étudiées. Ces facteurs sont la morphologie des oiseaux concernés, leur approche sensorielle (visuelle, tactile ou mixte), leur microhabitat et le type de proie qu'elles recherchent principalement.

Méthodes et site d'étude

OBSERVATIONS

Ce travail a été réalisé durant les mois d'août et septembre 1982 à environ 10 km à l'ouest du village de l'Isle-Verte (69°26' O.; 48°00' N.) sur la rive sud de l'estuaire du Saint-Laurent. Le secteur se caractérise par la présence d'un vaste marécage intertidal et d'estrans dénudés. L'aire d'étude s'étend sur environ 2 km de littoral, la rivière des Vases marquant sa limite est. L'analyse granulométrique de la partie dénudée du médio-littoral montre que 80% de la superficie est constituée de sables vaseux, soit des particules plus petites que 2,0 mm (Michaud, 1984).

Les oiseaux ont été étudiés alors qu'ils s'alimentaient sur la zone vaseuse exondée. Les pluviers et le chevalier ont été suivis d'une distance de 100 à 200 m à l'aide d'une lunette d'approche munie d'un objectif Zoom 20X à 45X. Tous les comportements observés ont été consignés sur bande magnétique à l'aide d'un magnétophone portatif. Nous avons évité d'observer plusieurs fois un même individu en limitant le nombre de séquences prises sur un groupe d'oiseaux, en

étalant nos observations sur plusieurs séances et en nous déplaçant dans différents secteurs de l'aire d'étude. Les périodes d'observation ont eu lieu à toute heure durant la période de clarté diurne, en s'abstenant les jours de pluie ou les jours très venteux. Une séquence prenait fin avec la disparition du sujet (envol, éloignement, etc.) ou selon la capacité de l'observateur à maintenir une description complète des activités.

La lecture et la transcription des données enregistrées ont permis de dénombrer et de placer en ordre successif d'apparition les différentes activités. La durée de chaque comportement a été mesurée avec un chronomètre électronique précis à 0,01 s; les valeurs ont été arrondies à 0,1 s.

À cause de son rythme d'activité rapide, le bécasseau a été étudié sur film. Nous avons tourné 20 films Kodachrome ASA 40 à 18 IPS à l'aide d'une caméra Super-8. Nous avons analysé 40 séquences à l'aide d'un projecteur modifié pour réduire la vitesse de déroulement du film et muni d'un compteur d'images. Les principales données concernant l'échantillon des séquences sont présentées au tableau I. Les huit types d'activité répertoriés dans les séquences sont présentées au tableau II et dans chaque cas nous indiquons quelles espèces exécutent le comportement en question.

ANALYSES STATISTIQUES

Les fréquences des bouts de pas (nombre de pas successifs) et de durée des pauses ont été analysées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, suivi d'un test de comparaisons multiples de Student-Newman-Keuls par rang appliqué à des échantillons d'effectifs inégaux (Scherrer, 1984).

L'organisation séquentielle des différentes activités comportementales a été étudiée à l'aide de matrices de transitions (Slater, 1973; Lehner, 1979). Les valeurs de la diagonale des matrices ont été omises afin de faire ressortir les transitions entre les différentes activités comportementales. La matrice des valeurs attendues a été calculée

TABLEAU I

Données d'échantillonnage sur les séquences de comportement alimentaire

Espèce	Nombre de séquences	Durée totale (min:s)	Durée moyenne (min:s)	Durée minimum (min:s)	Durée maximum (min:s)
<i>P. squatarola</i>	40	275:32	7:04	0:32	12:35
<i>C. semipalmatus</i>	39	293:24	7:31	2:13	13:15
<i>T. flavipes</i>	42	291:26	6:56	1:07	13:22
<i>C. pusilla</i>	40	66:36	1:40	0:10	3:21

TABLEAU II

Activité de quatre espèces d'oiseaux limicoles observées sur un site d'alimentation

Activité	Description	Espèce
Pas	Enjambée	Toutes
Picorement	Coup de bec dirigé à la surface du substrat mais sans pénétration	Toutes
Pas-picorement	L'oiseau se déplace tout en picorant. Correspond au « <i>stitching</i> » décrit par Burton (1972)	<i>C. pusilla</i>
Forage	Le bec est enfoncé dans le substrat et peut être déplacé verticalement de façon répétée	<i>C. pusilla</i>
Fouille	Le bec est déplacé d'un côté à l'autre dans le substrat (sédiment très mou ou eau)	<i>C. pusilla</i> et <i>T. flavipes</i>
Manipulation	Préhension, transport et ingestion d'une proie	Toutes
Pause	Arrêt de courte durée entre deux activités	Toutes
Toilettage	Activités reliées au nettoyage du corps	Toutes

selon la méthode de Lemon & Chatfield (1971) qui tient compte de l'absence des valeurs de la diagonale. Pour chacune des cellules nous avons calculé une valeur transformée qui, comparée à un χ^2 de 1 d.l. à $P < 0,05$, nous permet de déterminer les transitions significatives parmi les activités comportementales (Ferron & Lefebvre, 1982).

Résultats

BUDGETS DE TEMPS

La répartition des activités comportementales lors de la quête alimentaire a été compilée en terme de fréquence et de durée pour chacune des espèces (fig. 1). Elle est fort semblable pour les deux espèces de pluviers bien que des différences significatives existent, en ce qui a trait à la fréquence d'apparition de chaque type d'activité ($\chi^2 = 698,0$, d.l. = 3, $P < 0,005$) et à la proportion de temps consacrée à chacune de ces activités ($\chi^2 = 1048,0$, d.l. = 4, $P < 0,005$). Le bécasseau et le chevalier ne peuvent pas être comparés de la même façon, certaines activités comportementales étant spécifiques à l'une ou l'autre de ces espèces.

Les pluviers se distinguent par une forte proportion de temps consacrée aux pauses (environ 75%). Chez le bécasseau, c'est l'action de picorer en se déplaçant (pas-picorement) qui est la plus importante aussi bien en terme de fréquence que de durée. Si on combine ensemble toutes les activités impliquant la recherche de proies à l'aide du bec (picorement, pas-picorement, fouille et

forage), on constate que le bécasseau consacre 63,5% de son temps à ces activités, ce qui le singularise par rapport aux autres espèces. Notons toutefois que le comportement de fouiller avec le bec est plus fréquent chez le chevalier que chez le bécasseau; ce comportement est inexistant chez le pluvier argenté et le pluvier semipalmé.

Le bécasseau consacre 71% de son temps à des déplacements (pas et pas-picorement) ce qui est deux fois plus élevé que chez le chevalier et près de cinq fois plus élevé que chez les pluviers. Si l'on considère d'autre part les déplacements en terme de fréquence d'apparition, on note des écarts beaucoup moins importants entre les quatre espèces. Si l'on divise la fréquence des pas par leur durée, on obtient le rythme de déplacement moyen pour chaque espèce (tableau III). Il en ressort que les pluviers se déplacent deux fois plus vite que les deux autres espèces.

Seul le pluvier argenté consacre une part importante de son budget à la manipulation des proies. Le toilettage, qui n'a pas de lien direct avec la quête alimentaire, n'est réellement important que chez le chevalier.

De cette analyse générale, il ressort que trois activités, les pas, les pauses et les picorements, sont communes aux quatre espèces dans leur technique de quête alimentaire. C'est pourquoi nous les analyserons plus en détail.

ÉTUDE DES DÉPLACEMENTS

Afin d'obtenir un indice des distances parcourues par chaque espèce entre les autres comportements reliés à la quête alimentaire, nous

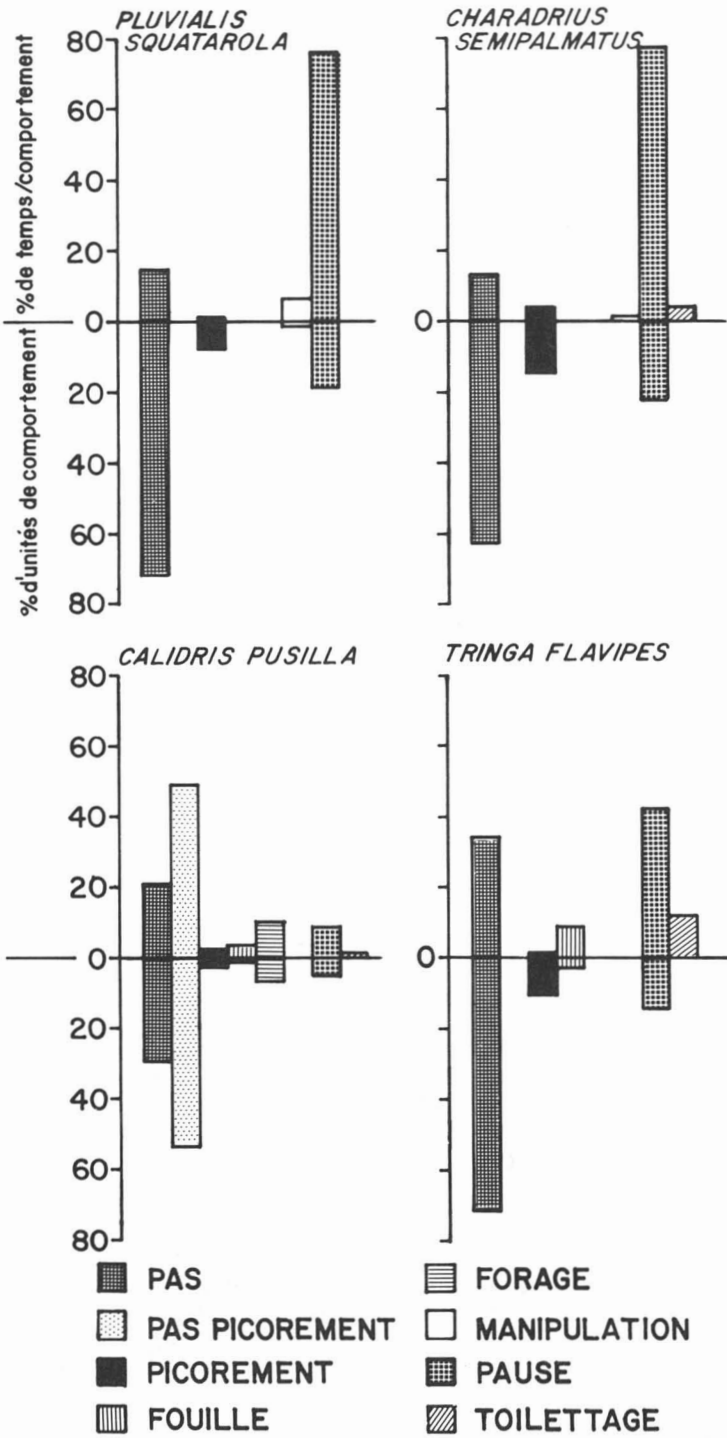


Figure 1. Budget de temps et importance numérique relative des comportements observés chez les quatre espèces d'oiseaux limicoles. Les valeurs n (pour la durée totale des observations en secondes) et n' (pour le nombre total d'unités de comportement) sont pour *P. squatarola*: $n = 16\ 532$ et $n' = 21\ 102$; pour *C. semipalmatus*: $n = 17\ 604$ et $n' = 29\ 380$; pour *C. pusilla*: $n = 3\ 996$ et $n' = 9\ 845$; pour *T. flavipes*: $n = 17\ 486$ et $n' = 26\ 586$.

TABLEAU III

Rythme moyen des déplacements chez les quatre espèces d'oiseaux limicoles

Espèce	Nombre total de pas	Durée cumulée des déplacements (s)	Rythme des déplacements (nombre moyen de pas/s)
<i>P. squatarola</i>	15 265	2 446	6
<i>C. semipalmatus</i>	18 587	2 376	8
<i>T. flavipes</i>	19 220	5 836	3
<i>C. pusilla</i>	8 210*	2 636	3

* L'analyse tient compte des activités de pas et de pas-picorement chez *C. pusilla*.

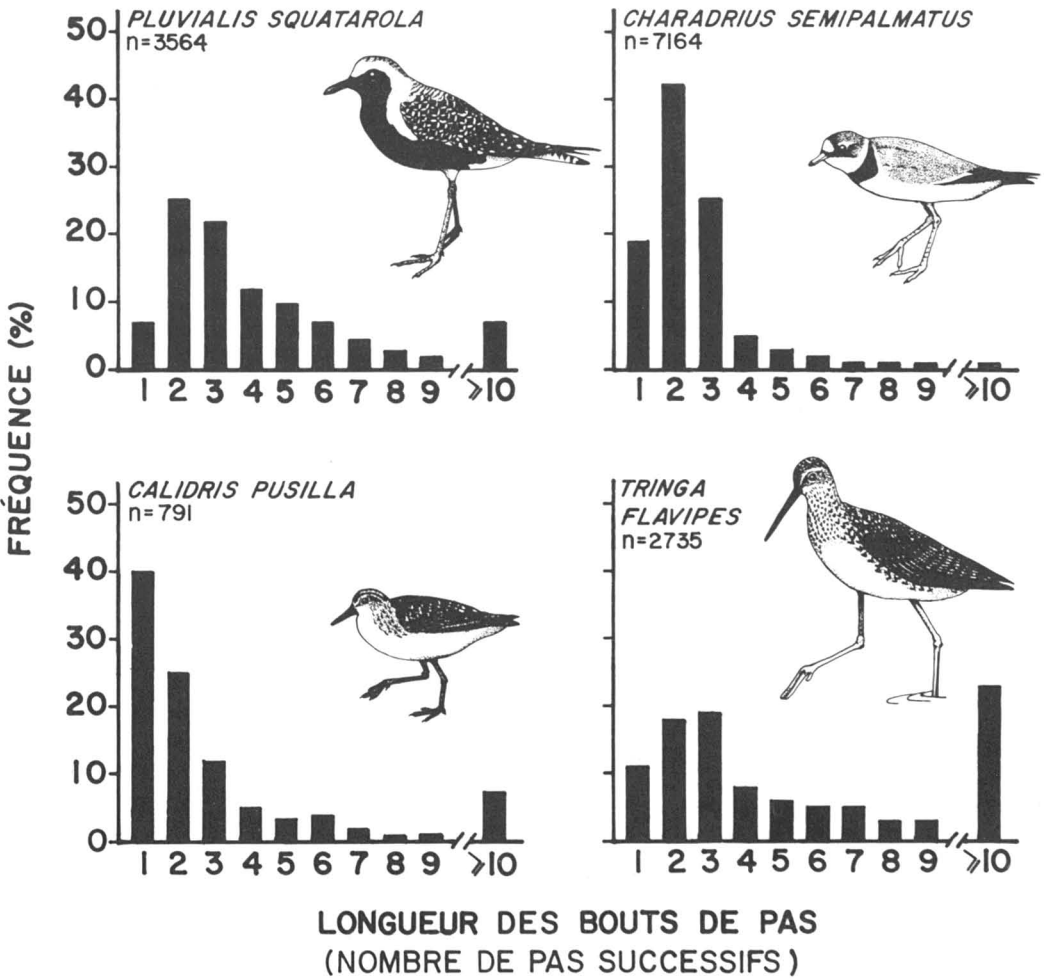


Figure 2. Distribution de fréquence des bouts de pas chez les quatre espèces d'oiseaux limicoles (n = nombre de bouts). L'analyse ne comprend pas l'activité pas-picorement chez *C. pusilla*, mais seulement l'activité pas (voir le tableau II).

avons analysé la distribution du nombre de pas successifs (bouts de pas) propre à chacune d'elle (fig. 2). Ces résultats doivent cependant être nuancés en tenant compte de la longueur moyenne des tarsi (tableau V).

Un test de Kruskal-Wallis appliqué aux données montre qu'il y a hétérogénéité entre les espèces ($H_{COR} = 988,6$; $\chi^2_{0,05}(3) = 7,82$). De plus, les moyennes des rangs comparées deux à deux sont toutes significativement différentes entre elles à $P < 0,05$. Les espèces diffèrent donc toutes entre elles de façon significative.

L'analyse des distributions de fréquence (fig. 2) révèle que les bouts d'un, deux et trois pas représentent 86% des bouts chez le pluvier semipalmé, contre 77% chez le bécasseau semipalmé, 54% chez le pluvier argenté et 48% chez le petit chevalier. Malgré que le bécasseau soit l'espèce qui effectue le plus fréquemment un seul pas, le nombre moyen de pas, c'est-à-dire le nombre de pas divisé par le nombre de bouts ($\bar{x} = 3,7$ pas par bout) réalisé par cette espèce, est supérieur à celui du pluvier semipalmé ($\bar{x} = 2,6$ pas par bout). Les longueurs des tarsi des deux espèces étant semblables (tableau V), on peut supposer que le bécasseau effectue réellement des déplacements moyens plus long que le pluvier. Rappelons toutefois que cette analyse ne tient pas compte de l'activité de pas-picorement du bécasseau, mais seulement de l'activité de pas.

C'est le chevalier qui réalise les déplacements moyens les plus longs ($\bar{x} = 7,0$ pas/bout), alors que 58% des bouts comptent plus de trois pas. Enfin, le pluvier argenté effectue des déplacements moyens de 4,3 pas par bout et ceux-ci sont plus longs que ceux du bécasseau et du pluvier semipalmé, mais plus courts que ceux du petit chevalier. Notons que Baker (1974) a observé dans son étude sur le pluvier argenté, une distribution similaire à celle que nous avons obtenue pour cette espèce.

De façon générale, le pluvier argenté et le chevalier montrent une même tendance à des déplacements plus longs durant la quête alimentaire, alors que le pluvier semipalmé et le bécasseau ont une propension à des déplacements plus courts.

ÉTUDE DES PICOREMENTS

L'analyse du rythme de picorement indique que le bécasseau maintient un rythme nettement supérieur à celui des autres espèces avec une moyenne de 85 picorements/minute (tableau IV). Le pluvier argenté présente un rythme deux fois moins élevé que le pluvier semipalmé mais comparable à celui du chevalier.

ÉTUDE DES PAUSES

Nous avons déjà constaté l'importance des pauses chez les pluviers, autant par leur fréquence que par la proportion du budget de temps qui y est consacrée. L'analyse des distributions de fréquence des durées de pause illustre une tendance chez les deux espèces de pluvier à effectuer des pauses plus longues que chez les deux autres espèces (fig. 3).

Un test de rang de Kruskal-Wallis révèle une forte hétérogénéité des échantillons ($H_{COR} = 2078,6$; $\chi^2_{0,05}(3) = 7,82$) alors que les moyennes des rangs comparées deux à deux sont toutes significativement différentes ($P < 0,05$). Les durées des pauses observées chez les quatre espèces diffèrent donc les unes des autres.

La bimodalité de la distribution chez le bécasseau est également à noter. Bien que nous ne puissions pas en établir avec certitude la cause, elle pourrait s'expliquer par un clivage comportemental entre sujets juvéniles et adultes, entre mâles et femelles, ou encore entre le succès et l'échec suite à une tentative de capture; nos résultats ne nous permettent pas de trancher en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

TABLEAU IV

Rythme moyen de picorement chez les quatre espèces d'oiseaux limicoles

Espèce	Nombre total de picorements	Durée cumulée des séquences (min)	Rythme de picorement (nombre pic./min)
<i>P. squatarola</i>	1 781	275	7
<i>C. semipalmatus</i>	4 155	293	14
<i>T. flavipes</i>	5 264	291	9
<i>C. pusilla</i>	2 685*	66	85

* L'analyse tient compte des activités de picorement et de pas-picorement chez *C. pusilla*.

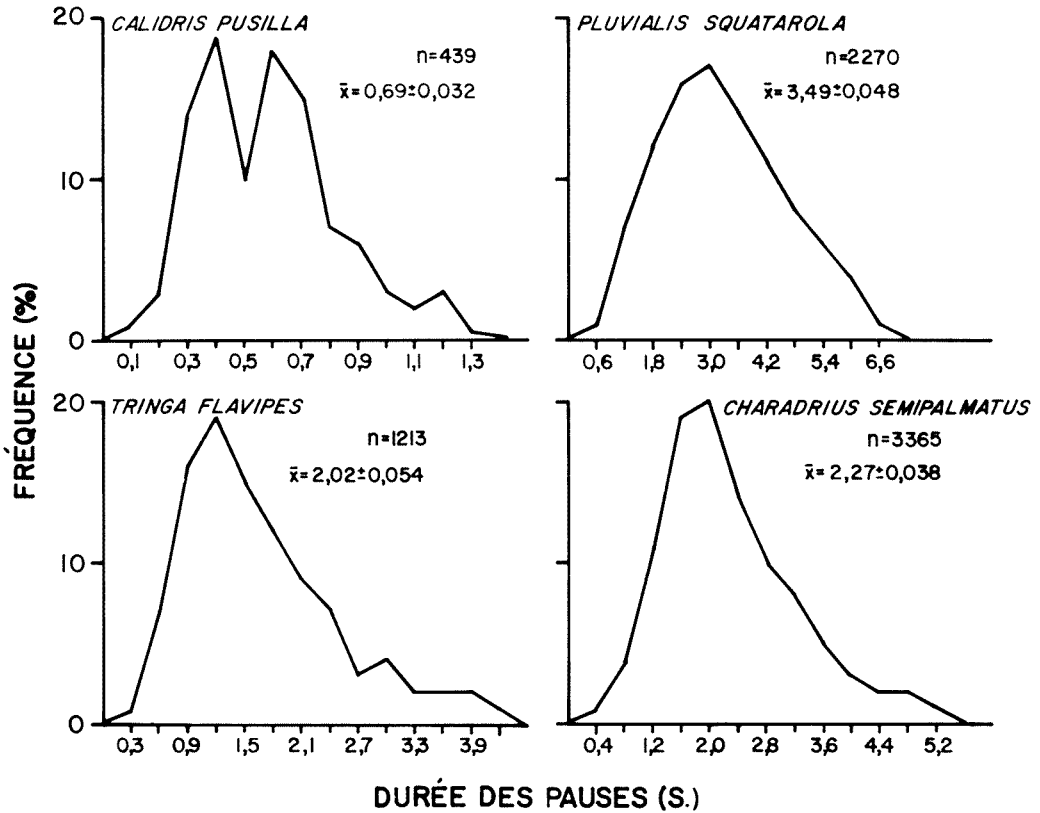


Figure 3. Distribution de fréquence des durées de pause chez les quatre espèces d'oiseaux limicoles (n = nombre de pauses, $\bar{x} \pm$ erreur-type).

SÉQUENCES COMPORTEMENTALES

Afin de mieux comprendre les techniques de quête alimentaire, nous avons étudié l'organisation des séquences comportementales chez chacune des quatre espèces. La figure 4 illustre les transitions comportementales significativement positives ($P < 0,05$), obtenues à partir d'une analyse statistique par χ^2 des matrices de transition.

L'organisation des activités chez les deux espèces de pluvier est semblable, et correspond aux descriptions qualitatives rapportées pour les Charadriinae (soit les pluviers et les gravelots) dans la littérature (Cramp & Simmons, 1983). On observe que le pluvier argenté se déplace (pas), effectue une pause, puis se déplace de nouveau ou picore. Les picorements aboutissant à une capture sont suivis d'une manipulation de la proie (le plus souvent d'un polychète de grande taille). L'oiseau peut alors se déplacer avec la proie à la recherche d'un point d'eau où la proie sera lavée avant d'être ingérée. Enfin l'oiseau se déplace à nouveau, le plus souvent vers un autre point d'observation en quête d'une nouvelle proie.

Le pluvier semipalmé présente une organisation de ses activités semblable à celle du pluvier argenté, sauf que les picorements sont précédés d'un déplacement plutôt que d'une pause. En fait, les deux types de séquence existent chez les deux espèces mais, en raison de leurs fréquences respectives plus élevées chez l'une ou l'autre des espèces, l'étude des transitions significatives ne met en évidence qu'un type de séquence par espèce.

Chez le petit chevalier, la séquence des activités diffère de celle des deux espèces de pluviers. Les déplacements (pas) précèdent les picorements qui sont suivis des pauses. Cette espèce repère ses proies tout en se déplaçant et l'ingestion des proies s'accompagne d'une pause. Enfin les déplacements alternent avec des activités de fouille et de toilette.

L'organisation des activités du bécasseau semipalmé est plus complexe du fait que l'espèce utilise trois types de comportement de recherche et de capture à l'aide du bec (fouille, forage et picorement) et sans doute deux approches sen-

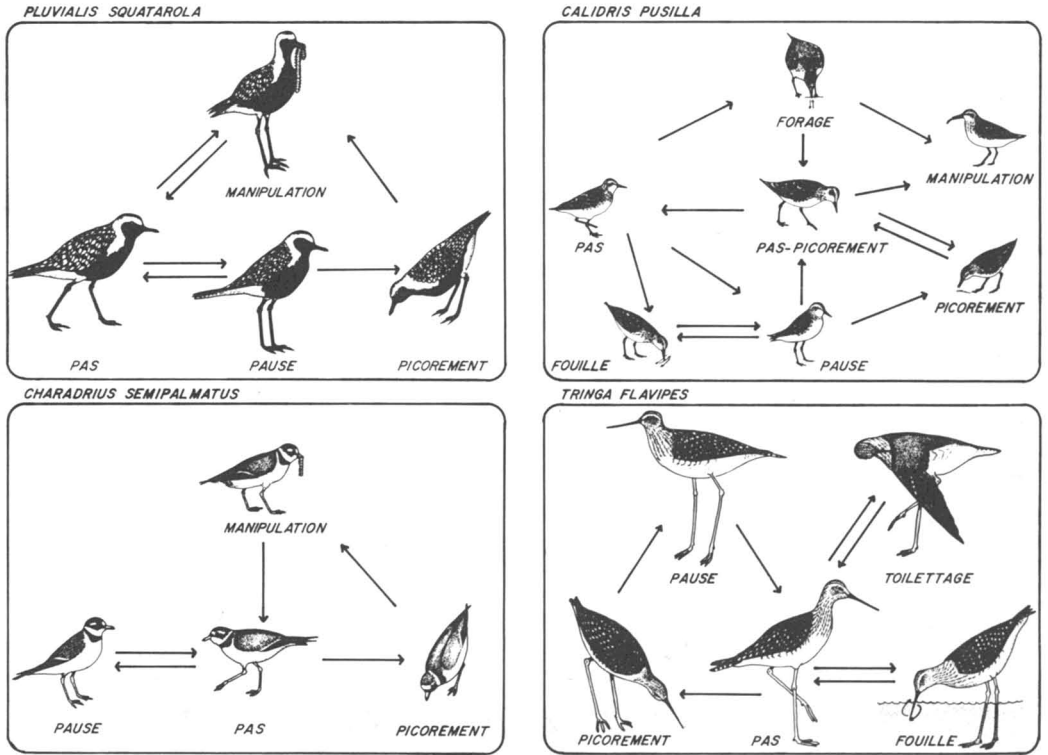


Figure 4. Transitions significatives et positives ($P < 0,05$) entre les bouts d'activité chez les quatre espèces d'oiseaux limicoles.

sorielles (tactile et visuelle). Le comportement de pas-picorement est une activité dominante qui précède, suit ou alterne avec plusieurs autres activités comportementales.

Discussion

Les travaux de Holmes (1966), Baker (1973a, b, 1974) et Pienkowski (1983a, b) ont mis en évidence de nombreux facteurs qui influenceraient directement ou indirectement les techniques de quête des oiseaux limicoles. Les informations sur les principaux facteurs retenus dans cette étude pour l'interprétation des techniques de quête adoptées par chaque espèce sont résumées au tableau V.

PLUVIERS

Il existe de nombreuses similitudes entre les deux espèces de pluvier. Ces deux prédateurs, morphologiquement semblables, fréquentent le même microhabitat, ont une même approche de quête visuelle et leur proie principale est le polychète *Nereis virens*. Selon Pienkowski (1983a), l'approche auditive, si elle est utilisée, ne le serait que peu.

Les pauses sont le pivot de la technique de quête alimentaire des pluviers. Ces deux espèces se distinguent du bécasseau et du chevalier par des pauses à la fois plus fréquentes et plus longues et des déplacements plus rapides, alors que leur rythme de picorement est plus lent que celui du bécasseau semipalmé, mais comparable à celui du petit chevalier. De façon générale, ces observations rejoignent celles de Paquin (1984) et de Baker (1973a). Ce dernier a notamment démontré que le temps moyen des pauses du pluvier semipalmé est supérieur à celui du petit chevalier et du bécasseau semipalmé.

Les pluviers se déplaceraient pour trois raisons principales durant la quête alimentaire: (1) pour se rapprocher d'une proie repérée à distance, (2) pour passer d'une aire explorée à une autre qui ne l'a pas été (déplacements courts) et (3) pour changer de secteur (déplacements plus longs) lorsque les ressources deviennent trop éparées. Il serait avantageux pour ces espèces de franchir ces distances rapidement afin de réduire le temps consacré à cette composante de la technique de quête. En effet, chez ces pluviers, les déplacements ne semblent pas s'accompagner d'une re-

TABLEAU V

Résumé des informations retenues pour chacun des facteurs pouvant influencer la technique de quête de chacune des quatre espèces d'oiseaux limicoles

Espèce	Facteurs intrinsèques			Facteurs extrinsèques			
	Longueur total (cm)*	Longueur moyenne du tarse (δ ;mm)*	Approche sensorielle de recherche**	Microhabitat***	Proie principale***		
					Espèce	Taille	Abondance relative
<i>P. squatarola</i>	27-30	46,8	Visuelle	Limite inférieure du médiolittoral	<i>Nereis virens</i>	Grosse	+
<i>P. semipalmatus</i>	17-19	23,9	Visuelle	Limite inférieure du médiolittoral	<i>Nereis virens</i>	Moyenne	++
<i>C. pusilla</i>	13-15	21,3	Mixte avec dominance tactile	Bordures exondées de la rivière	<i>Nereis virens</i>	Petite	++++
<i>T. flavipes</i>	23-25	50,9	Mixte avec dominance visuelle	Flaques d'eau, eaux peu profondes	Crustacés		

* Selon Cramp & Simmons (1983)

** Selon cette étude

*** Michaud (1984)

cherche active des proies et, par conséquent, de tentatives de capture, alors que c'est le cas chez le petit chevalier et le bécasseau semipalmé. La fonction des déplacements est sans doute déterminante de la vitesse à laquelle cette activité est exécutée.

On peut poser l'hypothèse que le rythme de picorement des pluviers est lent parce qu'ils ne tentent de capturer une proie que lorsqu'elle est localisée visuellement. Ceci est contraire à ce qui se passe chez le bécasseau qui semble chercher ses proies de façon tactile, à l'aide de son bec.

Il n'y a pas de différences fondamentales dans l'organisation séquentielle des activités des deux espèces de pluviers; si l'agit d'une suite de pas-pause/pause-picorement chez le pluvier argenté, pause-pas/pas-picorement chez le pluvier semipalmé. Ces deux séquences correspondent respectivement à «run-stop-peck» et «stop-run-peck» notées chez de nombreuses espèces des genres *Pluvialis* et *Charadrius* (Burton, 1974; Evans, 1975; Strauch & Abele, 1979; Pienkowski, 1983a; Cramp & Simmons, 1983; Paquin, 1984).

Cette similitude des techniques de quête des deux espèces de pluvier peut s'expliquer en partie par leur ressemblance morphologique et leur proximité taxonomique (Baker, 1973b). Notre

étude a toutefois permis de mettre en évidence certaines différences entre les deux espèces de pluvier. (1) Le pluvier argenté effectue des pauses plus longues que celles du pluvier semipalmé; Pienkowski (1983a) a signalé une différence du même ordre entre *Charadrius hiaticula*, espèce semblable au pluvier semipalmé, et *P. squatarola*. (2) Le pluvier argenté tend à effectuer des déplacements plus longs que ceux du pluvier semipalmé. (3) Le pluvier semipalmé présente un rythme de picorement deux fois plus élevé que celui du pluvier argenté.

Les pauses plus longues du pluvier argenté pourraient s'expliquer par une taille plus grande que celle du pluvier semipalmé, ce qui lui permettrait d'explorer visuellement une plus grande surface à chaque pause. Pienkowski (1983a) a estimé cette surface à 1 m² pour le pluvier argenté et à 0,34 m² pour *C. hiaticula*, espèce appartenant au même genre que le pluvier semipalmé. La surface explorée étant plus grande pour le pluvier argenté, ses déplacements devront être plus longs pour atteindre une proie localisée à distance ou pour quitter une aire explorée. Par ailleurs, comme le pluvier argenté recherche des proies plus grosses et moins abondantes que celles exploitées par le pluvier semipalmé (tableau V), ce facteur pourrait également expliquer que les pauses et les déplacements sont plus longs chez la première

espèce. À l'inverse, les proies plus abondantes du pluvier semipalmé inciteraient cette espèce à des tentatives de capture plus fréquentes, d'où un rythme de picorement plus élevé.

Le pluvier argenté est l'espèce qui accorde le plus de temps à la manipulation des proies. Ce prédateur capture fréquemment de gros polychètes qu'il lave dans les flaques d'eau avant de les ingérer. Le comportement de nettoyage des proies a été rapporté chez plusieurs espèces d'oiseaux limicoles (v.g. Baker, 1974; Burton, 1974; Pienkowski, 1983a) mais n'a été observé que chez le pluvier argenté sur notre site d'étude. Ce comportement a pour effet d'augmenter le temps de manipulation, d'autant plus que le pluvier argenté doit souvent se déplacer avec la proie en bec pour atteindre un point d'eau.

BÉCASSEAU SEMIPALMÉ

Le bécasseau semipalmé a une technique de quête plus complexe et plus active que celle des pluviers. Les pauses, qui étaient au centre de la technique de quête des pluviers, sont peu fréquentes et brèves chez cette espèce. Les déplacements sont plus constants, relativement lents et, dans la majorité des cas, s'accompagnent de picorements. La réalisation simultanée de ces deux actions serait caractéristique des Caladriinae selon Burton (1972, 1974).

Le rythme de picorement du bécasseau semipalmé est très élevé par rapport à celui des trois autres espèces et reflèterait une approche de recherche principalement tactile (tableau V). Prater (1972) et Baker (1973a, b) ont également observé des rythmes de picorement élevés chez des espèces du genre *Calidris*.

La principale technique de quête alimentaire employée par les bécasseaux observés sur notre site d'étude, consiste à repérer les proies tactilement à l'aide du bec et tout en se déplaçant. Cette approche sensorielle de recherche des proies par exploration continue du milieu expliquerait le rythme de picorement élevé et les déplacements lents. Le bécasseau semipalmé exploite des proies relativement abondantes dans le milieu (Michaud, 1984; tableau V) ce qui pourrait être une condition nécessaire à une approche principalement tactile.

Alors qu'on pourrait s'attendre à des déplacements moyens plus courts chez le bécasseau semipalmé que chez le pluvier semipalmé parce que la première espèce recherche des proies plus abondantes, l'analyse des bouts de pas démontre le contraire. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que nous n'avons considéré que les pas faits sans picorement lors de l'analyse et que d'autre part *Nereis virens*, la proie principale de

ce bécasseau, est distribuée de façon hétérogène sur le site d'étude (Michaud, 1984). En conséquence, lorsque le bécasseau a exploité un regroupement de proies, il se déplace vraisemblablement dans un autre secteur, à la recherche d'un nouveau regroupement. En ne retenant que les pas faits sans picorement, nous avons probablement mis surtout en relief, dans notre analyse, les déplacements entre deux aires de recherche, d'où des déplacements moyens plus longs que ceux du pluvier semipalmé.

PETIT CHEVALIER

Comme le bécasseau, le chevalier repère et capture ses proies tout en se déplaçant, mais de façon visuelle plutôt que tactile. La durée et la fréquence des pauses du petit chevalier sont inférieures à celles des pluviers, mais nettement supérieures à celles du bécasseau. Chez le chevalier, les pauses suivent fréquemment une tentative de capture, alors qu'on observe le contraire chez les pluviers. Si les pauses permettent de repérer une proie chez les pluviers, elles pourraient, chez le chevalier, servir davantage à déterminer l'orientation des déplacements. Les déplacements du petit chevalier sont longs et lents comparativement à ceux des autres espèces. Les déplacements plus longs seraient explicables par les distances qui séparent les flaques d'eau où chasse le chevalier mais aussi par le profil allongé des eaux de faible profondeur, de la rivière traversant le site d'étude ou de l'Estuaire. La lenteur des déplacements découle du fait que le chevalier, comme le bécasseau semipalmé, explore son environnement en s'y déplaçant. Le petit chevalier recherche des proies mobiles et parfois cryptiques (v.g. *Crangon septemspinus* sur notre site d'étude, Michaud, 1984). Ses déplacements provoqueraient le mouvement des crustacés, ce qui les rendrait plus facilement repérables visuellement. Les déplacements du chevalier auraient donc une toute autre fonction que ceux des pluviers, qui doivent au contraire éviter d'être aperçus par leurs proies, celles-ci devenant inaccessibles une fois enfouies dans le substrat.

Le rythme de picorement du chevalier est semblable à celui des pluviers, ce qui serait attribuable à leur approche visuelle de recherche des proies. La fouille, qu'on a également observée chez d'autres espèces du genre *Tringa* (v.g. Burton, 1974; Cramp & Simmons, 1973), est une autre activité qui est importante chez cette espèce pour la recherche des proies à l'aide du bec. Le substrat aqueux est sans doute propice à ce type de prospection. La fouille pourrait produire le même effet que la marche en stimulant le mouvement des proies ou pourrait être utilisée pour

détecter tactilement les proies lorsque l'eau est trop trouble, ce qui est souvent le cas des eaux peu profondes de la zone intertidale.

Conclusion

Les techniques de quête des deux pluviers sont très semblables. Les techniques de quête propres à chaque espèce ne diffèrent pas, mais leur organisation est différente. La morphométrie différente et la sélection de proies de tailles différentes par chacun des pluviers semblent influencer l'organisation et l'utilisation des pauses, des déplacements et des picorements. La dispersion relative des proies expliquerait en grande partie les différences observées entre les deux pluviers.

Le petit chevalier utilise une technique de quête qui lui est propre; certaines activités présentent des ressemblances avec celles des pluviers ou du bécasseau. Comme ce dernier, il prospecte son milieu à la recherche de proies tout en se déplaçant, alors que son approche présumément visuelle se traduit par un rythme de picorement semblable à celui des pluviers.

La technique de quête alimentaire du bécasseau semipalmé présente peu de ressemblance avec celle des autres espèces étudiées. Cependant, à l'instar du petit chevalier, sa technique de quête consiste en une exploration continue du milieu, alors que celle des deux espèces de pluvier est régulière et saltatoire.

Notre travail d'interprétation des variations quantitatives des activités communes aux quatre espèces révèle également qu'il est plus difficile de comparer des espèces taxonomiquement éloignées. En effet, la fonction d'une même activité peut varier d'un taxon à l'autre, comme nous le suggérons pour les pauses, les déplacements et les picorements.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce à des subventions de recherche du Service canadien de la faune et du Fond institutionnel de recherche de l'Université du Québec à Rimouski, et d'une bourse post-grade du fonds F.C.A.R. du Québec accordée à G. Michaud. Nous remercions D. Lehoux, biologiste au Service canadien de la faune pour son aide précieuse, ainsi que J. Brodeur et L. Mills pour leur assistance sur le terrain et au laboratoire. Nos remerciements s'adressent également à J.-P. Ouellet pour ses commentaires constructifs sur le manuscrit et à H. Saint-Laurent pour son travail de dactylographie.

Références

- ASHMOLE, M. J., 1970. Feeding of western and semipalmated sandpiper in Peruvian winter quarters. — *Auk*, 87: 131-135.
- BAKER, M. C., 1973a. Stochastic properties of the foraging behavior of six species of migratory shorebirds. — *Behaviour*, 45: 242-270.
- BAKER, M. C., 1973b. Niche relationships among six species of shorebirds on the wintering and breeding ranges. — *Ecol. Monogr.*, 43: 193-212.
- BAKER, M. C., 1974. Foraging behavior of black-bellied plover *Pluvialis squatarola*. — *Ecology*, 55: 162-167.
- BURTON, P. J. K., 1972. The feeding techniques of stilt sandpipers and dowitchers. — *San Diego Soc. nat. Hist. Trans.*, 17: 63-68.
- BURTON, P. J. K., 1974. Feeding and the feeding apparatus in waders: a study of anatomy and adaptations in the charadrii. — *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London, 150 p.
- CRAMP, S. & K. E. L. SIMMONS, 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. III. — Oxford University Press, 913 p.
- DEWAR, J. M., 1909. Notes on the feeding-habits of the dunlin (*Tringa alpina*). — *Zoologist*, 13: 1-14.
- EVANS, P. R., 1975. Notes on the feeding of waders on Heron Island. — *Sunbird*, 6: 25-31.
- FERRON, J. & L. LEFEBVRE, 1982. Comparative organization of grooming sequences in adult and young sciurid rodents. — *Behaviour*, 81: 110-127.
- HOLMES, R. T., 1966. Feeding ecology of the red-backed sandpiper *Calidris alpina* in arctic Alaska. — *Ecology*, 47: 32-45.
- LEHNER, P. N., 1979. Handbook of ethological methods. — Garland STPM Press, New York, London, 403 p.
- LEMON, R. E. & C. CHATFIELD, 1971. Organization of songs in cardinals. — *Anim. Behav.*, 19: 1-17.
- MICHAUD, G., 1984. Éco-éthologie alimentaire de quatre espèces d'oiseaux limicoles durant leur migration vers le sud (L'Isle-Verte, Québec). — *Mémoire M.Sc.*, Université du Québec à Rimouski, 184 p.
- PAQUIN, L., 1984. Stratégies alimentaires de quelques espèces de charadriiformes durant leur migration dans la région de Pointe-au-Père. — *Mémoire M.Sc.*, Université du Québec à Rimouski, 134 p.
- PIENKOWSKI, M. W., 1983a. Changes in the foraging pattern of plovers in relation to environmental factors. — *Anim. Behav.*, 31: 244-264.
- PIENKOWSKI, M. W., 1983b. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 141-150.
- PRATER, A. J., 1972. The ecology of Morecambe Bay. III. The food and feeding habits of knot (*Calidris canutus* L.) in Morecambe Bay. — *J. appl. Ecol.*, 9: 179-194.
- SCHERRER, B., 1984. Biostatistique. — Gaétan Morin Éditeur, 850 p.

- SLATER, P. J. B., 1973. Describing sequences of behavior. — Page 131-153 in P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer (eds.). *Perspective in ethology*, Vol. 1. Plenum Press, 336 p.
- STRAUCH, J. G. Jr. & L. G. ABELE, 1979. Feeding ecology of three species of plovers wintering on the Bay of Panama, Central America. — Page 217-230 in F. A. Pitelka (ed.). *Shorebirds in marine environments: studies in avian biology*, 2, 261 p.
- VIELLIARD, J., 1973. Auto-écologie comparée du bécasseau variable *Calidris alpina* L. — *Alauda*, 41: 1-33.

DIRECTIVES AUX AUTEURS

ORIENTATION DE LA REVUE

Le Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en quatre exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

ILLUSTRATIONS

Les photographies doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numéroter proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les dessins doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableaux à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted *in four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDTRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

Drawings should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

Estuaire du Saint-Laurent: processus océanographiques et écologiques. —
Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, n° 1, 1985. 161
pages, 15\$.

Expédier votre chèque ou mandat à:

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

St. Lawrence Estuary: oceanographic and ecological processes. — *Naturaliste
canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*), vol. 112, no. 1, 1985. 161 pages, 15\$.

Send your cheque or money order to:

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

Études biologiques du comportement

Biological studies of behavior

MAGNAN, P. Avant-propos	224
PITCHER, T.J. Predators and food are the keys to understanding fish shoals: a review of recent experiments	225-233
FITZGERALD, G. J., H. GUDERLEY & M. BLOUIN The effect of temperature upon the aggressive behavior of male sticklebacks (<i>Gasterosteidae</i>)	235-240
GODIN, J.-G. J. Antipredator function of shoaling in teleost fishes: a selective review	241-250
LAROCHELLE, R. & G. BARON Discrimination des odeurs d'espèces différentes chez la musaraigne à queue courte <i>Blarina brevicauda</i> (Say)	251-256
COTNOIR, P.A., J. BEAUGRAND & C. GOULET Des différences liées au sexe dans les stratégies de répartition spatiale chez des poissons porte-épée (<i>Xiphophorus helleri</i>) maintenus en captivité	257-262
OUELLET, J.-P. & J. FERRON L'utilisation de l'espace par la marmotte commune (<i>Marmota monax</i>)	263-273
PRÉVOST, L. & J. P. BEAUGRAND Effects of hypothermia on maternal responsiveness in mice (<i>Mus musculus</i>)	275-280
MICHAUD, G. & J. FERRON Étude comparative des techniques de quête alimentaire de quatre espèces d'oiseaux limicoles	281-292

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113
NUMÉRO 4
1986

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

décembre 1986

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

COMITÉ DE RÉDACTION

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

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

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

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

JEREMY MCNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

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

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

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

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

Courrier de la deuxième classe — Enregistrement n° 1768

Dépôt légal — Quatrième trimestre 1986. Bibliothèque nationale du Québec — Bibliothèque nationale d'Ottawa



OBSERVATIONS ON THE LIFE CYCLE OF SOME SPECIES OF *PTEROSTICHUS* (COLEOPTERA: CARABIDAE) OCCURRING IN NORTHEASTERN NORTH AMERICA

Y. BOUSQUET

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

Résumé

L'objet de cette étude est de préciser le cycle vital de 12 espèces du genre *Pterostichus* du nord-est de l'Amérique du Nord. *Pterostichus lucublandus* Say, *P. honestus* Say, *P. pensylvanicus* LeConte, *P. mutus* Say, *P. corvinus* Dejean et *P. luctuosus* Dejean sont des «reproducteurs de printemps». La ponte a lieu au printemps et au début de l'été, le développement larvaire s'effectue sans diapause et l'hibernation se fait au stade adulte. Les six autres espèces, *P. coracinus* Newman, *P. lachrymosus* Newman, *P. diligendus* Chaudoir, *P. rostratus* Newman, *P. tristis* Dejean et *P. adoxus* Say sont des «reproducteurs d'automne». La reproduction est surtout estivale, le développement larvaire est soumis à une diapause thermique et l'hibernation se fait aux stades larvaire et adulte. Les données connues sur les *Pterostichus* des régions tempérées et boréales indiquent que les espèces voisines possèdent un même type de cycle vital et qu'il existe une corrélation entre le type de cycle vital et le type d'habitat. Les reproducteurs de printemps habitent surtout les endroits humides et ouverts tandis que les reproducteurs d'automne sont plus abondants en forêts. En prenant en considération cette corrélation entre le type de reproduction et l'habitat, il semble plus probable que le type de reproduction automnale représente la condition dérivée à l'intérieur du genre *Pterostichus*.

Abstract

Observations on the life cycle of 12 species of *Pterostichus* Bonelli occurring in northeastern North America are reported. *Pterostichus lucublandus* Say, *P. honestus* Say, *P. pensylvanicus* LeConte, *P. mutus* Say, *P. corvinus* Dejean and *P. luctuosus* Dejean belong to the "spring breeder" type which is characterized by spring and early summer reproduction, continuous larval development and hibernation in the adult stage. The other six species, *P. coracinus* Newman, *P. lachrymosus* Newman, *P. diligendus* Chaudoir, *P. rostratus* Newman, *P. tristis* Dejean and *P. adoxus* Say belong to the "autumn breeder" type which is characterized by usually summer reproduction, thermic diapause during larval development and hibernation in larval and adult stages. The available data on the *Pterostichus* occurring in temperate and boreal regions show that closely related species have the same type of life cycle and that a correlation exists between the type of life cycle and the type of habitat. Spring breeders occur mainly in wet and open places whereas autumn breeders are dominant in forests. Considering the correlation between the type of reproduction and the habitat, it seems more probable that autumn breeding is the derived condition within the genus *Pterostichus*.

Introduction

The genus *Pterostichus* Bonelli represents a major element of the carabid fauna of temperate, boreal and arctic regions in North America. Members of the genus, which includes about 180 spe-

cies (Erwin *et al.*, 1977), are commonly found in most major terrestrial habitats. Very little is known about the bionomics of the species and substantial information on the life cycle has been published for only a few Nearctic species (see Rivard, 1964; Barlow, 1970; Kirk, 1971, 1975; Goulet, 1974;

Bousquet & Pilon, 1977; Levesque *et al.*, 1979; Liebherr & Mahar, 1979; Hsin *et al.*, 1979).

This paper presents data about the life cycle of 12 species of *Pterostichus* occurring in north-eastern North America, namely *P. adoxus* Say, *P. coracinus* Newman, *P. corvinus* Dejean, *P. diligendus* Chaudoir, *P. honestus* Say, *P. lucublandus* Say, *P. lachrymosus* Newman, *P. luctuosus* Dejean, *P. mutus* Say, *P. pensylvanicus* LeConte, *P. rostratus* Newman and *P. tristis* Dejean. These were the most common species of *Pterostichus* collected during this study and the only ones for which sufficient data were gathered to depict the life cycle. The types of life cycle within the genus *Pterostichus* and the correlation between habitat and types of life cycle will also be discussed.

Methods

Adults and larvae were collected by hand and by pitfall traps. Hand collecting was carried out in many localities in southern Québec between March 1977 and August 1980.

Pitfall trapping was conducted in 1978 at the Université de Montréal Biological Station about 7 km west of Saint-Hippolyte-de-Kilkenny (45°56'N, 74°01'W), Québec. Overall, 192 pitfall traps were set in a deciduous forest dominated by sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). Each pitfall trap consisted of a section of eavestroughing 43 cm long by 10 cm wide. A rain-shield consisting of a thin piece of wood was placed about 5 cm over the pitfall trap. Traps were emptied every 2 or 3 days from May to October.

All specimens collected in the field were preserved in a mixture of 70% ethanol and 4% glycerol.

Reproductive condition was determined by dissecting the females and examining the ovaries. Females were classified in 3 categories: 1) virgin female, without mature ova and corpora lutea; 2) gravid female, with mature ova; 3) spent female, without mature ova but with corpora lutea (appeared as an interrupted dark band at the base of each ovary). The last category consists of females that have previously oviposited. No effort was made to separate gravid females of the first year (without corpora lutea) from those of the second or third year (with corpora lutea).

Larvae of all species dealt with here were reared from eggs. The rearing technique was described previously (Bousquet, 1985). Larvae found in the field were identified by comparison with those obtained through rearing. The instar was determined by the presence or absence of egg bursters

(first instar vs. second and third instars) and by the width of the head capsule (see Bousquet, 1985).

Adults paler than usual and with soft integument were classified as teneralis.

Results

P. (Poecilus) lucublandus Say Fig. 1

This species reproduces during spring and early summer. Copulation was observed 8 times in the field, 5 times in May and 3 times in June. Females with mature ova were caught from April 14 to July 17; more than 80% of the females collected in May, June and July were gravid.

Larvae were found only during summer. Larvae reared from eggs in the laboratory (20°C) completed their development within 28 to 41 days (\bar{x} = 33.8 days; n = 29).

Teneral specimens occurred in late summer and in autumn. These beetles overwinter as well as some individuals of the parental generation as indicated by the presence of spent females in the spring.

Data obtained by Rivard (1964) in southern Ontario, Barlow (1970) in the Outaouais region (western Québec) and Levesque *et al.* (1979) in the Laurentian region (Québec) also show that the species reproduces in the spring and early summer. In South Dakota, however, the period of reproduction extends well into the summer (Kirk, 1971). As indicated by pitfall trapping, the adult population of *P. lucublandus* has two activity cycles per year (Barlow, 1970; Kirk, 1971; Levesque *et al.*, 1979), one in spring and early summer, the second in late summer and autumn.

P. (Gastrellarius) honestus Say Fig. 2

Gravid females of this species were found between April 27 and June 17, as well as in October. Reproduction, however, appears to be restricted to spring since all females found in October were apparently in hibernation. Most females probably overwinter in a gravid condition and begin laying eggs in early spring.

Two larvae were found in June and July. Larvae reared from eggs in the laboratory (20°C) completed their development within 29 to 39 days (\bar{x} = 33.3 days; n = 7).

Teneral adults were observed from August to October. Hibernation occurs in the adult stage.

P. (Bothriopterus) pensylvanicus LeConte
Fig. 3, 13

The adult population of this species has two activity cycles per year; the first one extended in 1978 from May to July and the second one occurred mainly during October and November (Fig. 13).

Reproduction was confined to the first cycle. Copulation was observed 3 times in the first half of May. Females with mature ova were found from May 3 to July 18; 90% of the females found in May and June were gravid.

Larvae were collected from June to August. Larvae reared from eggs in the laboratory (20°C) completed their development within 38 to 56 days (\bar{x} = 45.6 days; n = 8).

Teneral individuals appeared from August to October. Adults of the new generation overwinter, as well as some of the parental generation as indicated by the presence of spent females in the spring. A few teneral specimens were collected in early spring; these probably represent individuals that emerged late in autumn of the preceding year and hibernated in a teneral stage.

Data obtained by Barlow (1970) in the Outaouais region (western Québec), Goulet (1974) in Alberta, Levesque *et al.* (1979) in the Laurentian region (Québec) and Liebherr & Mahar (1979) in Michigan also show that the species has two activity cycles per year and that reproduction occurs during spring and early summer. Rivard (1964), however, collected gravid females (20 specimens) in southern Ontario in August and September. Goulet (1974) reported that the larval stages in *P. pensylvanicus* last an average of 28.3 days at 20°C.

P. (Bothriopterus) mutus Say
Fig. 4

This species has a life cycle similar to that of *P. pensylvanicus*. Reproduction occurs in spring and early summer as indicated by the presence of gravid females from April 15 to July 20; 91% of the females collected from mid-May to the beginning of July had mature ova in their ovaries.

Two larvae were collected at the end of June and in early July. Larvae reared from eggs in the laboratory (20°C) completed their development within 38 to 53 days (\bar{x} = 48.5; n = 12).

Teneral specimens were found from August to early October. Hibernation occurs in the adult stage with some adults hibernating a second time as indicated by the presence of spent females in the spring.

Data obtained by Barlow (1970) in the Outaouais region (western Québec) are similar; the adult population of *P. mutus* shows two activity cycles per year (Barlow, 1970; Liebherr & Mahar, 1979).

P. (Euferonia) coracinus Newman
Fig. 5, 14

The adult population of this species goes through one activity cycle per year which extended in 1978 from May to September with a peak in June and at the beginning of July (Fig. 14).

Reproduction occurs throughout the active period as gravid females were collected from May 26 to September 6; 79% of the females found in June and July had mature ova in their ovaries.

Larvae were found from the end of August to November and in May. None of the larvae reared from eggs (n = 11) in the laboratory (20°C) and kept for 60 days completed their development. These observations suggest that the larvae have a diapause and overwinter.

Teneral specimens were observed toward the end of the reproductive period of the species, in July and August. Therefore, it is likely that individuals of the new generation overwinter and reproduce the following year. The presence of spent females in the spring indicates that some adults overwinter at least a second year; they probably reproduce again the following summer.

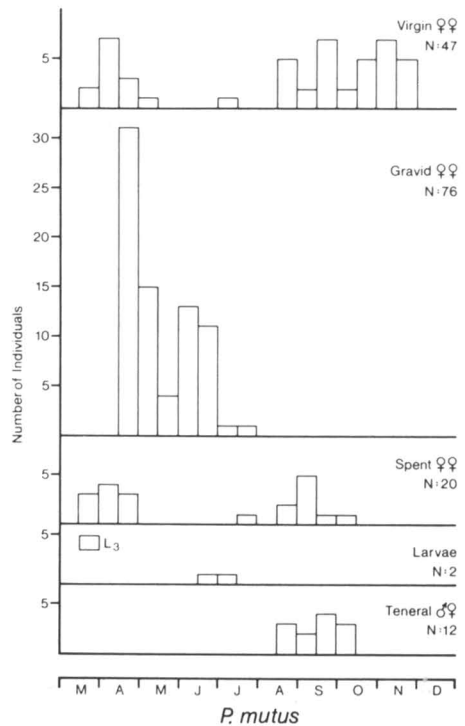
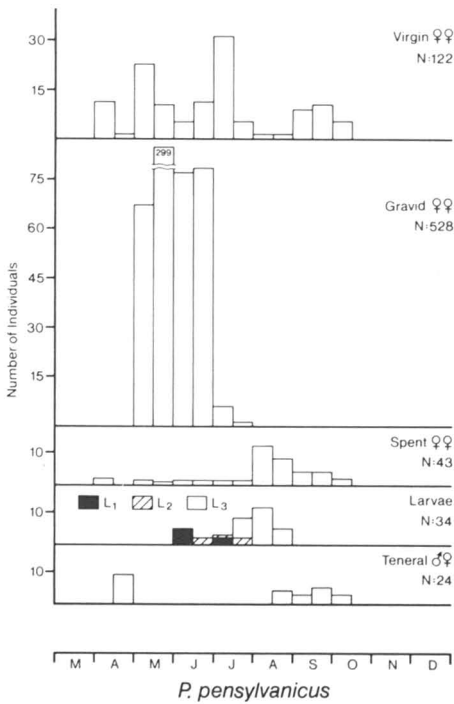
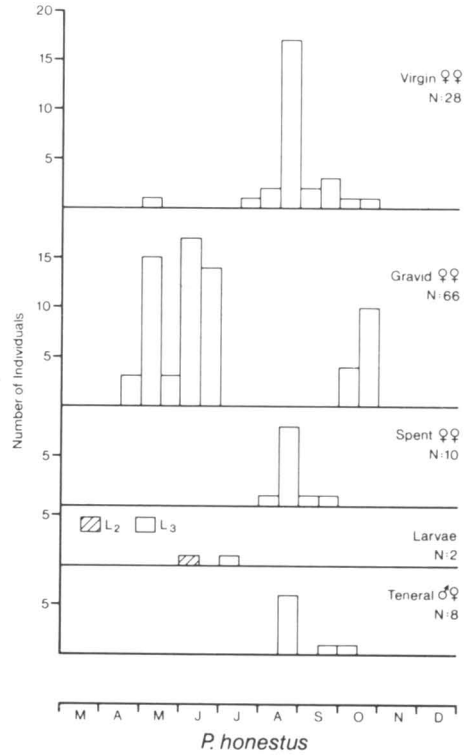
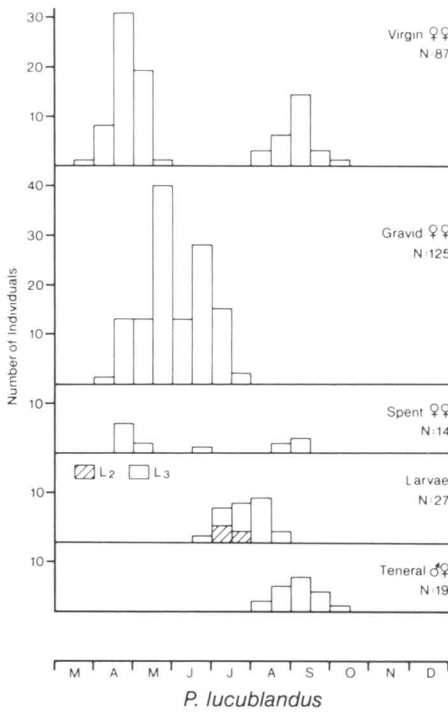
Data obtained by Barlow (1970) in the Outaouais region (western Québec), Bousquet & Pilon (1977) in the Charlevoix region (Québec) and Levesque *et al.* (1979) in the Laurentian region (Québec) also show that the adult population of *P. coracinus* has one activity cycle per year and reproduces at the end of spring and in summer.

P. (Euferonia) lachrymosus Newman
Fig. 6, 15

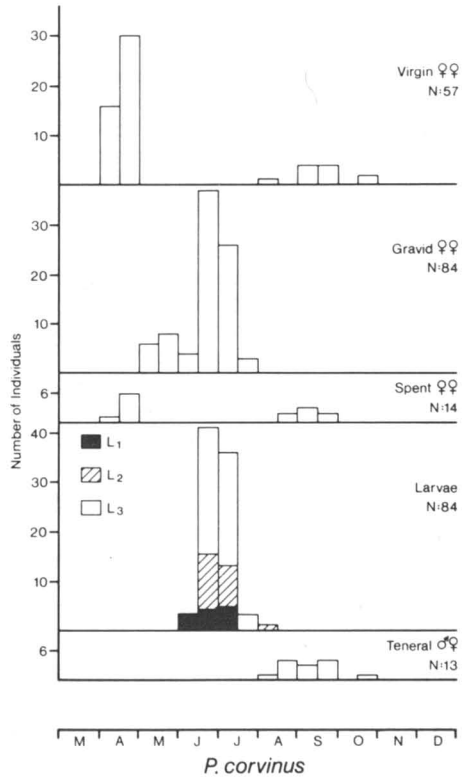
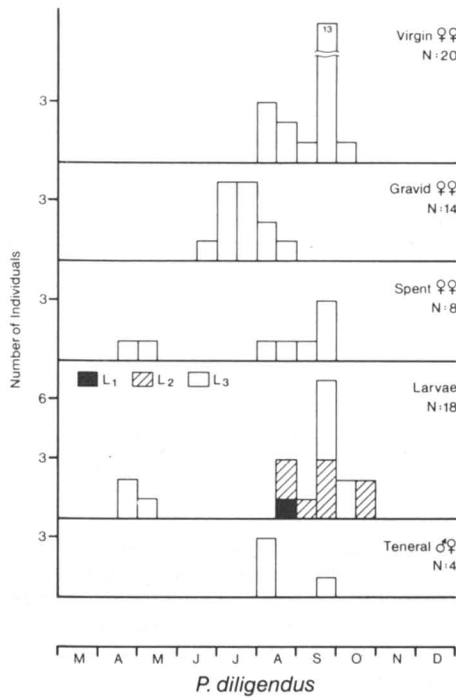
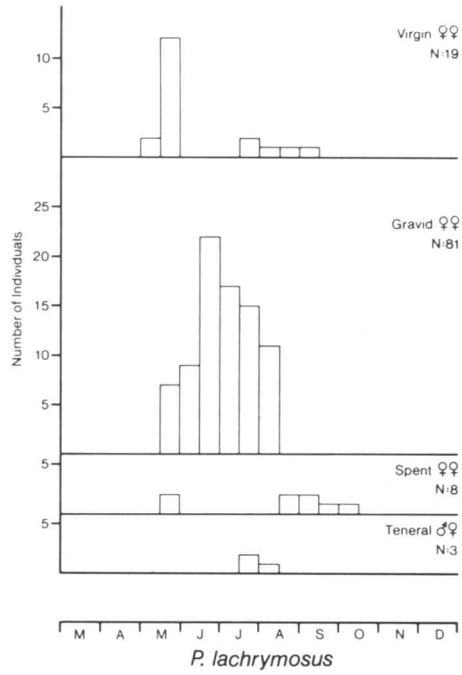
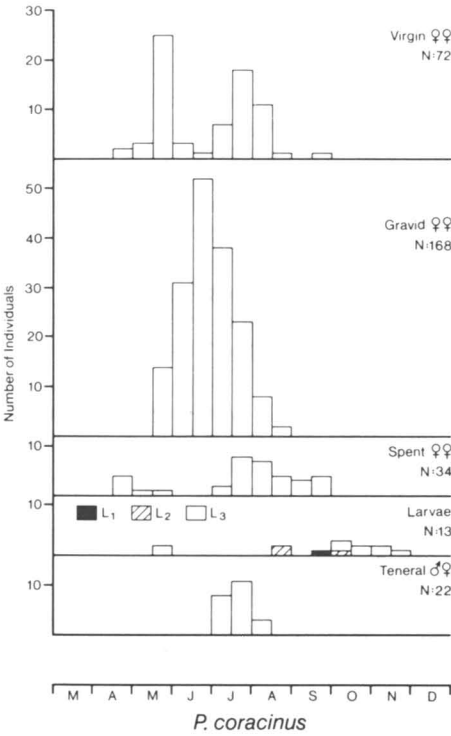
This *Pterostichus* has a life cycle similar to that of *P. coracinus*. The adult population has one activity cycle which occurred in 1978 from May to the end of August, with few specimens caught later (Fig. 8).

Reproduction occurs throughout the active period. Copulation was observed twice in the field, at the end of June and at the beginning of July. Females with mature ova were found between May 28 and August 14; 92% of the females collected in June, July and August were gravid.

Larvae of this species apparently have a diapause and hibernate, as none of those reared (n = 10) from eggs and kept for 60 days completed their development.



Figures 1-4. Frequency distribution of the number of females, larvae and teneral specimens collected. Fig. 1. *Pterostichus lucublandus*. Fig. 2. *Pterostichus honestus*. Fig. 3. *Pterostichus pensylvanicus*. Fig. 4. *Pterostichus mutus*.



Figures 5-8. Frequency distribution of the number of females, larvae and teneral specimens collected. Fig. 5. *Pterostichus coracinus*. Fig. 6. *Pterostichus lachrymosus*. Fig. 7. *Pterostichus diligendus*. Fig. 8. *Pterostichus corvinus*.

The presence of teneral individuals toward the end of the reproductive period suggests that adults of the new generation hibernate and reproduce only the following year. Some adults overwinter a second time as indicated by the presence of spent females in the spring.

Pitfall trapping conducted by Levesque *et al.* (1979) in the Laurentian region (Québec) also showed that the adult population of *P. lachrymosus* has one activity cycle per year.

P. (Monoferonia) diligendus Chaudoir
Fig. 7

This species reproduces in summer as indicated by the presence of gravid females collected between June 17 and August 27; all females caught in June and July had mature ova in their ovaries.

Many eggs were found in the field on July 22 (see Bousquet, 1983); larvae hatched 3 to 6 days later. Larvae were found toward the end of summer, in autumn and in spring. None of the larvae ($n = 10$) reared from eggs in the laboratory (20°C) and kept for 60 days completed their development. These observations imply that the larvae have a diapause and overwinter.

A few teneral specimens were found in August and September; individuals of the new generation probably overwinter before reproducing. The presence of spent females in the spring indicates that some adults overwinter at least twice; they probably reproduce again the following summer.

As previously noted (Bousquet, 1983), this species shows brood care activities in which a female lays her eggs in a cell and remains with them until the larvae hatch and become pigmented. This is the only carabid species in North America known to have such behavior.

P. (Melanius) corvinus Dejean
Fig. 8

This species reproduces in spring and early summer. Copulation was observed twice in the field, at the end of June and the beginning of July. Females with mature ova were caught from May 12 to July 19; all females collected within that period were gravid.

Many larvae were found in June and July and a few at the beginning of August. Two larvae reared from eggs completed their development within 45 days at 20°C.

Teneral individuals were observed from August to October. Adults of the new generation as well as some of the parental generation hibernate.

P. (Pseudomaseus) luctuosus Dejean
Fig. 9

Adults of this species, like those of *P. corvinus* with which they are often found, reproduce in spring and early summer. Copulation was observed 10 times in the field between June 23 and July 1. Gravid females were found from April 27 to July 10; 98% of the females collected from mid-May to mid-July had mature ova in their ovaries.

A few larvae were found in July. Larvae reared from eggs in the laboratory (20°C) completed their development within 32 to 41 days ($\bar{x} = 35.4$ days; $n = 7$).

Teneral individuals were collected in August and September; they overwinter, as well as some of the parental generation as indicated by the presence of spent females in the spring.

P. (Cylindrocharis) rostratus Newman
Fig. 10

This species reproduces in late spring and in the summer as indicated by the presence of gravid females collected between June 10 and July 20; all females found during that period had mature ova in their ovaries.

A few larvae were found toward the end of the summer and in autumn. None of the larvae ($n = 12$) reared from eggs and kept for 60 days completed their development. These observations suggest that the larvae have a diapause and overwinter.

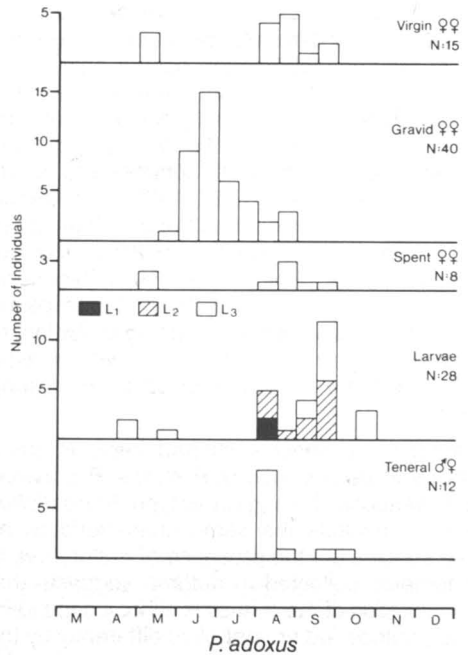
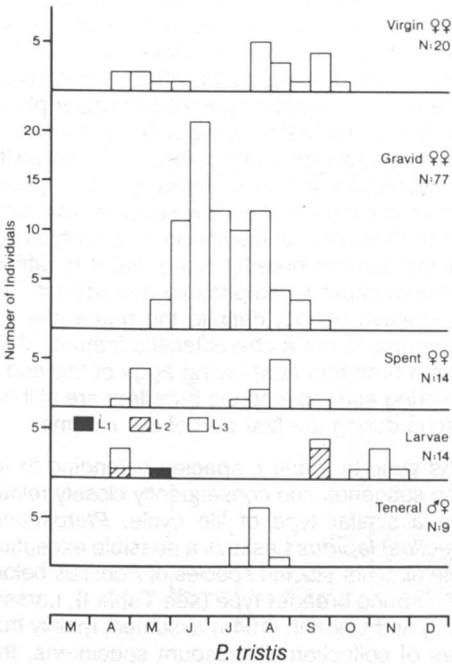
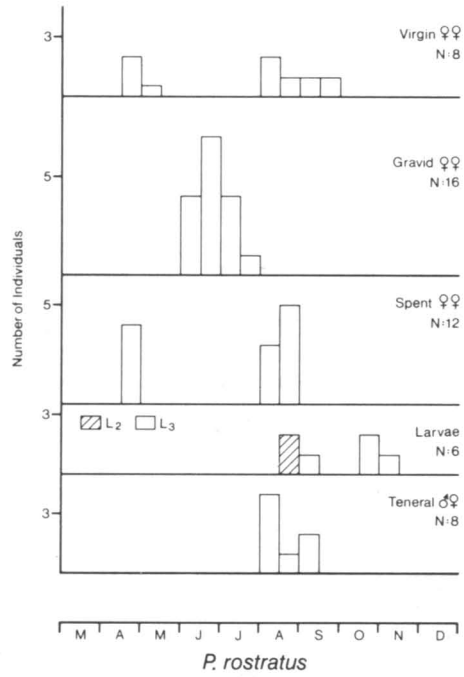
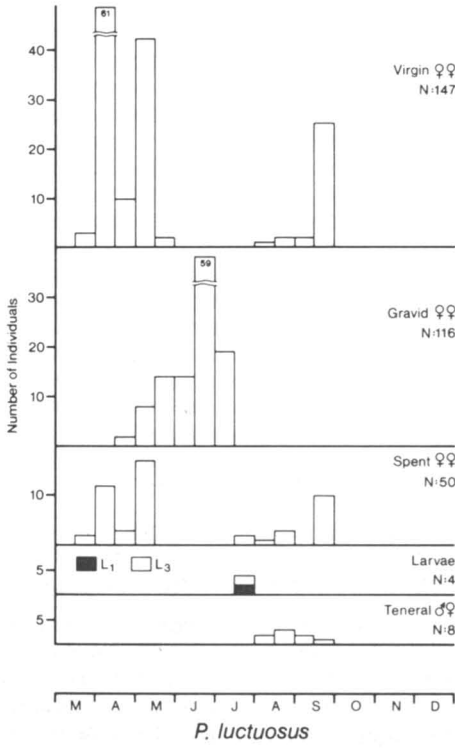
Teneral individuals were observed late in summer implying that adults of the new generation overwinter before reproducing. The presence of spent females in the spring suggests that some adults hibernate a second time; they probably reproduce again the following year.

P. (Hypherpes) tristis Dejean
Fig. 11

This species reproduces in late spring and during the summer. Copulation was observed once at the beginning of June. Females with mature ova were caught from May 19 to September 17; more than 90% of the females collected in June and July were gravid.

Larvae were found from September to November and in the spring. None of the larvae ($n = 12$) reared from eggs and kept for 60 days completed their development. These observations suggest that the larvae have a diapause and overwinter.

Teneral specimens were observed toward the end of the reproductive period of the species, in the second half of July and in August. It is therefore



Figures 9-12. Frequency distribution of the number of females, larvae and teneral specimens collected. Fig. 9. *Pterostichus luctuosus*. Fig. 10. *Pterostichus rostratus*. Fig. 11. *Pterostichus tristis*. Fig. 12. *Pterostichus adoxus*.

likely that individuals of the new generation overwinter and reproduce the following year. The presence of spent females in the spring indicates that some adults overwinter at least a second year; they probably reproduce again the following year.

P. (Hypherpes) adoxus Say
Fig. 12

This *Pterostichus* has a life cycle similar to that of the closely related *P. tristis*. Reproduction occurs in late spring and during the summer; all females caught in June and July were gravid. Larvae, mainly in third instar, as well as adults of the new generation overwinter. The presence of spent females in the spring indicates that some adults hibernate a second time; they probably reproduce again the following summer.

Data from pitfall trapping conducted in southern Québec (Levesque *et al.*, 1979) show that the adult population of this species has one activity cycle per year which extends from May to early October.

Discussion

LIFE CYCLE TYPES WITHIN *PTEROSTICHUS*

Two types of life cycle occur among members of *Pterostichus* from temperate and boreal regions. In one of these, the females oviposit in spring and early summer, the larvae develop in summer, and the new generation appears in late summer and in autumn. Hibernation occurs only in the adult stage. As shown from pitfall trapping, the adult population usually displays two activity cycles during the year, one in the spring and early summer, the second in late summer and during autumn. Thiele (1966, 1968, 1975) and Krehan (1970) have pointed out that the development of the ovaries, in the 5 species that they studied, depends on the photoperiod. Previtellogenesis occurs in autumn or winter under short photoperiod and vitellogenesis happens in spring under longer photoperiod (Thiele, 1979). Species with this type of life cycle are usually referred to as "spring breeders."

Among the species studied here, *P. lucublandus*, *P. pensylvanicus*, *P. mutus*, *P. corvinus* and *P. luctuosus* belong to this type. *Pterostichus honestus* exhibits the same characteristics as these species but the presence of mature ova in the females collected in autumn suggests that the maturation of the ovaries is either independent of the photoperiod or controlled differently by the photoperiod.

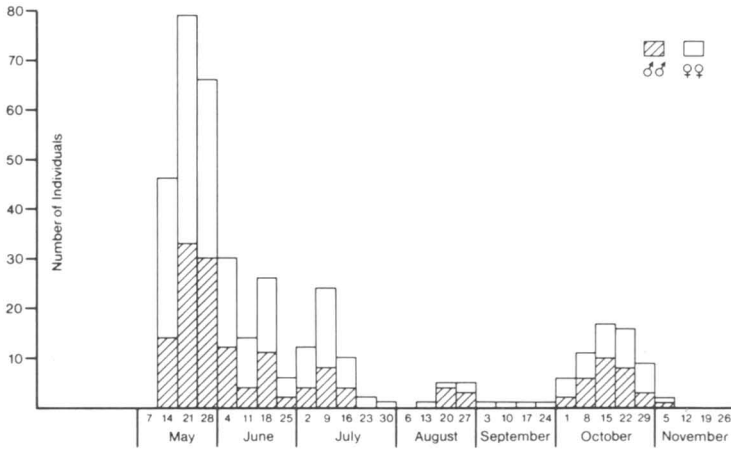
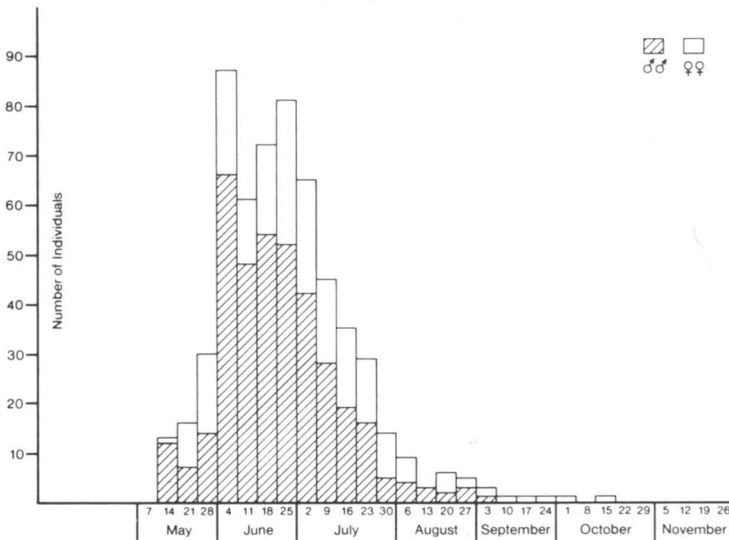
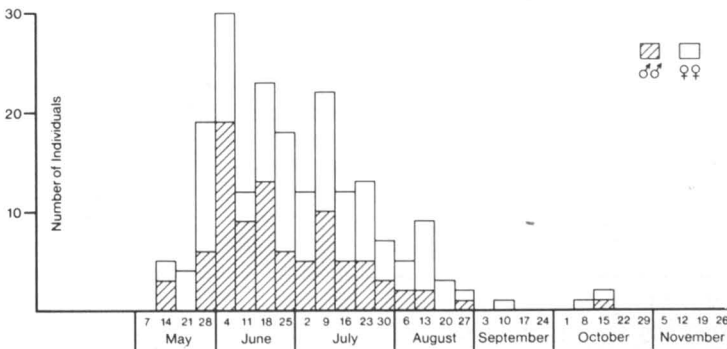
In the second type of life cycle, the females lay their eggs at the end of spring and in summer

or in summer and autumn, the larvae are found from summer to spring or summer of the next year, and the new generation appears mainly in summer. In most species, including all those studied here, the new adults apparently reproduce only the following year. In a few species, such as *P. melanarius* Illiger, *P. niger* Schaller and *P. madidus* Fabricius, the adults of the new generation are able to reproduce the same year they emerge under certain climatic conditions (see Luff, 1973; Jørum, 1980). Hibernation occurs in the larval and adult stages. The adult population usually has one activity cycle per year. Unlike the spring breeders, these species have a thermic diapause in their larval stage. In *P. melanarius*, the maturation of the ovaries is independent of the photoperiod and temperature (Krehan, 1970). Species with this type of life cycle are usually referred to as "autumn breeders."

Among the species studied here, *P. coracinus*, *P. lachrymosus*, *P. diligendus*, *P. rostratus*, *P. tristis* and *P. adoxus* belong to this type.

The main difference between the two reproductive types lies in the larval development. Autumn breeders have a thermic diapause in their larval stage; spring breeders have no diapause in that stage. Such attributes can be recognized through regular collections of larvae or by rearing. In the laboratory, larvae of autumn breeders do not complete their development under constant temperature while those of spring breeders pupate usually after less than 50 days at 20°C. The development of the gonads, which is continuous in the autumn breeder species but under photoperiodic control in the spring breeder species, is undoubtedly an important difference between the two reproductive types. However, the photoperiodic responses of so few species have been studied (5 species of the spring breeder type and 1 of the autumn breeder type) that it is difficult for the moment to emphasize this aspect. The reproductive period, despite the name given to the groups, is not a characteristic feature. Many autumn breeders start laying eggs at the end of the spring and most spring breeders are still ovipositing during the first part of the summer.

As seen in Table I, species belonging to the same subgenus and consequently closely related have a similar type of life cycle. *Pterostichus (Poecilus) lepidus* Leske is a possible exception. While all other studied species of *Poecilus* belong to the spring breeder type (see Table I), Larsson (1939) and Lindroth (1945) assumed, mainly from dates of collection of museum specimens, that the species was an autumn breeder. Schjøtz-Christensen (1965) found out that a large portion of the population of *P. lepidus* in Denmark re-

*P. pensylvanicus**P. coracinus**P. lachrymosus*

Figures 13-15. Locomotor activity of adults at Saint-Hippolyte-de-Kilkenny (Québec) in 1978. Fig. 13. *Pterostichus pensylvanicus*. Fig. 14. *Pterostichus coracinus*. Fig. 15. *Pterostichus lachrymosus*.

TABLE I

Correlation between the reproductive type and the habitat among species of *Pterostichus*¹

Species	Subgenus	Reproductive type	Habitat
<i>angustatus</i>	<i>Bothriopterus</i>	SB ²	F ³
<i>oblongopunctatus</i>	<i>Bothriopterus</i>	SB	F
<i>mutus</i>	<i>Bothriopterus</i>	SB	O-F
<i>pensylvanicus</i>	<i>Bothriopterus</i>	SB	F
<i>adstrictus</i>	<i>Bothriopterus</i>	SB	F-O
<i>crenuliger</i>	<i>Pseudopedius</i>	SB	?
<i>luctuosus</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>tenuis</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>minor</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>nigrita</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>anthracinus</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>gracilis</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>rotundangulus</i>	<i>Pseudomaseus</i>	SB	W
<i>corvinus</i>	<i>Melanius</i>	SB	W
<i>castor</i>	<i>Melanius</i>	SB	W
<i>noguchii</i>	<i>Melanius</i>	SB	W
<i>aterrimus</i>	<i>Melanius</i>	SB	W
<i>coerulescens</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>cupreus</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>lucublandus</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>chalcites</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>punctulatus</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>kugelanni</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>koyi</i>	<i>Poecilus</i>	SB	O
<i>strenuus</i>	<i>Argutor</i>	SB	W
<i>femoralis</i>	<i>Argutor</i>	SB	O
<i>patruelis</i>	<i>Argutor</i>	SB	W
<i>longinquus</i>	<i>Argutor</i>	SB	?
<i>diligens</i>	<i>Argutor</i>	SB	W
<i>ovoideus</i>	<i>Argutor</i>	SB	W
<i>vernalis</i>	<i>Lagarus</i>	SB	W
<i>dulcis</i>	<i>Lagarus</i>	SB	W
<i>leconteianus</i>	<i>Lagarus</i>	SB	W
<i>sulcitaris</i>	<i>Lagarus</i>	SB	W
<i>haptoderoides</i>	<i>Eurytrachana</i>	SB	?
<i>microcephalus</i>	<i>Rhagadus</i>	SB	?
<i>honestus</i>	<i>Gastrellarius</i>	SB	F
<i>macer</i>	<i>Adelosia</i>	SB	O
<i>niger</i>	<i>Platysma</i>	AB	F-O
<i>fortis</i>	<i>Platysma</i>	AB	?
<i>melanarius</i>	<i>Euferonia</i>	AB	O-F
<i>coracinus</i>	<i>Euferonia</i>	AB	F
<i>stygius</i>	<i>Euferonia</i>	AB	F
<i>lachrymosus</i>	<i>Euferonia</i>	AB	F
<i>punctatissimus</i>	<i>Lyperopherus</i>	AB	F
<i>madidus</i>	<i>Corax</i>	AB	O-F
<i>moestus</i>	<i>Steropus</i>	AB	F
<i>supercilliosus</i>	<i>Steropus</i>	AB	F
<i>adoxus</i>	<i>Hypherpes</i>	AB	F
<i>tristis</i>	<i>Hypherpes</i>	AB	F
<i>rostratus</i>	<i>Cylindrocharis</i>	AB	F
<i>diligendus</i>	<i>Monoferonia</i>	AB	F
<i>burmeisteri</i>	<i>Cheporus</i>	AB	F
<i>cristatus</i>	<i>Pterostichus</i>	AB	F
<i>panzeri</i>	<i>Platypterus</i>	AB	F
<i>jurinei</i>	<i>Oreophilus</i>	AB	F

¹ Data were compiled from personal observations and papers including those of Larsson (1939), Lindroth (1945), Habu & Sadanaga (1965, 1971), Paarmann (1966), Weidemann (1971), Luff (1973), Goulet (1974), Lakhmanov & Kotomenko (1974), den Boer (1977), Thiele (1977), De Zordo (1979), Jørum (1980) and Geiler (1981).

² SB: spring breeder; AB: autumn breeder

³ F: forests; O: open places (fields, ditches, roadsides, etc.); W: wet habitats (marshes, swamps, river banks, etc.)

produces in July and August and this portion hibernates as larvae. A smaller portion of the population, mainly adults reproducing a second time, reproduces in May and their larvae mature during the summer. Finally, den Boer (1977) reported that the species reproduces in June and July and that the new generation appears in autumn. Until a detailed study is completed, the life cycle type of *P. lepidus* remains uncertain.

Most other groups of Carabidae display a constancy in breeding type (see den Boer, 1980) that is similar to the constancy within subgenera of *Pterostichus*. For example, data available on species of *Oreocarabus* Géhin (Hürka, 1973), *Scaphinotus* Dejean (Greene, 1975; pers. obs.), *Nebria* Latreille and *Leistus* Frölich (Larsson, 1939; Lindroth, 1945), *Patrobis* Dejean (Carter, 1981; Refseth, 1980), *Calathus* Bonelli (Kürka, 1972) and *Bradytus* Stephens (Hürka & Ducháč, 1980) show that they belong to the autumn breeder type with larval diapause. Species of *Carabus* s.str. with the exception of *C. monilis* Fabricius (Hürka, 1973), *Ohomopterus* Reitter (Sota, 1985), *Elaphrus* Fabricius with the possible exception of *E. viridis* Horn (Goulet, pers. comm.), *Europhilus* Chaudoir (Larsson, 1939; Wasner, 1979), and *Anisodactylus* Dejean (pers. obs.) are spring breeders with continuous larval development.

HABITAT DISTRIBUTION AND TYPES OF LIFE CYCLE

A correlation between the type of life cycle and the type of habitat has been noted by some authors, including Larsson (1939), Greenslade (1965), Murdoch (1967), Thiele & Weber (1968) and Loreau (1978). The proportion of spring breeders is greater in wet and open habitats and that of autumn breeders in forest habitats (Thiele, 1977). A similar correlation is evident among members of *Pterostichus* (Table I). All species studied living in wet and open habitats, except for a few ubiquitous species, are spring breeders and 18 of 24 species (75%) inhabiting forests are autumn breeders.

Andersen (1984) recently pointed out that, for the Fennoscandian carabids, there is a significant positive correlation between the ratio of spring breeders (called imaginal hibernators by Andersen after Lindroth, 1949) and the mean air temperatures during the summer. At the same time, Andersen found no evidence supporting the generally accepted view (see Larsson, 1939; Lindroth, 1949; Heydemann, 1962; Thiele, 1977) that the proportion of autumn breeders (called larval hibernators) is greater in Atlantic climates than in continental ones. Such possible correlation between the life cycle types and the geographical distribution of the species has not been considered here for members of *Pterostichus*.

EVOLUTIONARY CONSIDERATIONS

Paarmann (1979) stated that the spring breeder type is likely to represent the derived condition within the Carabidae because the control of gonadal dormancy in these species is complex. Such argument, however, is not justifiable.

Actually, the question of which of the reproductive types represent the derived condition within the genus *Pterostichus* is difficult to answer. Both outgroup and ingroup comparisons, the techniques most widely used for determining the polarity of characters, are useless in this situation for the following reasons. Information on the life history of members of Pterostichini, outside the genus *Pterostichus*, is restricted to a few species of *Abacetus* Dejean and *Abax* Bonelli (see Thiele, 1977; Paarmann, 1979); within the tribes assumed to be closely related to the Pterostichini, such as the Zabirini and Platynini, both reproductive types are found; the relationships within the numerous supraspecific taxa of the genus *Pterostichus* are not yet established. On the other hand, since evolution of Carabidae probably proceeded from wet (especially riparian) habitats to mesic ones like forests (see Erwin, 1979), it is more likely that autumn breeding is the derived condition with spring breeding the ancestral condition.

Whichever type represents the derived condition, the character itself has limited use for phylogenetic inference within *Pterostichus*. Considering that both reproductive types are widely distributed within the family, the apomorphic condition is likely to be subject to convergence.

Conclusion

Published data show that two basic types of life cycle occur within members of *Pterostichus* from temperate and boreal regions: the "spring breeder" type without larval diapause and the "autumn breeder" type with larval diapause. Species of the first group reproduce in spring and early summer and hibernate in the adult stage. They are usually found in open and wet habitats. Species of the second group reproduce mainly in summer and hibernate in the adult and larval stages. They occur mainly in forested habitats.

The present picture of the reproductive types within the genus *Pterostichus* is probably oversimplified. I have little doubt that information on the control of the maturation of the gonads will add a new dimension to the problem. Already, the data presented here suggest that the development of the ovaries in *P. honestus* is different from that in other spring breeders studied. Unfortunately, such information on the maturation of the gonads are available for only a few species.

Acknowledgments

I thank H. Goulet of this Centre for discussing ideas related to this project. The manuscript was critically read by J. M. Campbell, H. Goulet and A. Smetana of the Biosystematics Research Centre, Ottawa, and G. E. Ball of the University of Alberta, Edmonton.

References

- ANDERSEN, J., 1984. A re-analysis of the relationships between life cycle patterns and the geographical distribution of Fennoscandian carabid beetles. — *J. Biogeography*, 11: 479-489.
- BARLOW, C. A., 1970. Phenology and distribution of some *Pterostichus* (Coleoptera: Carabidae) of eastern Canada. — *J. N.Y. ent. Soc.*, 78: 215-236.
- BOUSQUET, Y., 1983. Brood care in *Pterostichus (Monoferonia) diligendus* Chaudoir (Coleoptera: Carabidae). — *Coleopt. Bull.*, 37: 307-308.
- BOUSQUET, Y., 1985. Morphologie comparée des larves de *Pterostichini* (Coleoptera: Carabidae): descriptions et tables de détermination des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord. — *Naturaliste can.*, 112: 191-251.
- BOUSQUET, Y. & J.-G. PILON, 1977. Activité saisonnière de quelques coléoptères Carabidae du Québec. — *Anns Soc. ent. Québec.*, 22: 40-58.
- CARTER, A., 1981. Aspects of the comparative ecology of populations of four *Patrobus* species (Coleoptera: Carabidae: Patrobini) at George Lake, Alberta. — *Quaest. ent.*, 17: 235-249.
- DEN BOER, P. J., 1977. Dispersal power and survival: carabids in a cultivated countryside. "Miscellaneous papers 14. Landbouwhogeschool Wageningen". — H. Veenman & Zonen B. V., The Netherlands, 190 p.
- DEN BOER, P. J., 1980. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. — *Neth. J. Zool.*, 30: 278-306.
- DE ZORDO, I., 1979. Phänologie von Carabiden im Hochgebirge Tirols (Obergurgl, Österreich) (Insecta: Coleoptera). — *Ber. naturw.-med. Ver. Innsb.*, 66: 73-83.
- ERWIN, T. L., 1979. Thoughts on the evolutionary history of ground beetles: hypotheses generated from comparative faunal analyses of lowland forest sites in temperate and tropical regions. — Pages 539-587 in T. L. Erwin, G. E. Ball, D. R. Whitehead & A. L. Halpern (eds.). *Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification*. Dr. W. Junk bv Publishers, Boston, 635 p.
- ERWIN, T. L., D. R. WHITEHEAD & G. E. BALL, 1977. Family 4. Carabidae, the ground beetles. — Pages 4.1-4.68 in R. E. Blackwelder & R. H. Arnett Jr. (eds.). *Checklist of the beetles of Canada, United States, Mexico, Central America, and the West Indies* (yellow version). World Digest Publications, Kinderhook (N.Y.).
- GEILER, H., 1981. Zur Entwicklung von *Pterostichus panzeri* (Panzer, 1805) (Insecta: Coleoptera: Carabidae). — *Ber. naturw.-med. Ver. Innsb.*, 68: 125-136.
- GOULET, H., 1974. Biology and relationships of *Pterostichus adstrictus* Eschscholtz and *Pterostichus pennsylvanicus* LeConte (Coleoptera: Carabidae). — *Quaest. ent.*, 10: 3-33.
- GREENE, A., 1975. Biology of the five species of *Cydrini* (Coleoptera: Carabidae) in the steppe region of southeastern Washington. — *Melandria*, 19: 1-43.
- GREENSLADE, P. J. M., 1965. On the ecology of some British carabid beetles with special reference to life histories. — *Trans. Soc. Br. Ent.*, 16: 149-179.
- HABU, A. & K. SADANAGA, 1965. Illustrations for identification of larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) [in Japanese]. — *Bull. natn. Inst. agric. Sci. Ser. C*, 19: 81-216.
- HABU, A. & K. SADANAGA, 1971. Descriptions of some larvae of the Carabidae found in cultivated fields and paddy-fields (III) [in Japanese]. — *Kontyû*, 39: 159-166.
- HEYDEMANN, B., 1962. Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Vergleichend-ökologische Untersuchungen an der Nordseeküste. II. Teil: Käfer (Coleoptera). — *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, 11: 765-964.
- HSIN, C.-Y., L. G. SELLERS & P. A. DAHM, 1979. Seasonal activity of carabids and the toxicity of carbofuran and terbufos to *Pterostichus chalcites*. — *Environ. Ent.*, 8: 154-159.
- HÛRKA, K., 1973. Fortpflanzung und Entwicklung der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. — *Stud. CSAV*, 9: 1-78.
- HÛRKA, K. & V. DUCHÁČ, 1980. Larvae and the breeding type of the central European species of the subgenera *Bradytus* and *Pseudobradytus* (Coleoptera, Carabidae, *Amara*). — *Věst. čsl. Spol. zool.*, 44: 166-182.
- JØRUM, P., 1980. Life cycles and annual activity patterns of *Pterostichus melanarius* (Illig.) and *P. niger* (Schall.) (Coleoptera: Carabidae) in a Danish beech wood. — *Ent. Meddr.*, 48: 19-25.
- KIRK, V. M., 1971. Biological studies of a ground beetle, *Pterostichus lucublandus*. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 64: 540-544.
- KIRK, V. M., 1975. Biology of *Pterostichus chalcites*, a ground beetle of cropland. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 68: 855-858.
- KREHAN, I., 1970. Die Steuerung von Jahresrhythmik und Diapause bei Larval- und Imagoüberwinterern der Gattung *Pterostichus* (Col., Carab.). — *Oecologia (Berl.)*, 6: 58-105.
- KÛRKA, A., 1972. Bionomy of the Czechoslovak species of the genus *Calathus* Bon., with notes on their rearing (Coleoptera: Carabidae). — *Věst. čsl. Spol. zool.*, 36: 101-114.
- LAKHMANOV, V. P. & V. Z. KOTOMENKO, 1974. Biological characteristics of mass species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Tselinograd oblast [in Russian]. — *Zool. Zh.*, 53: 1636-1648.
- LARSSON, S. G., 1939. Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. — *Ent. Medd.*, 20: 277-560.
- LEVESQUE, C., J.-G. PILON, J. DUBÉ & G.-Y. LEVESQUE, 1979. Phénologie et activité locomotrice

- de coléoptères Carabidae des Laurentides (Québec). — *Naturaliste can.*, 106: 355-368.
- LIEBHERR, J. & J. MAHAR, 1979. The carabid fauna of the upland oak forest in Michigan: survey and analysis. — *Coleopta Bull.*, 33: 183-197.
- LINDROTH, C. H., 1945. Die Fennoskandischen Carabidae: Eine tiergeographische Studie. I. Spezieller Teil. — *Kingl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handling, Ser. B*, 4: 1-709.
- LINDROTH, C. H., 1949. Die Fennoskandischen Carabidae: Eine tiergeographische Studie. III. Allgemeiner Teil. — *Kingl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handling, Ser. B*, 4: 1-911.
- LOREAU, M., 1978. Étude de la distribution des Carabidae dans la Vallée du Viroin (Belgique). — *Annis Soc. r. zool. Belg.*, 107: 129-146.
- LUFF, M. L., 1973. The annual activity pattern and life cycle of *Pterostichus madidus* (F.) (Col., Carabidae). — *Ent. Scand.*, 4: 259-273.
- MURDOCH, W. W., 1967. Life history patterns of some British Carabidae (Coleoptera) and their ecological significance. — *Oikos*, 18: 25-32.
- PAARMANN, W., 1966. Vergleichende Untersuchungen über die Bindung zweier Carabidenarten (*P. angustatus* Dft. und *P. oblongopunctatus* F.) and ihre verschiedenen Lebensräume. — *Z. wiss. Zool.*, 174: 83-176.
- PAARMANN, W., 1979. Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in carabid beetles of the different climatic zones. — Pages 119-132 in P. J. Den Boer, H. U. Thiele & F. Weber (eds.). On the evolution of behaviour in carabid beetles. "Miscellaneous papers 18. Landbouwhogeschool Wageningen". H. Veenman & B.V. Zonen, The Netherlands, 222 p.
- REFSETH, D., 1980. Differences in seasonal activity pattern and breeding time of *Patrobis atrorufus* (Carabidae) in central Norway. — *Holarctic Ecol.*, 3: 87-90.
- RIVARD, I., 1964. Observations on the breeding periods of some ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in eastern Ontario. — *Can. J. Zool.*, 42: 1081-1084.
- SCHJØTZ-CHRISTENSEN, B., 1965. Biology and population studies of Carabidae of the Corynephorum. — *Nat. Jutlandica*, 11: 1-173.
- SOTA, T., 1985. Life history patterns of carabid beetles belonging to the subtribe Carabina (Coleoptera, Carabidae) in the Kinki District, western Japan. — *Kontyû*, 53: 370-378.
- THIELE, H. U., 1966. Einflüsse der Photoperiode auf die Diapause von Carabiden. — *Z. angew. Ent.*, 58: 143-149.
- THIELE, H. U., 1968. Formen der Diapausesteuerung bei Carabiden. — *Verh. dt. zool. Ges. Heidelberg*, 1967: 358-364.
- THIELE, H. U., 1975. Interactions between photoperiodism and temperature with respect to the control of dormancy in the adult stage of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae): I. Experiments on gonad maturation under different climatic conditions in the laboratory. — *Oecologia (Berl.)*, 19: 39-47.
- THIELE, H. U., 1977. Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. — *Zoophysiology and Ecology*, vol. 10. Springer-Verlag, New York, 369 p.
- THIELE, H. U., 1979. Relationships between annual and daily rhythms, climatic demands and habitat selection in carabid beetles. — Pages 449-470 in T. L. Erwin, G. E. Ball, D. R. Whitehead & A. L. Halpern (eds.). Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification. Dr. W. Junk bv Publishers, Boston, 635 p.
- THIELE, H. U. & F. WEBER, 1968. Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. — *Oecologia (Berl.)*, 1: 315-355.
- WASNER, U. von, 1979. Zur Ökologie und Biologie sympatrischer *Agonum (Europhilus)* — Arten (Carabidae, Coleoptera): I. Individualentwicklung und Gonadenreifung, Generationsaufbau, Eiproduktion und Fruchtbarkeit. — *Zool. Jb. Syst.*, 106: 105-123.
- WEIDEMANN, G., 1971. Zur Biologie von *Pterostichus metallicus* F. (Coleoptera, Carabidae). — *Faun.-Ökol. Mitt.*, 4: 30-36.

SEED BANKS OF *VACCINIUM ANGUSTIFOLIUM* AITON ON MANAGED AND UNMANAGED BARRENS IN NOVA SCOTIA

S. L. WESLEY, N. M. HILL¹ and S. P. VANDER KLOET

Department of Biology, Acadia University

Wolfville (Nova Scotia) B0P 1X0

Résumé

À trois reprises pendant la saison de croissance, on a estimé les réservoirs de graines enfouies de *Vaccinium angustifolium* dans des landes de la Nouvelle-Écosse. Ce bleuët était l'espèce dominante dans 4 des 6 aires choisies, mais 1% seulement des graines qui ont germé appartenaient à cette espèce. Bien qu'un taux de germination de 85% soit atteint deux ans après un enfouissement expérimental des graines, il n'y a pas persistance en nature. Le faible nombre de plantules peut être accru par la dispersion des graines que font les oiseaux.

Abstract

Estimates of the seed bank of *Vaccinium angustifolium*, were conducted on both managed and unmanaged barrens in Nova Scotia, at three times during the growing season. The lowbush blueberry was a dominant species in the vegetation at 4 of 6 sites, but only about 1% of the total seeds that germinated were *V. angustifolium*. *V. angustifolium* has a non-persistent seed bank in nature although 85% germination of experimentally buried seed occurred 2 years after burial. Seedling numbers are low in the field but may be improved when seed is dispersed by birds.

Introduction

The blueberries, *Vaccinium* section *Cyanococcus* A. Gray, are important small fruit crops in Nova Scotia (Hall, 1978); especially so is the lowbush blueberry, *V. angustifolium* Aiton, a common species in both natural and managed barrens in the province (Hall *et al.*, 1979). The lowbush blueberry becomes established on abandoned farmland and meadows initially from seedling (Vander Kloet, 1976; Hall *et al.*, 1979). Hall *et al.* (1979) have evidence to suggest that germination and seedling establishment take place in autumn. Otherwise not much is known about the role that the seed bank plays in the regenerative strategy of the vegetatively spreading shrub, *V. angustifolium*.

The importance of the seed bank in *Vaccinium* spp. is not clear; estimates of seed bank sizes vary as do the location of the studies and also the time of year at which they were conducted. Milton (1935) estimated that dry meadow soil of Wales, collected in spring, contained 300 buried viable seeds per square metre of *V. myrtillus* L. However Oosting & Humphrey (1940) who col-

lected soil in November from various successional seres and the adjacent mature oak-hickory forest, in North Carolina, found only one *Vaccinium* sp. seedling. Johnson (1975) took cores from June to August from spruce-jackpine forests where *V. uliginosum* L. and *V. vitis-idaea* L. were understory shrubs, and recorded no seedlings of the former, and the "viable" buried seed of *V. vitis-idaea* failed to germinate. Similarly McGraw (1980) found no *Vaccinium* seed bank in soil samples collected in August, of cotton grass tundra in Alaska, although both *V. uliginosum* and *V. vitis-idaea* were represented in the vegetation. A study of Swedish taiga by Granström (1982) revealed 270 ± 200 seedlings/m² of *V. myrtillus*, but few of either *V. uliginosum* or *V. vitis-idaea*. Morash & Freedman (1983) collected soil cores from recently clear-cut and mature hardwood forest areas in Nova Scotia, in November, that yielded 13 viable *V. myrtilloides* Michx. seeds per square metre only.

We were interested in determining the potential for regeneration of the lowbush blueberry, *V. angustifolium*, through the seed bank on barrens that were actually being commercially managed and also on natural barrens. Samples were taken at three times of the year because the seed banks of many species (e.g. various forest trees) are

¹ Present address: Department of Biology, Dalhousie University, Halifax (Nova Scotia) B3H 4J1.

known to fluctuate seasonally (Grime, 1979), and this may influence the way that these species should be managed.

Methods

NATURAL BLUEBERRY HABITATS

Three habitats in the sand plains between Kingston and Auburn of Kings Co., Nova Scotia, were studied: a) a dry sand barren; b) a raised bog; and c) the ecotone between the barren and bog. The sand barren soils had little organic matter, the raised bog soil was sphagnum peat overlain by a deep litter layer, and the ecotone soil was chiefly coarse sand mixed with peat, which was inundated in both winter and spring. The sand plain region has a history of fire and different shrub communities have succeeded in the three habitats studied.

MANAGED BLUEBERRY BARRENS

Managed blueberry barrens are proclimaxes (Grime, 1979), succession is arrested by the routine burning at two-year intervals, that follows the commercial harvesting of the berries. The two study sites were of different soil origin and in different forest regions of Nova Scotia (after Rowe, 1972).

Site one, at Gore, Hants Co., is in the Atlantic Uplands forest. Soil of the A horizon is loamy clay underlain by a clay C horizon; drainage is poor. Two adjacent fields in alternate stages of management were studied: field A was in the harvest year, and field B was in the first vegetative year following burning in the previous autumn (1981). The fields were privately owned and managed by Mr. L. Powell.

Site two, at Earltown, Pictou Co., is in the Cobequid Mountain forest. The A horizon soil is a sandy loam, underlain by a clay-loam C horizon. This field was in the first vegetative year following burning in the previous autumn (1981). This barren was rented to growers by Scott Paper Co.

SEED BANK ESTIMATIONS

Germination

Soil for seed bank estimations was taken in spring (May), summer (July-August), and autumn (October-November), for each study site except on Gore barren A, where the summer sampling was omitted because of the potential of damage in the crop year. On each occasion, at each site, three samples of 25 randomly chosen cores (each 2.54 cm² in area, 10 cm in depth) were collected (one sample only was taken for sites A and B of the natural barrens). Cores were divided when taken, into shallow (0-5 cm) and deep (5-10 cm)

soil layers, and soil from each sample from these two layers was bagged and processed separately. Litter and rhizomes were discarded. The soil of each layer of a sample was mixed with an equal part of sterilized sand and the mixture spread over sterilized sand (2 cm deep) over a 645 cm² area in a plastic tray. Trays of sterilized soil were used to check for contamination. All trays were kept moist in a greenhouse, illuminated by fluorescent lamps to give 16 hours of lighting a day.

Seedlings were removed and recorded when identified. Representatives of unknowns were transplanted and grown to recognizable stage. Representatives of all species that germinated in this study were grown to maturity and are housed at ACAD. In winter, soil samples that had been collected in spring were placed in an adjacent greenhouse at ambient temperature and natural photoperiod for one month. These were returned to the heated greenhouse afterwards where the summer and autumn samples were continuously housed. All trays were maintained for at least 8 months and only discarded when no seedling emergence had been observed for at least one month.

Direct examination of soil cores

Fifteen cores (0-10 cm) were taken each from Gore A and B, in May of 1982. Cores were dissected under a binocular microscope and firm seeds of *V. angustifolium* were counted as being viable.

FIELD SEEDLING COUNTS

V. angustifolium seedlings were counted in October, 1982, in 1-square-metre quadrats thrown in the central areas (12 quadrats) and at the edges (16 quadrats) of barrens Gore A and B.

EXPERIMENTAL BURIAL OF SEEDS

Lots of 250 *V. angustifolium* seeds, were washed clean of the surrounding berry pulp, dried, and placed in small open vials. The vials were packed in moist sand in mason jars that were buried 25 cm below the soil surface. Jars were removed as needed and 250 seeds were sown in four-inches pots. Germination rate and developmental stages were recorded.

VEGETATION COVER

Vegetative cover of the communities studied was estimated at the same time as seed bank estimates were performed. Twenty five randomly chosen 1-square-metre quadrats were described on each occasion after Braun-Blanquet (1965). Cover and numerical estimations were integrated into one modified scale (Maarel, 1979) that weights lower values of the original scale. The modified values for individual species for each quadrat

were summed over the three sampling occasions (two samplings only, spring and autumn, on Gore A) and an average cover value was obtained. Cover for different groupings in the vegetation was obtained in the same way.

Results

V. angustifolium contributed much to plant cover in two of the three natural barrens (raised bog an ecotone) and in all of the managed barrens (Table I). The natural barrens were chiefly shrub communities; whereas the combined cover of monocotyledons and broadleaved herbs was at least two times the shrub cover on all managed barrens.

Low *V. angustifolium* seedling densities were found at managed barrens Gore A and B. Seedlings were found predominantly along the margins of the barrens ($7.8 + 3.4$ seedlings/m² for Gore A and B collectively); few were found in the central areas of the barrens ($0.66 + 0.21$ seedlings/m²).

Seed banks of *V. angustifolium* were small in contrast to the large total seed banks including all species (Table II). Smallest *V. angustifolium* seed banks were found at the natural barrens, in fact *V. angustifolium* seedlings germinated only from soils of the ecotone area. *V. angustifolium* seed banks in the managed barrens were largely restricted to the shallow soil layer (97% of seed bank), and exhibited large seasonal fluctuations. Seed banks were maximal at both first year barrens (first season after burning) in spring or summer, and low seed banks (< 157 seeds/m²) were found in autumn (Table III). The *V. angustifolium* seed bank was low in the second year barren at Gore (Gore A) in spring, higher seed banks (> 500 seeds/m²) were found in autumn following commercial harvesting of the barren.

Microscopic examination of soil cores from Gore A and B, resulted in a seed bank estimate for *V. angustifolium* of 1592 seeds/m², 6.75 times larger than that estimated by the germination method (236 seeds/m², average for Gore A and B), conducted at the same time of year (May, 1982).

The total seed banks (all species) were greater on the managed barrens at Gore (53,991 and 36,855 seeds/m² at Gore A and B respectively) and Earltown (11,167 seeds/m²) than on the natural barrens (Table II). On average, 84% of these seed banks consisted of seed banks of species with low cover value in the vegetation (Table II). The total seed banks of natural barrens were lower and on average 78% of the total seed banks consisted of seed banks of species with high cover value in the vegetation.

The large total seed banks of the managed barrens were well distributed throughout the soil layers; the ratio of the seed bank in the shallow layer to that in the deep was 1.2:1 and 1.1:1 at Gore A and B respectively, and 2:1 at Earltown. The smaller seed banks at the natural barrens were primarily in the shallow soil layer (shallow to deep seed bank ratios were 7.7:1, 4:1, and 20:1 for the sand barren, the bog, and ecotone respectively).

Less than 25% of *V. angustifolium* seed that had been experimentally buried, germinated after exhumations in the first year after burial (Table IV). After two years burial, 85% of seeds exhumed germinated. Seeds were still viable after 3 years but germination had dropped to 27%, and a concomitant increase in time for radicle emergence was also noted.

Discussion

V. angustifolium was the dominant species in the vegetation of all the managed barrens and of the ecotone of the natural barrens; but its seed banks (averaged over the season) were disproportionately small. No or negligible seed banks were found on the natural barrens, although these were sampled in spring, summer, and autumn. This may be because reproductive effort in these areas is low; no blossoms were observed throughout this study on *V. angustifolium* growing in the raised bog. Berry production is high, however, on managed sites (ca. 5200 seeds/m²; Wesley, 1985).

Managed barrens are burnt every two years. The *V. angustifolium* seed banks studied here are non-persistent; seed banks were highest at the beginning of the first year after burning, but appear to have been exhausted by autumn at both the locations studied. On the second year barren in spring, one and a half years without seed input, the *V. angustifolium* seed bank was low, and was replenished in autumn by seed rain.

The estimates by the germination method are conservative. Seed banks estimated by examination of soil cores were about 7 times larger than those obtained by the germination method at the same time of year. Dormancy of buried seed of *V. angustifolium* might partly account for the discrepancy between methods. Our experiments show that seeds of *V. angustifolium* will germinate readily fresh from the berry but appear to acquire dormancy when seed is buried. This dormancy is lost after two years burial when 85% germination of buried seed was found. Latimer & Smith (1938) have previously reported the same phenomenon with this species.

TABLE I
Vegetation cover* of natural and managed blueberry barrens in Nova Scotia

	Kingston natural barrens			Managed barrens		
	Sand plain	Raised bog	Ecotone	Gore A	Gore B	Earltown
Bare ground**	0.80	4.00	0.55	0.12	0.11	0.13
Total plant cover	8.84	10.01	7.79	11.12	10.52	9.85
Lichens	2.70	1.94	1.01	0.02	0.01	0.008
Bryophytes	0.018	0.89	1.37	1.35	1.35	0.94
Pteridophytes	— —	— —	— —	0.024 (2)	0.07 (2)	0.40 (1)
Pinaceae	0.008 (1)***	0.098 (2)	0.79 (2)	— —	0.002 (1)	— —
Angiosperms						
Monocotyledons	0.106 (5)	0.026 (3)	0.14 (2)	4.89 (18)	4.33 (19)	2.02 (15)
Dicotyledons						
Trees	0.005 (1)	—	0.75 (1)	0.013 (2)	0.04 (2)	—
Shrubs	5.905 (6)	7.06 (6)	3.71 (7)	3.09 (10)	2.81 (14)	2.60 (5)
Herbs	0.11 (2)	— —	0.02 (1)	1.46 (21)	1.90 (32)	3.88 (20)
Unknown	— —	— —	— —	0.27 —	0.005 —	— —
Cover of dominants****	3.50	2.71	1.46	1.99	0.99	2.46
	<i>Corema conradii</i>	<i>Kalmia angustifolia</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>
	1.42	2.58	1.13	1.70	0.99	1.71
	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	<i>Rhododendron canadense</i>	<i>Corema conradii</i>	<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	<i>Hieracium pilosella</i>
	0.50	1.45	0.68	1.10	0.94	1.40
	<i>Hudsonia ericoides</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Kalmia angustifolia</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Danthonia spicata</i>
	0.48		0.76	0.68	0.92	0.73
	<i>Myrica asplenifolia</i>		<i>Pinus resinosa</i>	<i>Kalmia angustifolia</i>	<i>Danthonia spicata</i>	<i>Solidago puberula</i>
			0.75			0.40
			<i>Betula populifolia</i>			<i>Lycopodium flabelliforme</i>

* Cover values are averages of seasonal, modified Braun-Blanquet values (see Methods).

** Includes rock and litter.

*** Bracketed numbers are numbers of species in a given category.

**** Dominance equals a cover value ≥ 0.40 .

TABLE II

Seed bank data from three Nova Scotia barrens based on estimates from spring, summer and autumnal samples

	Natural barrens			Managed barrens		
	Sand plain	Raised bog	Ecotone	Gore A	Gore B	Earltown
Total seeds germinated/m ² *	8080	4457	5150	53,991	36,855	11,167
Ratio in shallow and deep soil layers	7.56:1	4:1	20:1	1.24:1	1.06:1	2:1
Blueberry seeds germinated/m ² (shallow)	nil	nil	52	288	420	525
Blueberry seeds germinated/m ² (deep)	nil	nil	nil	nil	35	nil
Percent of seedbank belonging to species with high cover**	81.8	78.8	73.6	7.8	10.6	28.4
No. of species in the seedbank	11	6	19	33	40	34
Major seedbank contributors***	<i>Corema conradii</i>	<i>Rhododendron canadense</i> <i>Kalmia angustifolia</i> <i>Chamaedaphne calyculata</i>	<i>Corema conradii</i>	<i>Juncus bufonius</i> <i>Juncus tenuis</i> <i>Potentilla simplex</i> <i>Luzula multiflora</i> <i>Hypericum canadense</i>	<i>Juncus bufonius</i> <i>Juncus tenuis</i> <i>Luzula multiflora</i> <i>Potentilla simplex</i> <i>Hypericum canadense</i>	<i>Juncus bufonius</i> <i>Juncus tenuis</i> <i>Danthonia spicata</i> <i>Oenothera perennis</i> <i>Vaccinium angustifolium</i> <i>Luzula multiflora</i>

* Mean of 3 totals (2 only at Gore B) estimated in spring, summer, and autumn.

** i.e. Braun-blauquet cover value of ≥ 0.40 .

*** The species that comprise at least 75% of the total seedbank.

TABLE III
Seed banks of *Vaccinium angustifolium* on natural and managed barrens

Site	Disturbance + management	Seed bank* (seeds germinated/m ²)		
		Soil collection time		
		Spring	Summer	Autumn
Natural** barrens				
Ecotone	flooding	S***0 D 0	105 (91) 0	52 (91) 0
Managed barrens				
Gore A	crop 1980 harvest 1980 burnt spring 1981	S 52 (91) D 0	N.S.****	525 (481) 0
Gore B	crop 1981 harvest 1981 burnt fall 1981	S 315 (157) D 105 (91)	787 (315) 0	157 (157) 0
Earltown	crop 1981 no harvest burnt fall 1981	S 1312 (506) D 0	157 (157) 0	105 (91) 0

* Seed bank mean of three samples (each of 25 soil cores) given; standard deviation is beside in parentheses.

** Seed banks of *Vaccinium angustifolium* were found only at the ecotone of the natural barrens.

*** S is the seed bank in the shallow soil layer (0-5 cm); D is the seed bank of the deep layer (5-10 cm).

**** Not sampled because of potential damage to crop.

Other species with non-persistent seed bank strategies exhibit a persistent bank of seedlings (Grime, 1979). *V. angustifolium* does not appear to do so; we found very few seedlings in the central areas of the managed barrens at Gore. Hall *et al.* (1979) also found few *V. angustifolium* seedlings (1.1 + 0.39 seedling/m²) on abandoned fields although the species was well represented in the vegetation. Higher densities were found on the edges of the barrens (close to two orders of

magnitude lower than the seed banks at their seasonal maximum) where suitable perches for birds also occurred. Holthuijzen & Sharik (1985) have reported that a shadow of *Juniperus virginiana* seeds occurs below bird perches.

We have observed robins eating 15-20 berries per minute on blueberry barrens (also see Eaton, 1956). Crossland (1986) found a 15% decrease in germination of *V. angustifolium* seeds after

TABLE IV
Germination of exhumed *Vaccinium angustifolium* seeds buried on 27 July 1982¹

Exhumation (date)	Number of replicates	Seeds sown/pot	Germination ² (%)	First radicle emerges (days)	First cotyledon (days)	First leaf emerges (days)
Control	4	40	(14) 50 (86)	18 ± 3	26 ± 3	38 ± 4
5 November 82	4	250	(0) 13 (22)	39 ± 15	48 ± 17	67 ± 21
14 April 83	4	250	(5) 24 (38)	11 ± 3	20 ± 2	35 ± 11
4 August 83	4	250	(3) 20 (29)	15 ± 3	21 ± 3	35 ± 3
16 April 84	4	250	(0) 4.3 (8.1)	20 ± 4	34 ± 4	59 ± 22
24 July 84	8	250	(66) 85 (97)	11 ± 2	16 ± 3	32 ± 3
25 April 85	8	250	(5) 27 (41)	19 ± 3	25 ± 6	34 ± 3

¹ Seed provenance West Gore and Earlton, Nova Scotia.

² Upper and lower range are in parentheses.

ingestion by robins, as Krefling & Roe (1949) had reported for *V. myrtilloides*; but the resulting seedlings were significantly more vigorous in stem production and flower bud initiation than were seedlings from non-ingested seeds. The seeds contained in the moist, nutrient rich faeces have greatly improved chances for successful establishment (Vander Kloet, 1976). The higher seedling densities at the barren edges is therefore not surprising. Other factors such as the timing of burning and harvesting of commercial barrens, however, will influence seedling survival as well as the total seed bank size.

Successful regeneration of *V. angustifolium* through seed appears tenuous in light of its non-persistent seed bank; however at safe sites (Harper, 1977) such as in a faecal envelope, the rates of seedling survival are probably much improved. Vander Kloet (1985) suggests that colonization of old hayland and abandoned pastures by seed of *V. angustifolium* is apt to be a slow process that often ends in failure. It has been recently found for other bird dispersed taxa that the height of perches available to birds influences the subsequent seed distribution (McDonnell, 1986). In this light it would be instructive to assess the role of the associated successional vegetation in the invasion by *V. angustifolium* of old fields.

References

- BRAUN-BLANQUET, J., 1965. Plant sociology: the study of plant communities. — Trans., rev. and ed. by C. D. Fuller & H. S. Conrad. Hafner, London, 439 p.
- CROSSLAND, D., 1986. The effect of ingestion by robins on germination & seedling vigour of *Vaccinium angustifolium*. — Honours thesis, Acadia University, Wolfville (Nova Scotia), 45 p.
- EATON, E. L., 1956. The spread of blueberry seed through manure and by migrating robins. — Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 69: 293-295.
- GRANSTRÖM, A., 1982. Seed banks in five boreal stands originating between 1810 and 1963. — Can. J. Bot., 60: 1815-1821.
- GRIME, J. P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. — Wiley & Sons, Toronto, 222 p.
- HALL, I. V., 1978. *Vaccinium* species of horticultural importance in Canada. — Hort. Abstr., 48: 442-445.
- HALL, I. V., L. E. AALDERS, N. L. NICKERSON, & S. P. VANDER KLOET, 1979. The biological flora of Canada. 1. *Vaccinium angustifolium* Ait., Sweet Lowbush Blueberry. — Can. Fld Nat., 93: 415-430.
- HARPER, J. L., 1977. Population biology of plants. — Academic Press, London, 892 p.
- HOLTHUIJZEN, A. M. A. & T. L. SHARIK, 1985. The red cedar (*Juniperus virginiana* L.) seed shadow along a fence line. — Am. Midl. Nat., 113: 200-202.
- JOHNSON, E. A., 1975. Buried seed populations in the sub-arctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. — Can. J. Bot., 53: 2933-2941.
- KREFTING, L. W. & E. I. ROE, 1949. The role of some birds and small mammals in seed germination. — Ecol. Monogr., 19: 269-286.
- LATIMER, L. P. & W. W. SMITH, 1938. Improved blueberries. — New Hamps. Agr. exp. Sta. Ext. Circ. no. 215.
- MAAREL, E. VAN DER, 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. — Vegetatio, 38: 143-156.
- MCDONNELL, M. J., 1986. Old field vegetation height and the dispersal pattern of bird disseminated woody plants. — Bull. Torrey bot. Club, 113: 6-11.
- MCGRAW, J. B., 1980. Seed bank size and distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Lake, Alaska. — Can. J. Bot., 58: 1607-1611.
- MILTON, W. E. J., 1935. The buried viable seeds of enclosed and unenclosed hill land. — Welsh Plant Breed. Sta. Series (H), 14: 58-86.
- MORASH, R. & B. FREEDMAN, 1983. Seed banks in several recently clear-cut and mature hardwood forests in Nova Scotia. — Proc. Trans. Nova Scotian Inst. Sci., 33: 85-93.
- OOSTING, H. J. & M. E. HUMPHREY, 1940. Buried viable seeds in a successional series of old field and forest soils. — Bull. Torrey bot. Club, 67: 253-273.
- ROWE, J. S., 1972. Forest regions of Canada. — Publ. Can. For. Serv. Dept. Environment, Ottawa, no. 1300, 172 p.
- VANDER KLOET, S. P., 1976. A comparison of the dispersal and seedling establishment of *Vaccinium angustifolium* (the lowbush blueberry) in Leeds Co., Ontario, and Pictou Co., Nova Scotia. — Can. Fld Nat., 90: 176-180.
- VANDER KLOET, S. P., 1985. Differences in vegetative and reproductive growth among Ontario, Nova Scotia, and Newfoundland populations of *Vaccinium angustifolium* Ait., 113: 397-400.
- WESLEY, S. L., 1985. A study of blueberry seed banks in natural and managed barrens in Nova Scotia. — M.Sc. thesis, Acadia University, Wolfville (Nova Scotia), 97 p.

APPENDIX

Direct germination trails of *V. angustifolium* collected in 1982

Accession #	Date sown.	Seeds sown. #	Germination (%)	First radicle (days)	First cotyledons (days)	First leaf (days)	Trend line (days)
116782	17 July	32	100	17	27	44	—
216782	17 July	50	100	17	27	44	—
218782	19 July	47	74	15	25	42	—
121782	21 July	50	80	19	23	40	—
221782	21 July	15	93	19	23	40	43
T2.1	23 July	52	75	14	21	38	42
T2.2	23 July	39	74	14	21	39	42
123782	24 July	40	27	20	27	48	42
223782	24 July	77	45	16	20	45	42
323782	24 July	38	84	13	20	45	41
127782	28 July	50	96	16	26	41	41
227782	28 July	53	88	12	23	41	41
327782	28 July	52	80	12	23	41	42
C126782	29 July	160	50	18	26	38	42
427782	31 July	83	83	13	20	36	41
527782	31 July	85	77	18	24	38	41
31882	12 August	90	40	16	23	39	42
13882	12 August	31	23	14	25	45	41
61882	12 August	116	55	13	23	39	42
21882	12 August	45	82	13	25	41	42
51882	12 August	83	86	14	23	39	41
81822	12 August	4	100	22	21	63	42
412882	24 August	34	20	16	27	41	45
98882	24 August	32	56	18	27	44	47
108882	26 August	27	11	18	27	54	49
471882	28 August	62	33	14	23	40	51
122882	30 August	63	63	15	27	71	60
422882	30 August	41	80	15	27	71	62
322882	30 August	74	33	14	27	62	63
828882	1 September	121	19	19	31	73	65
928882	1 September	99	33	14	26	55	66
428882	1 September	23	8	19	31	91	68
329882	1 September	60	46	13	27	55	68
1029882	1 September	56	78	12	23	55	70
929882	1 September	86	45	13	23	56	70
528882	1 September	19	89	16	27	69	—
523882	4 September	32	31	13	26	90	—
1429882	8 September	29	62	17	27	79	—
529882	9 September	69	89	12	23	73	—
423882	16 September	78	38	15	27	76	—
		2287	58%	15 ± 3 days	25 ± 3 days	52 ± 16 days	—

OBSERVATIONS SUR LE *GEUM URBANUM* L. DANS LA RÉGION DE QUÉBEC ET DESCRIPTION DE DEUX HYBRIDES

J.-P. BERNARD et R. GAUTHIER

Département de phytologie et Herbar Louis-Marie
Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

La présence du *Geum urbanum* L. est connue aux États-Unis depuis la seconde moitié du XIX^e siècle. Au Canada, il a été signalé plus récemment en Ontario et au Nouveau-Brunswick et vient d'être découvert dans la région de Québec. Compte tenu de la fréquence de cette espèce sur les sites des anciens grands domaines de Sillery, il y a lieu de croire qu'elle y fut introduite en même temps que beaucoup d'autres plantes par les occupants, pour l'aménagement de jardins anglais ou «jardins sauvages». Des observations sur les caractères végétatifs du *Geum urbanum* sont ici consignées. Deux hybrides qu'il a produits avec les *Geum canadense* (*Geum* x *catlingii*) et *Geum laciniatum* (*Geum* x *macneillii*) sont décrits.

Abstract

Geum urbanum L. has been known from the USA since the second half of the XIXth century. In Canada, it was recently reported from Ontario and New Brunswick. It was more recently discovered in Québec, namely in the immediate surroundings of Québec city. From its rather frequent occurrence in ancient British domains in Sillery, it is believed that *Geum urbanum* was introduced along with many other ornamentals, by the owners in their "English gardens" or "wild gardens". Observations on distinct features of *Geum urbanum* are reported. Two hybrids, one with *Geum canadense* (*Geum* x *catlingii*) and the other with *Geum laciniatum* (*Geum* x *macneillii*) are described.

Introduction

Le *Geum urbanum* L. est une espèce eurasiatique présente aussi au nord de l'Afrique. Il a été introduit en Amérique du Nord durant la seconde moitié du XIX^e siècle. La première mention de sa présence en Amérique dans une flore américaine revient à Britton & Brown en 1897 qui affirment qu'il s'est échappé de culture à Cambridge, Massachusetts. Fernald (1910) écrivait à propos de sa présence dans cette localité: «*Geum urbanum* L. is abundantly established by roadsides and borders of fields in the neighborhood of the Botanic Garden in Cambridge. The earliest evidence of this colony is a specimen in the Gray Herbarium collected by Professor L. H. Bailey and labelled Cambridge, Mass., Aug., 1884. Thoroughly established». Peu de temps après, Knowlton & Deane (1918) signalent d'autres récoltes dans le district de Boston, dont celle de W. Deane du 2 juillet 1884 en provenance de Cambridge. Cette dernière récolte est donc la plus ancienne connue d'Amérique. Plus tard, Fernald (1950) ajoutera: «...spreading in dooryards

and on shaded roadsides, locally, about towns of east Massachusetts and east Pennsylvania!». Plus récemment, le *Geum urbanum* a été signalé à Ann Arbor au Michigan (McNeill, 1981) et à Salt Lake County dans l'Utah (Welsh, 1982).

Au Canada, McNeill (1981) cite des récoltes récentes du sud de l'Ontario, dans les comtés de Peel et de York, ainsi qu'une autre plus ancienne de l'Arboretum de la ferme expérimentale centrale d'Ottawa; cette dernière récolte avait aussi été mentionnée par Gillet (1958) et Scoggan (1978-1979). L'espèce a cependant été rayée de la nouvelle liste des plantes vasculaires de la région d'Ottawa-Hull de Gillett & White (1978). Hinds (1981) le signale pour le Nouveau-Brunswick à Woodstock (comté de Carleton). La mention de Cochran (1829) pour la Nouvelle-Écosse est discutée plus loin; Roland & Smith (1969) ne signalent pas cette espèce pour cette province.

Les acronymes utilisés dans le texte pour désigner les herbiers sont ceux proposés dans l'*Index Herbariorum* (Holmgren et al., 1981).

Répartition du *Geum urbanum* au Québec

Au Québec, la présence du *Geum urbanum* a été observée à Sillery au cours de l'été 1982. Cette découverte provoqua la recherche systématique de cette espèce sur la colline de Québec et un examen de tous les spécimens du genre conservés à l'Herbier Louis-Marie (QFA). C'est ainsi que nous avons pu nous rendre compte que le *Geum urbanum* avait déjà été récolté à Sillery même. Le plus ancien spécimen d'herbier retrouvé est la récolte faite par Alexandre Gagnon le 27 juin 1962. Elle provient de l'une des propriétés des Soeurs Augustines (Hospitalières) au sud du chemin Saint-Louis, entre le Séminaire des Pères Maristes et le domaine Cataraqui. Une seconde récolte, classée originellement sous *Geum aleppicum* Jacq. var. *strictum* Ait., fut faite le 18 juin 1964 par Lionel Cinq-Mars et ses collaborateurs en bordure du chemin du Foulon en bas de la falaise.

Baillargeon (1981) signalait pour la première fois le *Geum urbanum* au Québec dans son étude de la flore du promontoire de Québec. Le spécimen justificateur (Cap-Rouge, 10 juillet 1932, H. Roy, s.n. ULF) cité par l'auteur appartient plutôt au *Geum canadense* Jacq.

La répartition de *Geum urbanum* dans la grande région de Québec, c'est-à-dire le territoire couvert par les municipalités de Sillery, de Sainte-Foy et de Québec, apparaît à la figure 1. La liste des spécimens justificateurs est donnée en annexe. La carte de répartition (fig. 1) montre que c'est dans le secteur de l'arrondissement historique de Sillery, notamment dans les anciens grands domaines anglais que se trouvent concentrées les populations du *Geum urbanum* dans la région de Québec. Le *Geum urbanum* y croît en colonies plus ou moins denses et d'étendue variable à l'intérieur des boisés, ainsi que dans les clairières et les sentiers. Dans les endroits défrichés et abandonnés, on le trouve surtout sous les bosquets d'aubépines (*Crataegus* spp.) et de cerisiers (*Prunus* spp.) et à travers les fourrés de ronces (*Rubus* spp.). De plus, on peut l'observer dans les crevasses rocheuses ombragées de la partie supérieure et inférieure de la falaise longeant le fleuve. Dans les zones domiciliaires, il a été observé sous de vieilles haies, sur les pelouses ombragées et parfois même dans les parties négligées, situées surtout au nord des dépendances.

Caractères distinctifs du *Geum urbanum*

Le *Geum urbanum* est une espèce vivace qui passe la première année de son cycle à l'état de rosette. À l'automne, dans certains emplacements légèrement ouverts où d'autres espèces exercent

une faible compétition, des milliers de plantules du *Geum urbanum* (dont les feuilles ressemblent à celles du *Dalibarda repens*) peuvent être observées au sol. Il semble que la majorité des plantules meurent avec l'arrivée de l'hiver, car les populations du *Geum urbanum* ne sont pas plus denses les années subséquentes. Le *Geum urbanum* est une plante plutôt petite et gracile, comme le *Geum canadense*, alors que le *Geum macrophyllum*, auquel il ressemble par les feuilles de la rosette, est plus grand et plus trapu. Le port du *Geum urbanum* varie en fonction du degré de compétition avec d'autres espèces. En faible compétition sur un site récemment aménagé par exemple, chaque souche peut développer jusqu'à six tiges s'étalant de tous les côtés et formant un angle d'environ 45 degrés avec le sol. En compétition moyenne, les tiges sont moins nombreuses. Elles sont d'abord décombantes au début du stade végétatif puis remontent à la verticale pour donner un port urcéolé à la plante. En compétition forte, les tiges sont strictement dressées.

Les stipules des feuilles caulinaires du *Geum urbanum* sont plus larges et plus orbiculaires que celles du *Geum macrophyllum* et du *Geum aleppicum*. Ces stipules sont étroitement lancéolées chez le *Geum canadense* (fig. 2).

Dans la région de Québec, le *Geum urbanum* commence à fleurir environ une semaine plus tôt que le *Geum canadense*. Les pétales sont jaunes chez le premier et blancs chez le second. La couleur des pétales peut cependant se modifier au cours du séchage, les pétales jaunes pouvant blanchir et inversement. D'autre part, les tiges du *Geum canadense* se dessèchent après la floraison alors que celles du *Geum urbanum* demeurent vertes jusqu'aux grandes gelées d'automne (fin d'octobre à Québec). En effet, les tiges du *Geum urbanum* émettent de nombreux rameaux secondaires naissant de l'aisselle des feuilles caulinaires qui fleurissent à leur tour.

Gajewski (1968) mentionne que les infrutescences du *Geum urbanum* possèdent beaucoup moins d'achaines (70) que ceux du *Geum macrophyllum* (250) et du *Geum aleppicum* (200-250). En outre, les infrutescences sont globuleuses chez le *Geum urbanum* alors qu'elles sont ovales chez les deux autres espèces.

Origine possible de l'introduction du *Geum urbanum* à Québec

Nous avons lieu de croire que le *Geum urbanum* a été introduit à Sillery au siècle dernier, avec beaucoup d'autres espèces exotiques (Bernard, en prép.), quand les anciens occupants agrémentèrent leur domaine de «jardins anglais»,

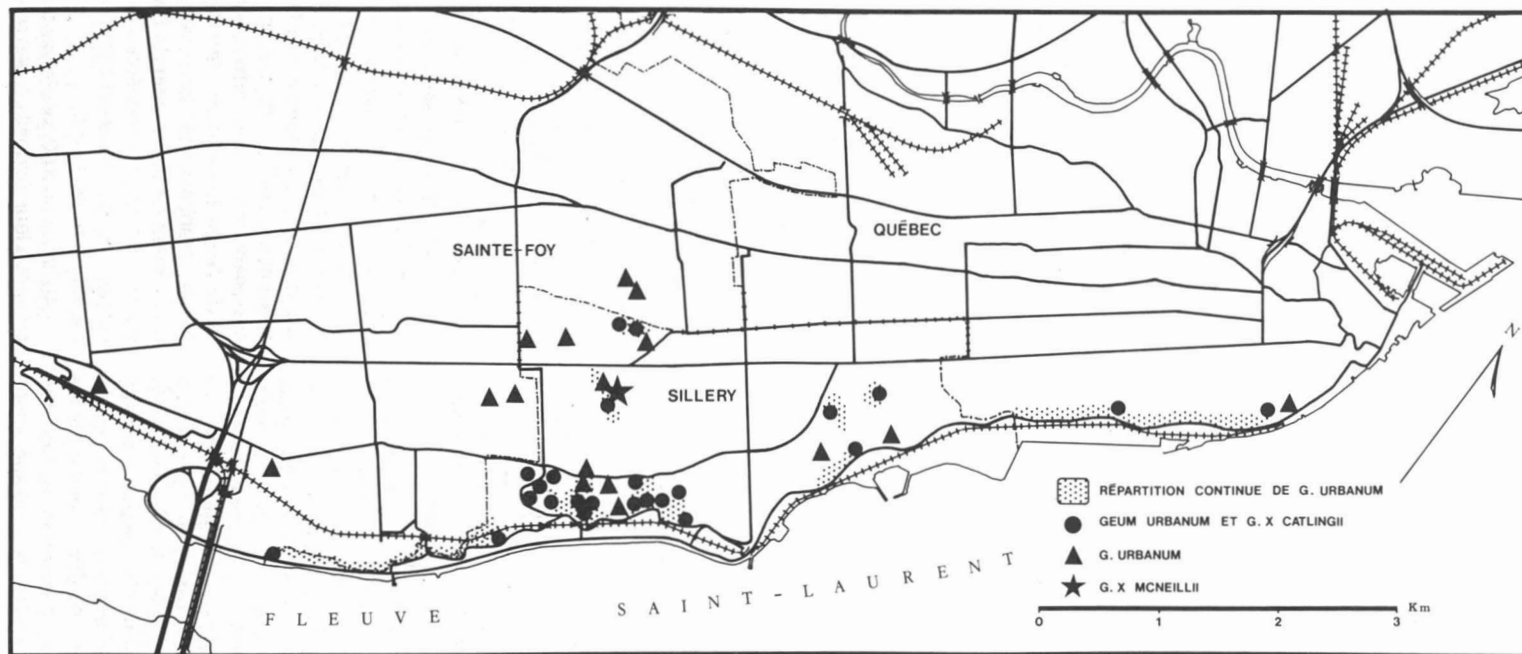


Figure 1. Répartition du *Geum urbanum* L. à Québec, Sillery et Sainte-Foy, Québec.

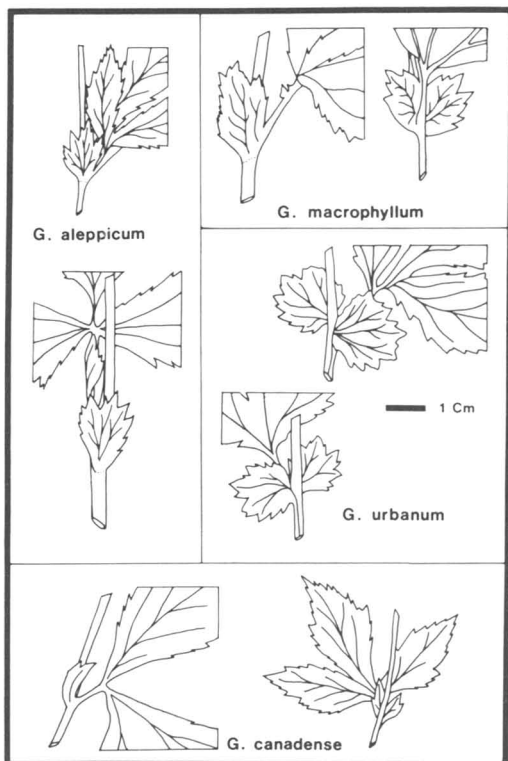


Figure 2. Stipules des *Geum aleppicum*, *Geum canadense*, *Geum macrophyllum* et *Geum urbanum*.

c'est-à-dire de «jardins sauvages» en milieu naturel. La stabilité apparente des populations de *Geum urbanum* observées ces dix dernières années dans la région de Québec et la grande surface de territoire couverte par cette espèce indiquent une présence de longue date. Les faits suivants, sans toutefois apporter une preuve définitive, constituent des indices appuyant l'hypothèse de l'introduction du *Geum urbanum* à Sillery à une époque assez éloignée.

En 1829, William Cochran signale le *Geum urbanum* dans sa liste de plantes indigènes de la Nouvelle-Écosse. Contrairement à ce que laisse croire son titre, la liste de Cochran comporte un bon nombre de plantes introduites et cultivées, comme par exemple *Adiantum capillus-veneris*, *Marrubium vulgare*, *Phleum pratense* et *Prunus cerasus*. Il ne faut donc pas se surprendre d'y voir apparaître le *Geum urbanum* qui, comme les précédentes, a pu être cultivée dans les jardins comme plante ornementale ou encore pour ses vertus curatives bien connues à l'époque. Aucun spécimen n'a pu cependant être trouvé dans les herbiers pour confirmer la mention de Cochran (Scoggan, 1978-1979). La cueillette de spécimens

d'herbier de plantes cultivées présentait d'ailleurs à cette époque aussi peu d'intérêt qu'aujourd'hui. Dans un pays où la flore est peu connue, comme c'était le cas de l'Amérique à cette époque, on s'attache surtout à la cueillette de plantes indigènes.

Le 19 décembre 1860, Samuel Sturton donne une conférence à la *Literary and Historical Society of Québec*, où il mentionne le *Geum urbanum* sous son nom vernaculaire «*herb bennet*» (Sturton, 1861); il signale que cette plante fleurit en juin à Québec et indique que c'est une plante médicinale fameuse auprès de la paysannerie d'Angleterre, son pays d'origine d'où il arrive d'ailleurs lors de sa descente à Québec en 1856. Il mentionne aussi d'autres plantes médicinales qui fleurissent à Québec telles que *Hyocymus niger*, ainsi que des introduites telles que *Cichorium intybus*, *Verbascum thapsus* et *Matricaria matricarioides*, qui, ajoute-t-il, sont maintenant devenues très communes. Il fait donc la différence entre plantes indigènes et introduites mais n'est malheureusement pas aussi clair à propos du statut du *Geum urbanum* qu'il ne l'est avec les autres plantes introduites. D'autre part, Sturton indique qu'il fait amplement usage de la flore de Gray (1848) dans laquelle se trouve décrit le *Geum macrophyllum* (appelé «*rough yellow avens*» par Gray), voisin du *Geum urbanum* et avec lequel il est souvent confondu. Est-il possible que Sturton ait pu prendre le *Geum macrophyllum* indigène pour le *Geum urbanum* qu'il connaissait apparemment fort bien d'Angleterre? Ses écrits laissent penser qu'il connaissait bien les plantes et qu'il n'a pas dû confondre les deux espèces.

Le *Geum urbanum* est de nouveau mentionné sous le nom de «*herb bennet*» par Lemoine (1865, 1882, 1885) qui, comme il l'indique lui-même, s'est basé essentiellement sur les propos tenus par Sturton lors de sa conférence du 19 décembre 1860. Il n'ajoute aucune information additionnelle à propos du *Geum urbanum*.

En 1858, George Bentham fait paraître son «*Handbook of the British Flora*». Il nomme *Geum urbanum* «*common avens*» et «*herb bennet*» et indique clairement que cette plante a été introduite en Amérique du Nord. Quelles sont les sources de cette mention par Bentham? Aucun spécimen américain du *Geum urbanum* n'a pu être retrouvé dans les herbiers du *British Museum* et du *Royal Botanic Garden* de Kew et d'Edinburgh. Quant à la littérature scientifique disponible au moment de la parution de l'ouvrage, la seule publication faisant mention de la présence de l'espèce en Amérique est celle de Cochran (1829) mentionnée plus haut.

Au cours du XIX^e siècle, les botanistes anglais avaient à leur disposition des ouvrages suffisam-

ment détaillés pour ne pas confondre le *Geum urbanum*, si commun en Angleterre, avec le *Geum macrophyllum* américain. Il devient donc fort probable que les mentions anciennes du *Geum urbanum* à Québec soient véridiques. Son introduction à une date aussi éloignée expliquerait d'ailleurs l'expansion qu'il a prise sur la colline de Québec car, comme nous avons pu le constater au cours des 10 dernières années dans ce territoire, les colonies de *Geum urbanum* ne montrent qu'une très faible propension à s'agrandir. L'arrivée du *Geum urbanum* à Québec date probablement d'une époque bien plus lointaine que celle où apparaissent les premiers spécimens dans les herbiers.

Hybrides du *Geum urbanum*

Dans Sillery en particulier, le *Geum urbanum* a envahi les habitats du *Geum canadense* Jacq.; ainsi tous les deux croissent le plus souvent ensemble. De ce fait, les hybrides entre ces deux espèces sont fréquents non seulement dans Sillery, mais aussi dans toute l'aire de répartition du *Geum urbanum* dans la région de Québec. Ces hybrides forment habituellement des colonies composées de cinq à trente individus, probablement d'origine clonale.

Absent des anciens domaines de Sillery, le *Geum laciniatum* Murr. n'est présent que sur le campus de l'Université Laval et en compagnie du *Geum urbanum* avec lequel il s'hybride. C'est la seule station connue de cet hybride sur la colline de Québec.

Les individus des deux hybrides contrastent avec leurs parents par une plus grande vigueur, par leurs fleurs jaune pâle à blanc crème et par la haute stérilité des individus, le nombre d'achaines par infrutescence étant très réduit. Des observations semblables accompagnent les spécimens récoltés en Ontario par P. M. Catling et K. L. Catling (maintenant K. L. McIntosh). Ces derniers présumaient d'ailleurs qu'il s'agissait de plantes hybrides.

GEUM x *MACNEILLII* HYBR. N.

Verosimiliter G. urbanum L. x *G. laciniatum* Murr. *G. laciniato simile foliis et longa densaque pubescentia in caule et in ramis inflorescentiae. Stipulae autem latiores, modo G. urbani, sed paulo minus orbiculares. Rami inflorescentiae brevis vel elongati. Petala luteola, sepalae aequantes aut breviora.*

HOLOTYPE: Comté de Québec, Sillery. Clairière près d'un sentier sur un terrain de l'Université Laval, au sud du boulevard Laurier. Fleurs jaune pâle. Clone de quelques individus au voisinage

des parents (nos B82-73A et 73B). 21 juillet 1982, Bernard B82-73C (QFA). ISOTYPES à DAO, MT, GH et NY.

Hybride du *Geum urbanum* et du *Geum laciniatum*. Semblable au *Geum laciniatum* par le feuillage et par la pubescence longue et dense sur la tige et les branches de l'inflorescence, mais à stipules plus larges comme celles du *Geum urbanum*, quoiqu'un peu moins orbiculaires. Branches de l'inflorescence variant de courtes à allongées. Pétales jaune pâle égalant les sépales ou plus courts.

Le seul clone observé est composé d'individus vigoureux et hautement stériles. Il implique le *Geum laciniatum* typique à achaines glabres. Les quelques achaines produits par l'hybride ne portent que quelques poils épars par comparaison à ceux du *Geum urbanum* qui en possèdent davantage. Nous sommes heureux de dédier cet hybride à John McNeill, auteur d'un récent article sur la présence du *Geum urbanum* en Ontario (McNeill, 1981).

GEUM x *CATLINGII* HYBR. N.

Verosimiliter G. urbanum L. x *G. canadense* Jacq. *G. canadense simile foliis. Stipulae autem latiores et minus orbiculares quam G. urbani. Caules et rami tenui densaque pubescentia, ut in duabus parentibus, pilis longis sparsis quoque vestiti. Styli aliquantum rubescentes, petala luteola, interdum eburnea vel alba.*

HOLOTYPE: Comté de Québec, Sillery, Université Laval. Dans un bosquet situé entre l'ancien chemin Gomin et le pavillon Alphonse-Marie-Parent. Fleurs jaune pâle. Clone d'une dizaine d'individus dans une population mélangée de *Geum urbanum* et de *Geum canadense*. 20 juillet 1982, Bernard B82-68 (QFA). ISOTYPE à DAO.

Hybride du *Geum urbanum* et du *Geum canadense*. Semblable au *Geum canadense* par le feuillage mais avec stipules plus larges et moins orbiculaires que celles du *Geum urbanum*. Tige et rameaux couverts d'une pubescence fine et dense comme chez les deux parents, parsemés de quelques poils longs. Styles plus ou moins rougeâtres. Pétales jaune pâle, parfois crème ou blanc.

Cet hybride est généralement très vigoureux et hautement stérile. Les fleurs sont souvent portées sur des pédoncules allongés, arqués et filiformes. Il se distingue de l'hybride précédent par la pubescence fine et courte qui couvre les tiges et les rameaux alors que le *Geum* x *macneillii* est densément couvert de poils longs.

Il est possible que cet hybride puisse se rencontrer aussi au Michigan, car McNeill (1981) fait

remarquer: «At Ann Arbor site, *Geum urbanum* was also growing with *Geum canadense*, but the plants were apparently all fruiting normally».

Nous sommes heureux de dédier cet hybride à Paul Miles Catling qui, en compagnie de K. L. Catling (maintenant K. L. McIntosh), fut le premier à l'observer en Ontario.

Conclusion

Le *Geum urbanum* est bien installé sur la colline de Québec où il s'étale parfois en grandes populations continues. Les activités humaines, au lieu de menacer sa survie, semblent bien au contraire favoriser son expansion. L'implantation récente d'une nouvelle colonie d'une dizaine d'individus sur un terrain dont le sol a été mis à nu, a été observée sur le campus de l'Université Laval. Baillargeon (1981) affirme d'ailleurs que le *Geum urbanum* est en expansion sur la colline de Québec alors qu'au contraire, les espèces indigènes à l'exception du *Geum canadense*, sont en régression et certaines menacées d'extinction suite à l'urbanisation poussée de ce territoire.

Son introduction sur la colline de Québec, sans doute à Sillery, remonte probablement au milieu du siècle dernier, au moment où l'engouement des riches propriétaires anglais pour l'horticulture atteignait son apogée.

La rencontre du *Geum urbanum* avec les espèces nord-américaines indigènes a produit deux hybrides, notamment avec le *Geum laciniatum* et le *Geum canadense*. La propension à s'hybrider du *Geum urbanum* est bien connue en Europe où plusieurs autres espèces sont impliquées dont le *Geum rivale* (Bonnier, 1914; Gajewski, 1968) avec lequel il produit le *Geum x intermedium* Ehrh. étudié en détail par Ravanko (1979). Les inflorescences de cet hybride rappellent celles du *Geum rivale*. Ses pétales jaunes portent des veines rougeâtres et il est complètement fertile (Yuzepchuck, 1941). Le *Geum rivale* étant présent sur la colline de Québec, parfois même au voisinage du *Geum urbanum*, il n'est donc pas impossible qu'un hybride puisse un jour être découvert.

Remerciements

Les auteurs expriment leur gratitude à C. Gervais du ministère de l'Agriculture et des Pêcheries du Québec qui s'est chargé de la préparation des diagnoses latines; à P. Morisset du Département de biologie de l'Université Laval qui a revu le manuscrit et au personnel de l'Herbier Louis-Marie de l'Université Laval pour sa participation à la réalisation technique de ce travail.

Annexe

LISTE DES RÉCOLTES DU *GEUM URBANUM*

SAINTE-FOY: Dans le boisé situé au nord-est du chemin descendant vers la plage Jacques-Cartier, entre le chemin Saint-Louis et la ligne de chemin de fer, 8 août 1984, *Bernard B84-98* (QFA). Boisé d'érable, au nord de l'intersection de l'avenue du Parc et du chemin de fer, 8 août 1984, *Bernard B84-96* (QFA). À l'ouest de l'intersection des rues Gregg et Bishop, 13 septembre 1982, *Bernard B82-301* (QFA). Derrière l'école Saint-Yves, 7 septembre 1982, *Bernard B82-268* (QFA). Campus de l'Université Laval, clairière à l'est du pavillon des sciences de l'administration, 9 octobre 1981, *Bernard B81-480* (QFA). *Eodem*, 15 juin 1979, *Bernard B79-45* (QFA). *Eodem*, au nord-ouest du pavillon Louis-Jacques-Casault, 9 octobre 1981, *Bernard B81-482 et B81-487* (QFA). SILLERY: près des limites de Sainte-Foy et du pont de Québec, dans l'anse Victoria, 13 septembre 1982, *Bernard B82-298* (QFA, SFS). À l'est de l'intersection du chemin du Foulon et de la côte du Verger, 13 septembre 1982, *Bernard B82-295* (QFA). Vieille maison des Jésuites, chemin du Foulon, 7 septembre 1982, *Bernard B82-274* (QFA). Vers le n° 2135 chemin du Foulon, 7 septembre 1982, *Bernard B82-272* (QFA). *Eodem*, taillis humide, *Cinq-Mars, Apollon et Brault 64-501* (QFA). Au sud de l'intersection des rues des Hospitalières et de la côte à Gignac, 13 septembre 1982, *Bernard B82-291* (QFA, DAO). Ancien domaine Kilmarnock, 7 juin 1979, *Baillargeon 2269* (QFA). *Eodem*, 15 septembre 1982, *Bernard B82-322* (QFA). *Eodem*, 16 août 1984, *Bernard B84-113* (QFA). Clairière à l'est de l'intersection du chemin Saint-Louis et de la côte à Gignac, 7 septembre 1982, *Bernard B82-269* (QFA). Ancien domaine Beauvoir, sur la propriété des pères Maristes, 26 juin 1978, *Baillargeon 1711* (QFA, GH). *Eodem*, érablière à hêtre, 17 août 1977, *Saulnier s.n.* (QFA). *Eodem*, 19 juillet 1983, *Bernard B83-47 et B83-49* (QFA). Propriété des Soeurs Augustines (Hospitalières), 21 septembre 1982, *Bernard B82-312* (QFA). *Eodem*, 27 juin 1962, *Gagnon 7650* (QFA). Ancien domaine Clermont, 2 août 1983, *Bernard B83-88* (QFA). Domaine Cataract, 19 juin 1981, *Guay et LeGendre 81-6* (QUE). *Eodem*, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-279* (QFA). *Eodem*, près du chemin Saint-Louis, 24 août 1982, *Bernard B82-252* (QFA). *Eodem*, 19 juillet 1983, *Bernard B83-55* (QFA). *Eodem*, 20 août 1983, *Bernard B83-154* (QFA). Domaine des Soeurs-de-Sainte-Jeanne d'Arc, 15 août 1983, *Bernard B83-150* (QFA). Ancien domaine Woodfield, terrain du Montmartre canadien, 14 septembre 1982, *Bernard B82-303* (QFA, MT). Entrée du cimetière Saint-Patrice, 14 septembre 1982, *Bernard B82-307* (QFA). Bois-de-Coulonge, nord du domaine, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-282* (QFA). En bordure de la côte Gilmour, sur le lit desséché de l'ancien ruisseau Saint-Denis, 6 juin 1984, *Bernard et Gauthier B84-20* (QFA). Campus de l'Université Laval, clairière à l'est du pavillon Alphonse-Marie-Parent, 7 juillet 1980, *Bernard B80-149* (QFA, DAO). *Eodem*, 28 juillet 1980, *Bernard B80-326* (QFA). *Eodem*, 23 juillet 1974,

Bernard B238 et B241 (QFA). *Eodem*, 15 août 1974, *Maillette T-1* (QFA). *Eodem*, boisé au nord du pavillon Alphonse-Marie-Parent, 23 juillet 1982, *Roy et Bernard C-148-82* (QFA). *Eodem*, clairière à l'ouest du pavillon Agathe-Lacerte, 30 septembre 1981, *Bernard B81-455* (QFA, NY). *Eodem*, 21 juillet 1982, *Bernard B82-73A* (QFA). *Eodem*, *Bernard B82-74A* (QFA). Boisé au sud du boulevard Laurier, en face du pavillon Ernest-Lemieux, 22 juin 1983, *Bernard B83-40* (QFA). QUÉBEC: Parc des Champs de bataille (Plaines d'Abraham), au sud-est du Musée de la Province, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-284* (QFA). *Eodem*, à côté de la Citadelle, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-290* (QFA). *Eodem*, versant de la Citadelle, 2 juillet 1979, *Urbain 344* (QFA). *Eodem*, 2 juillet 1979, *Olivier s.n.* (QFA).

LISTE DES RÉCOLTES DU *GEUM* x *MACNEILLII*

SILLERY: Boisé de l'Université Laval au sud du boulevard Laurier, en face du pavillon Ernest-Lemieux, fleurs variant du jaune pâle au blanc, 21 juillet 1982, *Bernard B82-74C* (QFA), avec les parents (B82-74A et 74D). *Eodem*, 22 juin 1983, *Bernard B83-42 et 43* (QFA), avec les parents (B83-44).

LISTE DES RÉCOLTES DU *GEUM* x *CATLINGII*

SILLERY: Campus de l'Université Laval, dans un taillis de cerisier de Virginie bordant l'ancien chemin Gomin, fleurs variant du jaune pâle au blanc, 17 juillet 1982, *Bernard B82-67* (QFA, QUE), avec les parents (B82-66). *Eodem*, bosquet situé entre le chemin Gomin et le pavillon Alphonse-Marie-Parent, 21 juillet 1982, *Bernard B82-75C* (QFA), avec *G. urbanum* (B82-75A) et *G. canadense* (B82-75B). *Eodem*, 24 août 1982, *Bernard B82-248* (QFA). *Eodem*, 23 juillet 1982, *Roy et Bernard C-149-82* (QFA). Dans l'anse Victoria, 13 septembre 1982, *Bernard B82-297* (QFA, CAN, GH), avec les parents (B82-298). À l'est de l'intersection du chemin du Foulon et de la côte du Verger, 13 septembre 1982, *Bernard B82-296* (QFA), avec les parents (B82-295). Sous les *Crataegus* au pied de la falaise à l'arrière de la vieille maison des Jésuites, 7 septembre 1982, *Bernard B82-275* (QFA). Boisé humide en face des réservoirs de Petrofina, 7 septembre 1982, *Bernard B82-273* (QFA), avec les parents (B82-272). Sous une grande haie d'*Acer platanoides* d'une propriété privée à l'intersection de la rue des Hospitalières et de la côte à Gignac, 13 septembre 1982, *Bernard B82-292* (QFA, TRT), avec les parents (B82-291). Ancien domaine Kilmarnock, clairière à l'est de l'intersection de la rue Negabamat et de la côte à Gignac, 7 septembre 1982, *Bernard B82-270* (QFA). Sous les *Crataegus*, à l'est de la rue Kilmarnock, 21 septembre 1982, *Bernard B82-323* (QFA), avec les parents (B82-322). Boisé non loin de la vieille villa Kilmarnock, 16 août 1984, *Bernard B84-113* (QFA). Ancien domaine Beauvoir, boisé situé dans la partie sud de la propriété des pères Maristes, 28 juillet 1982, *Bernard B82-135* (QFA, CAN) et 135b (QFA), avec les parents. *Eodem*, même date, dans les crevasses de la bordure supérieure de la falaise, *Bernard B82-136* (QFA, NY), avec les parents. Ancien domaine Clermont, sentier traversant

l'érablière, 28 juillet 1982, *Bernard B82-141* (QFA, MICH, US), avec les parents. *Eodem*, 19 octobre 1982, *Bernard B82-343* (QFA). *Eodem*, sur la pente de la falaise, 28 juillet 1982, *Bernard B82-142* (QFA, NBM), avec les parents. Domaine Catarauqui, érablière à sucre, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-278* (QFA, MT, DAO), avec les parents (B82-279). Ancien domaine Woodfield, terrain du Montmartre canadien, taillis en bordure de la falaise, 14 septembre 1982, *Bernard B82-305* (QFA), avec les parents (B82-303). Bois-de-Coulonge, bois mélangé, au nord du domaine, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-283* (QFA, SFS), avec les parents (B82-282). QUÉBEC: Parc des Champs de bataille (Plaines d'Abraham), vers le sud-est du Musée de la Province, sur pente ombragée près de la bordure de la falaise, 8 septembre 1982, *Bernard et Boivin B82-285* (QFA, MTMG), avec les parents (B82-284). ONTARIO: Peel County: ca. 43°30'N-79°40'W, disturbed woodlot, north side of Queen Elizabeth Way, a few yards east of the Halton County Line, 2 July 1980, *P. M. & K. L. Catling s.n.* (TRT, DAO); Mississauga, ca. 43°40'N-79°38'W, Toronto International Airport, NW of barn on steep eroding slope, Grid ref. 097362, 8 Aug. 1980, *J. M. Webber 3021* (3) (DAO).

Références

- BAILLARGEON, G., 1981. Zonation et modification de la composition de la flore vasculaire dans une région urbaine: la colline de Québec. — Thèse M. Sc., Univ. Laval, Québec, 206 p.
- BENTHAM, G., 1858. Handbook of the British Flora. — Lovell Reeve & Co., 655 p.
- BONNIER, G., 1914. Rosaceae. — Pages 92-117 in Flore complète de France, Suisse et Belgique, vol. 3. Librairie générale de l'enseignement, E. Orhac, Paris, 125 p., pl. 121 à 180.
- BRITTON, N. L. & A. BROWN, 1897. An illustrated flora of northern United States, Canada and the British possessions. Vol. II. Portulacaceae to Menyanthaceae. — Charles Scribner's Sons, New York, 643 p.
- COCHRAN, W., 1829. List of plants indigenous to Nova Scotia. — Pages 405-413 in T. C. Haliburton (ed.). An historical and statistical account of Nova Scotia, Vol. 2. J. Howe, Halifax, Nova Scotia, 456 p.
- FERNALD, M. L., 1910. Notes from the phanerogamic herbarium of the New England Botanical Club, I. — *Rhodora*, 12: 185-192.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany, 8th ed. — American Book Co., New York, 1632 p.
- GAJEWSKI, W., 1968. *Geum* L. — Pages 34-36 in T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters & D. A. Webb (eds.). Flora Europaea, Vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge, 455 p.
- GILLETT, J. M., 1958. Check list of plants of the Ottawa district. — Botany and Plant Pathology Division, Canada Department of Agriculture, Ottawa, 89 p.
- GILLETT, J. M. & D. J. WHITE, 1978. Liste des plantes vasculaires de la région d'Ottawa-Hull, Canada. — Musées nationaux du Canada, Ottawa, 155 p.

- GRAY, A., 1848. A manual of the botany of the northern United States. — James Munroe and Cie, Boston and Cambridge, 710 p.
- HINDS, H. R., 1981. Vascular plants new to the flora of New Brunswick. — *Naturaliste can.*, 108: 139-142.
- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD, 1981. Index herbariorum. Part I, the herbaria of the world, 7th ed. — Dr. W. Junk B. V. Publisher the Hague/Boston, 452 p.
- KNOWLTON, C. H. & W. DEANE, 1918. Reports on the flora of the Boston District, XXVI. — *Rhodora*, 20: 15-18.
- LEMOINE, J. M., 1865. The wild flowers of Sillery. — *Maple leaves*, 3: 52-56.
- LEMOINE, J. M., 1882. Picturesque Québec, a sequel to Québec, past and present. — Dawson Bros., Montréal, 535 p.
- LEMOINE, J. M., 1885. Our wild flowers like treasure of silver and gold. — Édition de l'auteur, 34 p.
- MCNEILL, J., 1981. Taxonomic, nomenclatural and distributional notes on Canadian weeds and aliens. — *Naturaliste can.*, 108: 237-244.
- RAVANKO, O., 1979. Observations from uniform experimental plot on introgression between *Geum urbanum* and *G. rivale* in SW Finland. — *Ann. Bot. Fennici*, 16: 43-49.
- ROLAND, A. E. & E. C. SMITH, 1969. The flora of Nova Scotia. — The Nova Scotia Museum, Halifax, Nova Scotia, 746 p.
- SCOGGAN, H. J., 1978-1979. The flora of Canada. — Musées nationaux du Canada, Ottawa, 4 vol., 1711 p.
- STURTON, S., 1861. The wild flowers of Québec. — *Trans. Lit. Hist. Soc. of Québec*, p. 17-50 [réimprimé en 1927 par «*L'Evenement Press*»].
- WELSH, S. L., 1982. Utah flora: Rosaceae. — *Gt Basin Nat.*, 42: 1-44.
- YUZEPCHUCK, S., 1941. Rosaceae-Rosoideae, Prunoideae in V. L. Komarov, Flora of U.S.S.R., Vol. 10, 512 p. [traduit du russe par Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1971].

LA RÉPARTITION DE *FESTUCA PRATENSIS* HUDSON ET DE *F. ARUNDINACEA* SCHREBER (POACEAE) DANS L'EST DU CANADA

M. DUBÉ¹

Département de biologie, Faculté des sciences et de génie et
Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et
de l'alimentation, Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

Les cartes de répartition de *Festuca pratensis* et de *F. arundinacea* sont dressées pour les régions à l'est de l'Ontario. *F. pratensis* est plus commun et d'introduction plus ancienne que *F. arundinacea*; la répartition des plus anciennes récoltes indique que l'introduction de ces espèces a été multiple.

Abstract

Festuca pratensis and *F. arundinacea* are mapped for the regions east of Ontario. *F. pratensis* is more frequent and has been introduced for a longer time than *F. arundinacea*; the distribution of the oldest collections shows that the introduction of these species was manifold.

Introduction

En 1753, Linné a décrit *F. elatior* (Species Plantarum, vol. 1, p. 75). Hudson a présenté son *F. pratensis* en 1762 (Flora Anglica, p. 37), et Schreber son *F. arundinacea* en 1771 (Spicilegium Florae Lipsicae, p. 57). La description de Linné est vague et peut s'appliquer à l'un ou l'autre des deux autres taxons, pourtant il a été démontré que le type nomenclatural est du *F. arundinacea* [voir Terrell (1967) pour un exposé détaillé]. À cette imprécision se sont ajoutées des opinions divergentes quant au statut spécifique ou infrasécifique des taxons de Hudson et de Schreber, ce qui a entretenu la confusion.

De nos jours, on tend, d'une part, à rejeter *F. elatior* comme nom ambigu (Terrell, 1967, 1968; Dore & McNeill, 1980) et, d'autre part, à considérer les deux autres taxons comme spécifiquement distincts, ce qui est appuyé par une meilleure connaissance de leur morphologie et de leur biologie. D'ailleurs la documentation pertinente révèle l'existence de caractères fins (caractères d'oreillette, de lemma et d'épiderme, par exemple) particulièrement discriminants entre ces deux espèces, mais peu ou pas utilisés au Canada. Jusqu'à récemment, le nom *F. elatior* se rencontrait couramment dans la documentation botanique

canadienne mais souvent sans plus de détail, de telle sorte qu'il est impossible de savoir de quel taxon il s'agissait alors.

Dans l'est du Canada, les seules cartes de répartition où cette distinction est respectée sont la carte de Hultén (1968) pour *F. arundinacea* en Amérique du Nord et celles d'Alekseev (1985) pour les deux espèces au Canada et en Alaska. Boivin (1967) et Scoggan (1978) ne donnent que des indications très générales sur leur répartition [sous *F. elatior* L. var. *elatior* et *F. elatior* L. var. *arundinacea* (Schreber) Wimmer]. Ces différents auteurs ne s'accordent pas sur la répartition de ces espèces, particulièrement dans le cas de *F. arundinacea*; ainsi, selon Hultén (1968) et Alekseev (1985), cette espèce est totalement absente de l'est du Canada, ce qui n'est pas l'opinion des deux autres auteurs.

Une révision des spécimens d'herbier s'imposait donc pour établir des cartes à jour et détaillées de la répartition de ces taxons introduits dans l'est du Canada. Par la même occasion, j'ai pu observer la progression de leur aire par l'examen des dates d'herborisation et vérifier la valeur de certains caractères réputés discriminants.

Matériel et méthodes

Les caractères utilisés sont: (1) La présence ou l'absence de cils sur les oreillettes. Ces cils, bien visibles chez les feuilles caulinaires inférieures

¹ Adresse actuelle: Secteur des sciences, Centre universitaire Saint-Louis-Maillet, Université de Moncton, Edmundston (Nouveau-Brunswick) E3V 2S8

et les feuilles d'innovation, sont caractéristiques de *F. arundinacea* (Crowder, 1956). Sur les spécimens dont les oreillettes étaient déjà desséchées ou endommagées lors de la récolte, les cils paraissent absents. Il arrive aussi que certains individus n'en portent que très peu. Les oreillettes de *F. pratensis* sont glabres. (2) La présence ou l'absence d'aiguillons siliceux dans la région inférieure du lemma. Chez *F. arundinacea* (Gillet, 1964), ces excroissances épidermiques se trouvent sur la nervure médiane, les nervures latérales et le callus; parfois seulement, elles peuvent presque totalement manquer. Chez *F. pratensis*, les lemmas en sont complètement dépourvus sauf parfois sur le callus. Les observations nécessitent un grossissement d'au moins 30X et un éclairage latéral. (3) La présence ou l'absence de cellules siliceuses dans les zones intercostales de l'épiderme abaxial des feuilles caulinaires ou d'innovation. C'est la présence de ces cellules chez *F. arundinacea* qui constitue la différence la plus marquée entre les épidermes de ces deux espèces (Huon, 1965; Badoux, 1971). Ces différences structurales sont généralement visibles en épiscopie sous un grossissement de 60X avec un éclairage suivant l'axe de la feuille; alors les cellules siliceuses courtes et bombées, faisant saillies, sont mises en évidence comme des éléments situés entre les cellules longues. Les observations peuvent être compliquées par l'enroulement de la feuille, la présence de saletés ou l'étroitesse des zones intercostales. Dans ces cas, l'observation au microscope d'un moulage de l'épiderme effectué avec du caoutchouc silicone, selon une méthode inspirée de Groot (1969), permet une détermination certaine.

Tout le matériel d'herbier (44 récoltes de *F. arundinacea*, 224 de *F. pratensis*, plus 36 récoltes révisées à d'autres taxons dont surtout *F. rubra* L.) a pu être identifié, même les quelques spécimens très incomplets chez lesquels tous les caractères choisis n'étaient pas observables. Dans ces cas, l'observation d'autres caractères de valeur reconnue, mais moins fiables (comme la forme de l'épillet, le nombre de fleurs, la présence d'arête au sommet du lemma), a permis une confirmation de l'identification. Les catégories infraspécifiques ont été ignorées. Les spécimens des herbiers publics suivants ont été révisés et annotés: ACAD, CAN, DAL, DAO, GH, MT (incluant MTJB), MTMG, NBM, NFLD, NSAC, NSPM, NY (pour le fragment de *F. poaeoides* Michx.), P (pour le type de cette dernière espèce), QFA (incluant QPH), QUE, SFS et UNB. Les acronymes sont ceux de Holmgren *et al.* (1981). Les cartes de répartition ne représentent que les localités suffisamment distinctes. La liste complète des récoltes est disponible sur demande auprès de l'auteur.

Résultats et discussion

Les cartes de répartition de *F. pratensis* et de *F. arundinacea* sont présentées aux figures 1 et 2. *F. arundinacea* se trouve au Québec, au Nouveau-Brunswick et en Nouvelle-Écosse. Les cartes de Hultén (1968) et d'Alekseev (1985), au contraire, le donnent comme absent dans notre région. Pourtant, Boivin (1967) et Scoggan (1978) en mentionnent la présence ou la probabilité de présence au Québec ou en Nouvelle-Écosse. Cette espèce a récemment été ajoutée à la flore du Nouveau-Brunswick (Hinds, 1986). *F. pratensis* est présent dans toutes les provinces de l'est du Canada, de même qu'aux îles Saint-Pierre-et-Miquelon. C'est, d'une façon générale, l'aire de répartition donnée par Boivin (1967) et Scoggan (1978). La carte d'Alekseev (1985) montre une aire restreinte à la Nouvelle-Écosse et à une petite partie du Québec et du Nouveau-Brunswick.

Rousseau (1971) situe l'introduction intentionnelle, en Ontario et au Québec, de *F. arundinacea* [sous *F. elatior* L. var. *arundinacea* (Schreber) Wimmer] au 20^e siècle et celle de *F. pratensis* (sous *F. elatior* L. var. *elatior*) au 19^e siècle. Les dates des anciennes récoltes dans chacune des provinces à l'est de l'Ontario (incluant les îles Saint-Pierre-et-Miquelon) correspondent assez bien à ses données. Voici la liste de ces récoltes:

Festuca arundinacea

QUÉBEC: Sainte-Anne-de-Belleuve, VIII-1916, *E. M. Taylor* s.n. (MTMG 6938 ou 10270 [pars]). NOUVEAU-BRUNSWICK: Fredericton, 12-VII-1980, *H. R. Hinds* 3471 (UNB 36064). NOUVELLE-ÉCOSSE: Victoria Co., Baddeck, 26-VII-1898, *J. Macoun* 21038 (CAN 37784).

Festuca pratensis

QUÉBEC: Montmorency, Saint-Joachim, 1-VII-1858, *L. Provancher* s.n. (QPH 718b 718c [in QFA]). NOUVEAU-BRUNSWICK: St. John Co., Fairville [Fairville Plateau, St. John], 27-VII-1877, *J. Fowler* s.n. (ACAD NBM 715). NOUVELLE-ÉCOSSE: Halifax Co., Sackville, 30-VI-1869, *G. Lawson* s.n. (CAN 229935). ÎLE-DU-PRINCE-ÉDOUARD: Prince Co., Summerside, 7-VIII-1912, *M. L. Fernald*, *B. Long* & *H. St. John* 6930 (GH). TERRE-NEUVE: Whitbourne, 17-VIII-1894, *B. L. Robinson* & *H. Schrenk* s.n. (GH). SAINT-PIERRE-ET-MIQUELON: Miquelon, 21-VIII-1900, *frère Louis-Arsène* 80 (DAO 65113 photo).

L'introduction de *F. pratensis* serait cependant beaucoup plus hâtive que ne l'indiquent ces récoltes. À partir d'un spécimen récolté le long du fleuve Saint-Laurent («*Hab. ad ripas maritimas fluminis S. Laurentii.*») et au plus tard en 1796, année de son retour de voyage, Michaux (1803) a décrit un *F. poaeoides* que Hitchcock & Chase

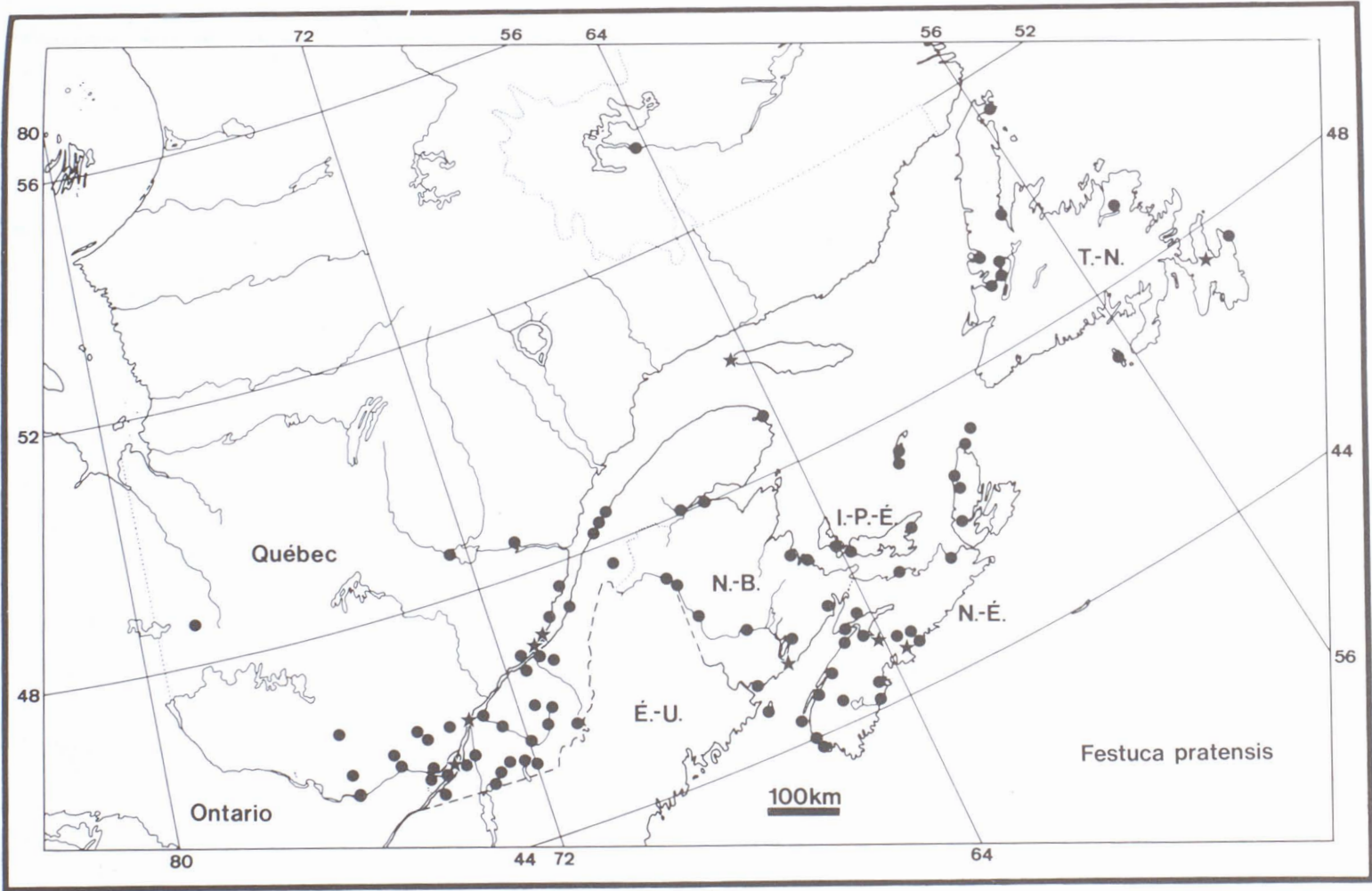


Figure 1. Répartition de *Festuca pratensis* Hudson dans l'est du Canada. Les récoltes datant d'avant 1900 sont indiquées par une étoile.

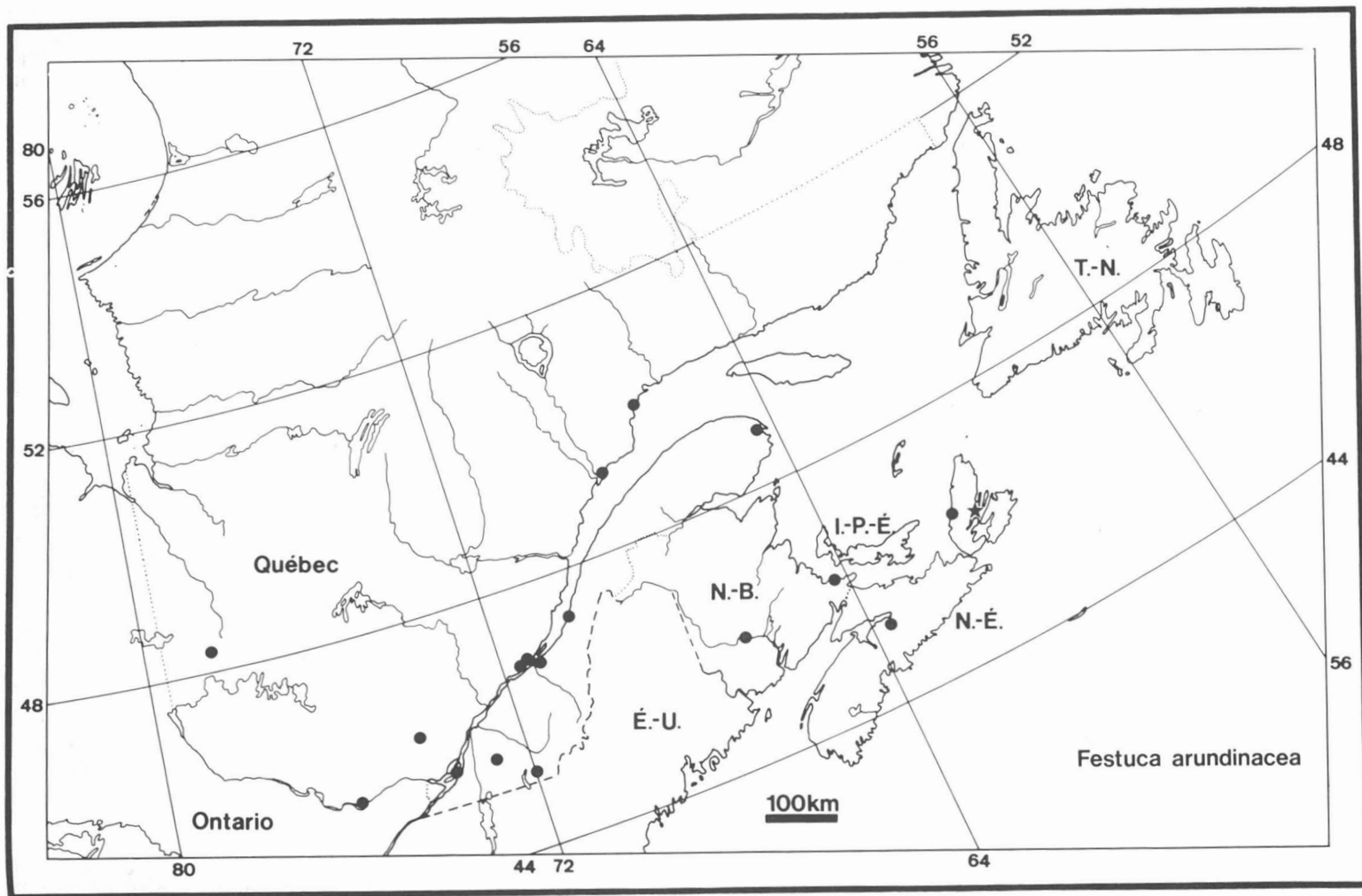


Figure 2. Répartition de *Festuca arundinacea* Schreber dans l'est du Canada. Les récoltes datant d'avant 1900 sont indiquées par une étoile.

(1951) placent en synonymie de *F. elatior*. L'examen de ce spécimen conservé dans l'herbier de Michaux à P indique qu'il s'agit bien d'un *Festuca pratensis*. Il existe en outre une photographie de ce spécimen à GH, de même qu'un fragment à NY (John Torrey Herbarium). Ce fragment est constitué d'un seul épillet correspondant à *F. pratensis* (épillet linéaire à lemmas lisses, sans arête).

Cette ancienneté de la présence de *F. pratensis* explique, du moins en partie, sa répartition déjà vaste avant 1900 (fig. 1) alors que *F. arundinacea* n'est représenté, pendant cette période, que par une seule récolte sur l'île du Cap Breton (fig. 2). La comparaison des dates des anciennes récoltes indique que l'introduction de ces deux espèces s'est tout probablement accomplie à diverses reprises à différents endroits. Délibérément ou non, l'activité humaine est un puissant facteur d'expansion et de consolidation de leurs aires constituées surtout de bords de routes, de terrains vagues, de gazons ou de pâturages. Par exemple, *F. arundinacea* progresse vers le nord (Port-Cartier) et paraît persister, dans de tels habitats (récoltes en 1979 et 1982), sous des latitudes où cette espèce, du moins dans notre dition, était réputée non rustique (cf. Buckner & Bush, 1979). Autre exemple, la récolte de *F. pratensis* au Labrador (Churchill Falls) provient de sols ensemencés par avion aux abords d'un lac de barrage; aucune donnée sur sa persistance n'est cependant disponible.

Tout en étant moins abondant que *F. pratensis*, *F. arundinacea* est probablement sous-représenté dans les herbiers car il peut être abondant dans certaines localités. Rousseau (1971) se demandait si cette espèce n'était pas une éphémérophyte à l'est de Kingston, Ontario; maintenant, la question est plutôt de savoir si cette espèce est actuellement établie hors des limites connues de son aire dans l'est du Canada.

L'observation de types morphologiques paraissant distincts chez chacune de ces espèces indique peut-être la présence de taxons infrasécifiques tels que définis dans la documentation botanique européenne. Leur importance pour l'étude des aires de répartition est pour l'instant inconnue.

Conclusion

Dans cette étude, j'ai pu vérifier la justesse des observations de Crowder (1956), Gillet (1964), Huon (1965) et de Badoux (1971) qui permettent une distinction non équivoque de *F. pratensis* et de *F. arundinacea* en utilisant les caractères du lemma, des oreillettes et de l'épiderme. Les cartes de répartition montrent l'introduction multiple de

ces deux espèces dont la dissémination est très liée à l'activité humaine.

Remerciements

Je remercie Madame Susan Aiken, Musée national des sciences naturelles, Division de botanique, Ottawa, de m'avoir signalé l'existence du travail de Buckner & Bush (1979), de la même façon, Monsieur Jacques Cayouette, pour l'article d'Alekseev (1985), et Monsieur Robert Gauthier, Herbier Louis-Marie, Université Laval, Québec, de ses bons soins de conservateur. Je remercie enfin les évaluateurs de leurs commentaires pertinents.

Références

- ALEKSEEV, E. B., 1985. *Festuca* L. (Poaceae) in Alaska and Canada [en russe]. — *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 22: 5-35.
- BADOUX, S., 1971. Sur l'anatomie de la feuille de *Festuca arundinacea* Schreb., *Festuca pratensis* Huds., *Lolium multiflorum* Lam. et leurs hybrides. — *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 71: 15-22.
- BOIVIN, B., 1967. Énumération des plantes du Canada. VI. — *Naturaliste can.*, 94: 471-528 [réimprimé dans *Provancheria* (Québec), n° 6].
- BUCKNER, R. C. & L. P. BUSH (ed.), 1979. Tall fescue. — *Series Agronomy no. 20*, Amer. Soc. Agronomy, Crop Sci. Soc. America, Soil Sci. Soc. America Inc. Publishers, Madison, Wisconsin, 351 p.
- CROWDER, L. V., 1956. Morphological and cytological studies in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) and meadow fescue (*F. elatior* L.). — *Bot. Gaz.*, 117: 214-223.
- DORE, W. G. & J. MCNEILL, 1980. Grasses of Ontario. — *Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, Monograph no. 26*, 566 p.
- GILLET, M., 1964. Un nouveau caractère de distinction spécifique sur graines entre *Festuca pratensis* Huds. et *F. arundinacea* Schreb. — *Annls Amél. Pl.*, 14: 203-206.
- GROOT, J., 1969. The use of silicone rubber plastic for replication of leaf surfaces. — *Acta bot. neerl.*, 18: 703-708.
- HINDS, H. R., 1986. The flora of New Brunswick. — *University of New Brunswick, Fredericton*, 460 p. + 206 pl.
- HITCHCOCK, A. S. & A. CHASE, 1951. *Manual of the grasses of the United States*. 2nd ed. — *United States Department of Agriculture, Washington, D.C.*, Miscellaneous Publication no. 200, 1051 p.
- HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD, 1981. *Index Herbariorum*. Part 1: The herbaria of the world, seventh edition. — *Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht*, 452 p.
- HULTÉN, E., 1968. *Flora of Alaska and neighboring territories*. — *Stanford University Press, Stanford, California*, 1008 p.
- HUON, A., 1965. Caractères épidermiques distinctifs des ssp. *arundinacea* (Schreb.) Hack. et *pratensis*

- (L.) Hack. du *Festuca elatior* (L.) Hack. — Bull. Soc. bot. Fr., 112: 37-42.
- MICHAUX, A., 1803. Flora Boreali-Americana. — Levrault, Paris, 2 vols.
- ROUSSEAU, C., 1971. Une classification de la flore synanthropique du Québec et de l'Ontario. II. Liste des espèces. — Naturaliste can., 98: 697-730.
- SCOGGAN, H. J., 1978. The flora of Canada. Part 2. Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae. — Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada, no. 7.
- TERRELL, E. E., 1967. Meadow fescue: *Festuca elatior* L. or *F. pratensis* Hudson ? — Brittonia, 19: 129-132.
- TERRELL, E. E., 1968. Notes on *Festuca arundinacea* and *F. pratensis* in the United States. — Rhodora, 70: 564-568.

INNOVATIONS TAXONOMIQUES ET OBSERVATIONS SUR LA FLORE VASCULAIRE DU NOUVEAU-QUÉBEC

J. CAYOUILLE¹

Centre d'études nordiques et Herbar Louis-Marie
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

La préparation de certaines flores locales au Nouveau-Québec a nécessité les modifications taxonomiques suivantes: Poaceae: *Agrostis mertensii* subsp. *borealis* forma **macrantha** (Eames) J. Cayouette comb. nov.; *Poa glauca* forma **pallida** (Lange) J. Cayouette forma et stat. nov.; Caryophyllaceae: *Minuartia biflora* forma **versicolor** (Brügger) J. Cayouette comb. et stat. nov.; *Minuartia rubella* forma **epilis** (Fern.) J. Cayouette comb. nov. Le statut des hybrides *Andromeda* × *jamesiana* Lepage (Ericaceae) et *Cornus canadensis* L. × *C. suecica* L. (Cornaceae) est discuté et une nouvelle forme du *C. canadensis* décrite: forma **semivirescens** J. Cayouette.

Abstract

In the course of preparation of some local floras in northern Québec, the following taxonomic modifications are needed: Poaceae: *Agrostis mertensii* subsp. *borealis* forma **macrantha** (Eames) J. Cayouette comb. nov.; *Poa glauca* forma **pallida** (Lange) J. Cayouette forma et stat. nov.; Caryophyllaceae: *Minuartia biflora* forma **versicolor** (Brügger) J. Cayouette comb. et stat. nov.; *Minuartia rubella* forma **epilis** (Fern.) J. Cayouette comb. nov. The status of the hybrids *Andromeda* × *jamesiana* (Ericaceae) and *Cornus canadensis* L. × *C. suecica* L. (Cornaceae) is discussed and a new form of *C. canadensis* is described: forma **semivirescens** J. Cayouette.

Introduction

Dans la préparation de certaines flores régionales du Nouveau-Québec et des territoires adjacents telles les régions du lac Chavigny (Cayouette, en prép.), de la mine Raglan et de Douglas Harbour (Cayouette, en prép.) et des Manitounuk (îles et péninsule) (Deshaye & Cayouette, en prép.), un certain nombre de modifications taxonomiques et d'observations s'imposent. Ces notes touchent les genres *Agrostis* et *Poa* (Poaceae), *Minuartia* (Caryophyllaceae), *Cornus* (Cornaceae) et *Andromeda* (Ericaceae).

(Widén, 1971; Tateoka, 1975). D'après Tzvelev (1973), la phase nord-est américaine appartient à la sous-espèce *borealis* (Hartm.) Tzvel. Il existe une forme prolifère de cette sous-espèce qui avait été décrite comme *A. borealis* var. *macrantha* par Eames (1909) et réduite, par la suite, au rang de forme par Fernald (1933). Le transfert suivant devient nécessaire:

Agrostis mertensii subsp. *borealis*
forma **macrantha** (Eames) J. Cayouette,
comb. nov. Basé sur *A. borealis* var. *macrantha*
Eames, Rhodora, 11: 88, 1909.

Syn.: *A. borealis* var. *typica* f. *macrantha*
(Eames) Fernald, Rhodora, 35: 205, 1933.

Les spécimens de la récolte suivante portent à la fois des épillets prolifères qui ne semblent pas d'origine pathologique et des épillets réguliers:

NOUVEAU-QUÉBEC, Kuujuarapik (Poste-de-la-Baleine), rapides près de la chute, dans un tapis de *Sphagnum*, avec *Carex magellanica*, pH 4,5, 28 juillet 1982, S. Huhtinen s.n. (QFA, DAO).

POA GLAUCA M. VAHL

Cette espèce arctique-alpine circumpolaire (Hultén, 1964) est très variable et nécessite cer-

Innovations taxonomiques et observations

AGROSTIS MERTENSII TRIN.

Il est maintenant admis que l'entité *Agrostis borealis* Hartm. reconnue auparavant dans l'est de l'Amérique du Nord se range plutôt dans le complexe circumpolaire d'*Agrostis mertensii* Trin.

¹ Adresse actuelle: Centre de recherches biosystématiques, Agriculture Canada, Ferme expérimentale centrale, Édifice Wm Saunders, Ottawa (Ontario) K1A 0C6

tainement une étude approfondie à l'échelle mondiale. Malgré la variation dans la taille des individus et dans la longueur des branches de l'inflorescence, la coloration des épillets est le plus souvent dominée par le violacé, ce qui confère aux inflorescences une teinte plutôt foncée. Un extrême de variation apparaît chez certains individus dont la coloration des épillets est jaune doré. Des individus semblables récoltés au Groenland ont été désignés sous la variété *pallida* par Lange (1880). Une récolte provenant du nord de l'Ungava, au Québec, correspond également à cette dernière variété. Cette variation de coloration, sans doute causée par une déficience en pigments anthocyaniques, est semblable à celle signalée pour certaines espèces arctiques: *Festuca brachyphylla* Schult. & Schult. fil. forma *flavida* Polunin, *Carex misandra* R.Br. forma *flavida* Fern., *Juncus biglumis* L. forma *pallidus* Lid ex Hadač, etc. Le rang de forme conviendrait davantage:

Poa glauca forma ***pallida*** (Lange) J. Cayouette forma et stat. nov. Basé sur *Poa glauca* γ *pallida* Lange, Meddelelser om Grønland, 3: 173, 1880.

Cette forme à l'inflorescence jaunâtre ne semble pas avoir été signalée pour l'Amérique du Nord. Les spécimens de la récolte suivante y appartiennent:

NOUVEAU-QUÉBEC, Douglas Harbour, bras sud-ouest, au fond du fjord, 61°49'30"N.-72°48'00" O., niveau des premières terrasses marines, colonise une ancienne gravière avec plusieurs autres plantes pionnières, fréquente avec la forme typique, 3 août 1981, J. Cayouette J81-727 (QFA, DAO).

MINUARTIA BIFLORA (L.) SCHINZ. & THELL.

Le genre *Arenaria*, longtemps considéré au sens large par les auteurs nord-américains, est maintenant subdivisé en cinq genres, dont *Minuartia* (McNeill, 1962, 1980). Certaines variations mineures n'ont pas été transférées sous *Minuartia* ou doivent changer de statut. Les deux suivantes sont à signaler.

Il existe une forme à fleurs roses du *M. biflora* qui était connue sous le nom d'*Alsine biflora* (L.) Wahl. var. *versicolor* Brügger (1886). Par la suite, Ascherson & Graebner (1919) signalent ce taxon sous le nom de *M. biflora* C. *versicolor* A. & G. sans en préciser le statut. Comme cette variation de coloration se retrouve chez des individus qui côtoient ceux de la forme typique, à pétales blancs, le rang de forme serait plus approprié et le transfert suivant s'avère nécessaire:

Minuartia biflora forma ***versicolor*** (Brügger)

J. Cayouette, comb. et stat. nov. Basé sur *Alsine biflora* var. *versicolor* Brügger, Jahres-

bericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens, 29: 55, 1886.

Syn.: *M. biflora* C. *versicolor* (Brügger) Ascherson & Graebner, Syn. Mitt.-Eur. Fl. 5(1): 774, 1919.

Les individus de la récolte suivante appartiennent à cette forme:

NOUVEAU-QUÉBEC, environs de la mine Raglan, site Katiniq, près du bras est de la rivière Déception, 61°41'N.-73°41'O., champ de blocs et de gravier recouvert partiellement de mousses (*Rhacomitrium lanuginosum*) et de lichens, avec *Luzula confusa*, *Potentilla hyparctica* et la forme typique, 25 juillet 1981, J. Cayouette J81-549 (QFA, DAO).

MINUARTIA RUBELLA (WAHL.) HIERN.

M. rubella existe sous deux formes. La forme typique comprend des individus à pubescence glanduleuse sur les feuilles, la tige, les pédicelles et le calice (Porsild, 1964). La forme glabre a été décrite par Fernald (1906) sous *Arenaria verna* L. var. *propinqua* (Richardson) Fern. f. *epilis* Fern., et transférée par la suite par Polunin (1939) sous *Arenaria rubella* (Wahl.) Sm. f. *epilis* (Fern.) Polunin. Un nouveau transfert sous *Minuartia* est donc nécessaire:

Minuartia rubella forma ***epilis*** (Fern.)

J. Cayouette, comb. nov. Basé sur *Arenaria verna* var. *propinqua* f. *epilis* Fernald, Rhodora, 8: 32, 1906.

Syn.: *Arenaria rubella* (Wahl.) Sm. f. *epilis* (Fern.) Polunin, Rhodora, 41: 39, 1939.

Les récoltes suivantes, accompagnant toutes des individus de la forme typique, sont à signaler:

NOUVEAU-QUÉBEC, Baie d'Hudson, presqu'île des Manitounuk, rives de la baie d'Hudson, 55°42'N.-77°07'O., rochers nus de basalte, dans les diaclases et le substrat mince, 8 juillet 1981, J. Cayouette et P. Dumas J81-191A (QFA, DAO). — *Eodem*, vers le milieu de la presqu'île, entre un lac et le détroit, rochers de basalte, substrat mince sur fissures, 9 juillet 1981, J. Cayouette et P. Dumas J81-211A (QFA, DAO).

TERRITOIRES DU NORD-OUEST, îles Manitounuk, île Bill of Portland, 55°20'N.-78°50'O., diabase, 13 août 1939, Dutilly, O'Neill & Duman 87866a (QFA). — *Eodem*, Neilson Island, 55°24'N.-77°42'O., lower gravel sand beach, 1 sept. 1967, P. F. Maycock and J. Op de Beeck 9646a (Maycock, herb. pers., Univ. Toronto, Mississauga). Moist tundra, second beach level, 1 sept. 1967, P. F. Maycock and J. Op de Beeck 9670a (herb. Maycock). (Avec *Arenaria uliginosa* Schleich 9670, cf. Maycock, 1968). — *Eodem*, île Boat Opening, basse terrasse de sable et de gravier, 6-12 juillet 1983, J. Deshayé 83-127A (QFA, DAO).

CORNUS CANADENSIS L. × C. SUECICA L.

Les individus intermédiaires entre le *Cornus canadensis* et le *C. suecica* ne sont pas rares là où les deux espèces sont sympatriques (Lepage, 1946). Récemment, Bain & Denford (1979) ont démontré qu'il existe, dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord, deux types d'intermédiaires entre les deux espèces, l'un tétra-ploïde et fertile qu'ils appellent *C. unalaschkensis* Ledeb. et l'autre diploïde et semi-fertile qu'ils désignent provisoirement sous l'appellation *C. canadensis* × *C. suecica*. Dans cette région, le *C. unalaschkensis* forme des populations sympatriques avec celles du *C. canadensis* seulement, alors que le *C. canadensis* × *C. suecica* se retrouve le plus souvent en présence des deux parents. Outre les différences de ploïdie et de fertilité du pollen, les deux types d'intermédiaires se distinguent également par la dimension des cellules de garde des stomates et par certaines flavonoïdes. Dans l'est de l'Amérique le problème d'individus «hybrides» entre les deux espèces a été discuté récemment par Gervais & Smith (1985).

Au Nouveau-Québec, dans la région du lac Chavigny, les deux espèces de *Cornus* sont présentes mais les individus intermédiaires sont beaucoup plus abondants. L'examen de la colorabilité du pollen au lactophénol bleu de coton (Radford *et al.*, 1974) a révélé des pourcentages de 91% et de 93,2% pour des individus de *C. canadensis* (J82-261) et de *C. suecica* (J82-40) respectivement, alors que les pourcentages suivants ont été obtenus chez deux individus intermédiaires: 50% (J82-183) et 63,6% (J82-294). Les individus intermédiaires du lac Chavigny sont très variables et semblent parfois être le résultat de l'introgression. Les individus du n° J82-294, qui ont le taux le plus élevé de pollen coloré (63,6%), ressemblent davantage au *C. canadensis* et représentent peut-être un rétrocroisement avec cette dernière espèce.

Les individus intermédiaires récoltés dans cette portion du Nouveau-Québec étaient habituellement désignés sous le nom de *C. unalaschkensis* (où *C.* × *unalaschkensis*): lac Minto (Payette *et al.*, 1978), lac à l'Eau Claire (Deshaye & Morisset, 1985). Même sans avoir vérifié la fertilité de leur pollen ni leur nombre chromosomique, il serait préférable de les désigner sous l'appellation *C. canadensis* × *C. suecica* pour bien les distinguer du *C. unalaschkensis* ouest-américain. Les récoltes suivantes du lac Chavigny correspondent ainsi à l'hybride *C. canadensis* × *C. suecica*:

NOUVEAU-QUÉBEC, région du lac Chavigny, lac au S du lac Chavigny, secteur SO, 57°59'N.-75°05'O., en bordure d'une pessière de *Picea mariana*, avec *Betula glandulosa*, 27 juillet 1982, J.

Cayouette J82-183 (QFA, DAO). — *Eodem*, lac au S du lac Chavigny, rive N du lac, en bordure d'un esker, 58°02'30"N.-75°04'00"O., combe à neige en bordure de la platière lacustre; 4 août 1982, J. Cayouette J82-294 (QFA, DAO).

Cornus canadensis L. forma **semivirescens** J. Cayouette, *forma nov.*

A forma canadense differt involucri bracteis duobus viridibus duobusque in centro laminae albis, ceterum viridibus, numerosisque foliolis viridibus.

HOLOTYPE: Nouveau-Québec, région du lac Chavigny, secteur SE, près de la décharge du lac, 58°02'30"N.-75°02'30"O., en bordure d'une pessière de *Picea mariana* rabougris, avec la forme typique, 1^{er} août 1982, R. Gagnon et L. Martel J82-261A (QFA).

Cette plante diffère de la forme typique par son involucre formé de deux types de bractées, deux vertes et deux panachées de blanc, et par la présence d'un verticille de petites bractées vertes juste au-dessous des plus grandes.

De multiples formes affectant la pousse fertile du *C. canadensis* ont été décrites ou rapportées par Lepage (1946, 1950, 1951, 1955, 1958) et compilées par Scoggan (1979). D'après Lepage (1951), toutes ces variations, sauf peut-être le f. *medeoloides* Lepage, ne semblent aucunement affecter la fertilité de la plante. La variation décrite ici se retrouve sur la pousse normalement fertile d'un individu qui est pourtant totalement dépourvu de fleurs. Cette forme ressemble aux f. *virescens* Lepage (1950), f. *foliolosa* Lepage (1955) et f. *ornata* Lepage (1955).

ANDROMEDA × JAMESIANA LEPAGE

A. × *jamesiana* a été décrit comme l'hybride entre *A. glaucophylla* Link et *A. polifolia* L. (Lepage, 1954). Ces deux espèces ont des aires de répartition différentes: boréale pour la première et arctique pour la seconde. Leurs aires de répartition se chevauchent largement dans les régions de la baie James et du sud de la baie d'Hudson (Rousseau, 1974) et les individus intermédiaires sont très fréquents. Lepage (1954) les considère comme des hybrides tandis que Boivin (1966) les traite au rang de variété: *A. glaucophylla* var. *jamesiana* (Lepage) Boivin. Les caractères morphologiques différenciant les deux espèces typiques dans leur aire de répartition respective sont bien établis (Fernald, 1903). Par exemple, la face abaxiale des feuilles d'*A. polifolia* est glabre et glauque tandis qu'elle est densément pubescente et non généralement glauque chez *A. glaucophylla* (tableau I). Les individus de l'aire sympatrique ne sont pas toujours faciles à distinguer. Ils sont généralement intermédiaires aux

TABLEAU I

Colorabilité du pollen de quelques individus d'*Andromeda polifolia*, *A. glaucophylla* et *A. × jamesiana* du Québec méridional et septentrional

Espèce ou hybride	Récoltes	Feuilles	Pollen														
		Face abaxiale	Tétrades			Triades			Diades			Monades			Segments de tétrades, triades, etc.		
			nb.	col.	n.col.	nb.	col.	n.col.	nb.	col.	n.col.	nb.	col.	n.col.	tot. %	col. %	n.col.
<i>A. polifolia</i>	Inukjuak (N. Québec), <i>Whillans, s.n.</i> (DAO)	glabre et glauque	77	308	0	1	3	0	—	—	—	—	—	—	311	100	0
<i>A. polifolia</i> (f. <i>concolor</i>)	Poste-de-la-Baleine (N. Québec), <i>Gauthier &</i> <i>Payette GP69-189</i> (DAO, 648587)	glabre et non-glauque	78	309	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	312	99	1
<i>A. polifolia</i> (f. <i>concolor</i>)	Lac Payne (N. Québec), <i>Legault & Brisson</i> <i>7711</i> (DAO)	glabre ou très faiblement pubescente, non-glauque	74	266	30	4	10	2	—	—	—	—	—	—	308	89,6	10,4
<i>A. glaucophylla</i>	Cté Témiscouata (S. Québec), <i>Lavoie</i> <i>1461</i> (DAO, 294872)	densément pubescente, non-glauque	78	311	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	312	99,7	0,3
<i>A. glaucophylla</i>	Cté Terrebonne (S. Québec), <i>Rolland-</i> <i>Germain 34165</i> (DAO, 644723)	densément pubescente, non-glauque	78	312	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	312	100	0
<i>A. cf</i> <i>glaucophylla</i>	Poste-de-la-Baleine (N. Québec), <i>Savile 218</i> (DAO)	courtement et densément pubescente, glauque	67	268	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	268	100	0
<i>A. cf</i> <i>glaucophylla</i>	Golfe de Richmond (N. Québec) <i>Abbe et al.</i> <i>3068</i> , (DAO)	courtement et ± densément pubescente, glauque	78	303	9	1	2	1	—	—	—	—	—	—	315	96,8	3,2
<i>A. cf</i> <i>glaucophylla</i>	Manitounuk (N. Québec), <i>Cayouette</i> <i>J81-63</i> (QFA, DAO)	courtement pubescente non-glauque	78	286	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	312	91,6	8,4
<i>A. × jamesiana</i>	Poste-de-la-Baleine (N. Québec), <i>Gauthier &</i> <i>Payette GP69-108</i> (DAO, 645477)	glabre ou courtement pubescente, non-glauque	73	231	61	5	12	3	—	—	—	—	—	—	307	76,2	23,8
<i>A. × jamesiana</i>	Manitounuk (T.N.-O.) <i>Deshaye 83-74</i> (QFA)	pubescente, glauque ou non-glauque	48	160	32	3	6	3	2	1	3	24	11	13	229	77,7	22,3
<i>A. × jamesiana</i>	Lac Chavigny (N. Qué- bec), <i>Cayouette J82-32</i> (QFA, DAO)	courtement pubescente, non dense, non-glauque	71	182	102	4	7	5	1	0	2	3	1	2	301	63,1	36,9

deux autres espèces mais le caractère de pubescence des feuilles présente une grande variabilité (tableau I). Seule une forme à feuilles non glauques chez *A. polifolia* a été décrite (f. *concolor* (Boivin) Boivin).

L'examen du pollen de quelques individus typiques d'*A. polifolia* et d'*A. glaucophylla* et d'individus intermédiaires provenant du Nouveau-Québec et des territoires adjacents a révélé que chez les deux premières espèces le pollen est formé presque toujours de tétrades tandis que les triades, diades et monades sont fréquentes chez les individus intermédiaires (tableau I). La colorabilité du pollen au lactophénol bleu de coton a été effectuée chez les mêmes individus. À cause de la variabilité de la coloration pour chaque segment de tétrade, triade ou diade, les calculs de colorabilité ont dû être faits en fonction de chaque segment (tableau I).

Malgré le nombre restreint des données, les résultats semblent démontrer que les individus qui ont peu ou pas de grains de pollen autres que les tétrades (triades, etc.) et une colorabilité de pollen supérieure à 90% peuvent être classés dans *A. polifolia* ou *A. glaucophylla*. Par contre, ceux qui possèdent des triades, des diades et des monades et/ou qui ont une colorabilité inférieure à 76% correspondent aux individus intermédiaires. En raison de ces anomalies et d'une réduction probable dans la fertilité du pollen, le statut d'hybride, *A. ×jamesiana*, conviendrait mieux que le rang de variété pour désigner ces individus intermédiaires. Une étude plus approfondie du problème permettrait cependant de mieux comprendre les interrelations entre les deux espèces de ce complexe.

Remerciements

Je remercie le Centre d'études nordiques et la Northern Québec Raglan Mine pour avoir défrayé mes séjours au Nouveau-Québec. Merci à Pascale Dumas (Québec) pour son assistance sur le terrain, à Jean Deshayé (Québec), à Réjean Gagnon et Louis Martel (Chicoutimi) et à Seppo Huhtinen (Turku, Finlande) pour m'avoir procuré les récoltes citées plus haut. Je suis reconnaissant envers John McNeill (Université d'Ottawa) pour la vérification des spécimens de *Minuartia* et pour la documentation. Je suis redevable à Stephen J. Darbyshire (DAO) pour son assistance technique. Paul M. Catling, William J. Cody et Yolande Dalpé (Centre de recherches biosystématiques) ont aimablement révisé une première version de ce manuscrit. Je remercie également Guy Baillargeon pour ses commentaires.

Références

ASCHERSON, P. & P. GRAEBNER, 1919. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 5(1), Leipzig, 948 p.

- BAIN, J. F. & K. E. DENFORD, 1979. The herbaceous members of the genus *Cornus* in NW North America. — Bot. Notiser, 132: 121-129.
- BOIVIN, B., 1966. Énumération des plantes du Canada. II. — Lignidées. — Naturaliste can., 93: 371-437.
- BRÜGGER, C., 1886. Mitteilungen über neue und kritische Pflanzenformen. — Jber. naturf. Ges. Graubündens, 29: 46-177.
- DESHAYE, J. & P. MORISSET, 1985. La flore vasculaire du lac à l'Eau Claire, Nouveau-Québec. — Provancheria (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval, Québec), n° 18, 52 p.
- EAMES, E. H. 1909. Notes upon the flora of Newfoundland. — Rhodora, 11: 87-99.
- FERNALD, M. L., 1903. *Andromeda polifolia* and *A. glaucophylla*. — Rhodora, 5: 67-71.
- FERNALD, M. L., 1906. Some American representatives of *Arenaria verna*. — Rhodora, 8: 31-34.
- FERNALD, M. L., 1933. Recent discoveries in the Newfoundland flora. — Rhodora, 35: 203-233.
- GERVAIS, C. & J. SMITH, 1985. Étude cytotonomique des *Cornus* herbacés de l'île aux Basques (Estuaire du Saint-Laurent, Québec). — Naturaliste can., 112: 525-533.
- HULTÉN, E., 1964. The circumpolar plants. I. Vascular cryptogams, conifers, monocotyledons. — Almqvist & Wiksell, Stockholm, 280 p.
- LANGÉ, J., 1880. Conspectus florae groenlandicae. — Meddr Grønland, 3: 1-231.
- LEPAGE, E., 1946. Variations taxonomiques de trois espèces laurentiennes. — Naturaliste can., 73: 5-16.
- LEPAGE, E., 1950. Variations mineures de quelques plantes du nord-est du Canada et de l'Alaska. — Naturaliste can., 77: 228-231.
- LEPAGE, E., 1951. Entités nouvelles dans la flore du Québec. — Naturaliste can., 78: 341-352.
- LEPAGE, E., 1954. Nouveautés dans la flore de la Baie James. — Naturaliste can., 81: 255-261.
- LEPAGE, E., 1955. Nouvelles formes du *Cornus canadensis* L. et du *Pontederia cordata* L. — Naturaliste can., 82: 99-102.
- LEPAGE, E., 1958. Études sur quelques plantes américaines. VII. — Naturaliste can., 85: 100-104.
- MAYCOCK, P. F., 1968. The flora and vegetation of the southern Manitoulin Islands, southeast Hudson Bay, and a consideration of phytogeographical relationships in the region. — Naturaliste can., 95: 423-468.
- MCNEILL, J., 1962. Taxonomic studies in the Alsinoideae: I. Generic and infrageneric groups. — Notes R. bot. Gdn. Edinb., 24: 79-155.
- MCNEILL, J., 1980. The delimitation of *Arenaria* (Caryophyllaceae) and related genera in North America, with 11 new combinations in *Minuartia*. — Rhodora, 82: 495-502.
- PAYETTE, S., A. LÉGÈRE & R. GAUTHIER, 1978. La flore vasculaire de la région du lac Minto, Nouveau-Québec. — Provancheria (Mémoires de l'Herbier Louis-Marie, Univ. Laval, Québec), n° 7, 38 p.

- POLUNIN, N., 1939. Notes on some plants collected in the Canadian Eastern Arctic by Dr. Potter in 1937. — *Rhodora*, 41: 37-42.
- PORSILD, A. E., 1964. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago, 2nd ed. — *Bull. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 146, 218 p.
- RADFORD, A. E., W. C. DICKISON, W. C. MASSEY & C. R. BELL, 1974. Vascular plant systematics. — Harper and Row, New York, 891 p.
- ROUSSEAU, C., 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. — Les Presses de l'Université Laval, Québec, 799 p.
- SCOGGAN, H. J., 1979. The flora of Canada. Part 4, Dicotyledoneae (Loasaceae to Compositae). — *Publ. Bot. natn. Mus. nat. Sci. Canada*, no. 7, p. 1117-1711.
- TATEOKA, T., 1975. A contribution to the taxonomy of the *Agrostis mertensii-flaccida* complex (Poaceae) in Japan. — *Bot. Mag.*, Tokyo, 88: 65-87.
- TZVELEV, N., 1973. Notae de Gramineis florum URSS, 7 [en russe]. — *Novit. Syst. Plantarum Vascularium*, 10: 79-98.
- WIDÉN, K.-G., 1971. The genus *Agrostis* L. in eastern Fennoscandia. Taxonomy and distribution. — *Flora Fennica*, 5: 1-209.

EFFETS DE L'INOCULATION AVEC DES SOUCHES DU *RHIZOBIUM LEGUMINOSARUM* BIOVAR *PHASEOLI* SUR LE RENDEMENT ET LA TENEUR EN AZOTE DU HARICOT (*PHASEOLUS VULGARIS*)¹

R. LALANDE

Station de recherches, Agriculture Canada
2560, boulevard Hochelaga, Sainte-Foy (Québec) G1V 2J3

H. ANTOUN, T. PARÉ et P. JOYAL

Département des sols
Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation,
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

On a déterminé, en serres, l'effet de l'inoculation avec 63 souches du *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* isolées de sols du Québec, sur le rendement et le contenu en azote du haricot jaune (*Phaseolus vulgaris*) cv. Goldie. La plupart des souches étudiées ont un potentiel fixateur d'azote efficace. En effet, après six semaines de croissance (début de la floraison) les meilleurs rendements en matière sèche et en azote total ont été obtenus avec 71 et 70% des souches respectivement. L'effet de l'inoculation du haricot avec cinq souches efficaces utilisées en paires a aussi été étudié. Au stade de maturité (10 semaines après le semis), le rendement le plus élevé en matière sèche des gousses a été observé avec la combinaison des souches P121 + P136, cependant ce rendement n'est pas statistiquement différent des rendements observés avec les autres combinaisons. En utilisant la méthode du bilan de l'azote total, on a estimé qu'en présence d'une souche efficace, jusqu'à 74% de l'azote contenu dans les gousses provient de la fixation biologique, ce qui indique que ce processus chez le haricot est important. Dans des essais au champ sur un loam limoneux de pH 6,7 à Saint-Césaire et sur un loam de pH 6,5 à Pintendre, l'inoculation avec les souches efficaces P121 et P136 utilisées individuellement ou en mélange n'a pas stimulé la croissance du haricot, parce que ces sols contiennent des souches efficaces du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*.

Abstract

The effect obtained with the inoculation of 63 strains of *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* isolated from Québec soils, on yield and nitrogen content of wax bean (*Phaseolus vulgaris*) cv. Goldie was studied in the greenhouse. After six weeks of growth, dry matter yields and total nitrogen content of plants inoculated with 71 and 70% of the strains respectively were not different from the highest values observed, indicating that most of the strains were effective. The effect of inoculation of wax bean with five effective strains used in pairs, was also studied. At maturity (after 10 weeks of growth) the highest pods dry matter yield was obtained with the paired strain inoculant containing strains P121 + P136, however it was not statistically different from yields obtained with other combinations of strains. By using the total nitrogen balance method it was estimated that, in the presence of an efficient strain, up to 74% of the nitrogen present in pod comes from nitrogen fixation, indicating that this process is important in wax bean. In field trials on a silt loam soil of pH 6.7 at Saint-Césaire and a loam soil of pH 6.5 at Pintendre, wax bean did not respond to inoculation with the efficient strains P121 and P136 used alone or combined, indicating that the two soils contain efficient indigenous strains of *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*.

¹ Contribution n° 300 de la Station de recherches d'Agriculture Canada à Sainte-Foy.

Introduction

L'effet bénéfique de l'inoculation des graines de légumineuses avec des souches de *Rhizobium* ayant une capacité élevée à fixer l'azote atmosphérique est bien connu. Cependant, les résultats obtenus avec les essais d'inoculation du haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) sont variables (Graham, 1981), car l'habileté à former une symbiose fixatrice d'azote atmosphérique est très variable selon les cultivars. La plupart des sols où le haricot est cultivé contiennent des souches indigènes, qui rivalisent avec les souches introduites par l'inoculation pour la formation des nodosités (Allen & Allen, 1981; Graham, 1981). Le haricot a de plus été considéré comme une légumineuse à faible potentiel pour la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, et on a pensé que l'inoculation était inutile (Duke, 1981). Par contre, Rennie & Kemp (1983a, b) en utilisant la technique de la dilution de l'isotope ^{15}N , ont montré que les souches du *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* en symbiose avec le haricot fixent, selon le cultivar à l'essai, entre 40 et 125 kg-ha $^{-1}$ d'azote atmosphérique. Leur efficacité est donc comparable à celle des souches du *R. japonicum* chez le soja [*Glycine max* (L.) Merr.]. Il est donc important d'effectuer des essais d'inoculation avec le haricot afin d'identifier des souches efficaces et compétitives du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*.

Dans ce travail on a déterminé en serres l'efficacité symbiotique de 63 souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* isolées de sols du Québec. Comme l'inoculation combinée de deux souches efficaces de *Rhizobium* donne parfois un rendement supérieur à celui obtenu avec les souches individuelles (Bordeleau & Antoun, 1977; Bromfield, 1984; Rennie & Kemp, 1983a) on a aussi étudié l'effet de l'inoculation avec cinq souches efficaces du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*, utilisées en paires, sur le rendement et la teneur en azote du haricot. Un mélange de souches, efficace en serres, a aussi été évalué dans des essais au champ.

Matériel et méthodes

ÉVALUATION EN SERRES DE L'EFFICACITÉ SYMBIOTIQUE DES SOUCHES DU *RHIZOBIUM*

Les souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* utilisées dans cette étude ont été isolées tel que décrit par Vincent (1970) à partir de nodosités de plusieurs cultivars de haricot, récoltées dans différentes régions agricoles du Québec. Les souches efficaces de référence, ATCC 14482 et RCR 3610, ont été obtenues de l'*American Type Culture Collection* (Rockville, Maryland) et

du *United States Department of Agriculture* (Beltsville, Maryland) respectivement. Pour l'étude de l'effet des souches utilisées comme inoculant, le haricot jaune cv. Goldie (R. Rogers & Brothers Seed Company, Idaho Falls, Idaho) a été utilisé. Des pots de 11,5 cm de diamètre ont été lavés avec une solution désinfectante contenant 0,5% (v/v) de Oakite Sanitizer n° 1 (Oakite Products of Canada Limited, Bramalea, Ontario). Chaque pot a été rempli avec un mélange synthétique stérile (autoclavé 180 min à 100 kPa), composé de 1 volume de silice n° 24 (0,7 mm de diamètre) et de 2 volumes de vermiculite. On sème dans chaque pot quatre graines de haricot stérilisées en surface (Vincent, 1970) et on ajoute 120 mL d'une solution nutritive complète contenant aussi 30 $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ de N-NO_3 sous forme de KNO_3 (Antoun *et al.*, 1984). Une faible concentration de nitrate est ajoutée à la solution nutritive, afin de mieux refléter le comportement des souches au champ (Heichel & Vance, 1979; Simpson & Gibson, 1970). Les pots sont placés en serre selon un dispositif expérimental de blocs aléatoires complets avec quatre répétitions. La température a été maintenue à 18°C et la photopériode était de 12 h. Deux semaines après le semis, on effectue un éclaircissage pour garder dans chaque pot trois plantules d'apparence uniforme. Les pots sont inoculés en versant à la surface du substrat 20 mL d'un mélange égal de la solution nutritive stérile et de la culture bactérienne contenant pour chaque souche testée un nombre de cellules supérieure à 10^8 par mL. Les témoins non inoculés subissent le même traitement mais sans les bactéries. À chaque semaine, les pots sont arrosés avec la solution nutritive et, lorsque nécessaire, de l'eau distillée est ajoutée. Les plantes (partie aérienne) sont récoltées 6 semaines après le semis (début de la floraison), séchées à 70°C pendant 48 h et leur poids est mesuré. L'azote total dans les plantes a été déterminé par une méthode Kjeldahl automatique (Foss Electric, Hillerd, Danemark). Afin d'estimer la quantité d'azote fixé, on a utilisé la méthode du bilan de l'azote entre le système fixateur (Sf) des plants inoculés et le système non fixateur (SNf) des plants non inoculés comme suit:

$$\% \text{Afa} = \frac{\text{Azote total (Sf)} - \text{Azote total (SNf)}}{\text{Azote total (Sf)}} \times 100$$

où Afa est le pourcentage approximatif d'azote atmosphérique fixé. Cette méthode est arbitraire et n'est utilisée dans ce travail que pour fin de comparaison, puisqu'elle n'est pas assez précise pour calculer la quantité exacte d'azote fixé (Rennie, 1984), en présence d'azote minéral.

L'analyse de la variance a été effectuée sur les données transformées en logarithme naturel et les moyennes ont été comparées à l'aide de la plus petite différence significative (ppds) au seuil de 5% (Steel & Torrie, 1960).

RENDEMENT ET TENEUR EN AZOTE DU HARICOT INOCULÉ, EN SERRES, AVEC DES MÉLANGES DE SOUCHES EFFICACES DU RHIZOBIUM

Pour étudier l'effet de l'inoculation du haricot avec les souches efficaces P68, P84, P107, P121 et P136 utilisées en paires, six graines stérilisées en surface sont semées dans des pots (désinfectés) de 18 cm de diamètre contenant le mélange synthétique stérile. Chaque pot reçoit 400 mL de la solution nutritive. Un éclaircissage est effectué deux semaines après le semis pour garder dans chaque pot quatre plantules uniformes et les pots sont inoculés avec 20 mL de la solution nutritive contenant plus que 10^8 cellules par mL de chaque souche utilisée individuellement ou des souches utilisées en paires (en nombre égal, c'est-à-dire plus que $0,5 \times 10^8$ cellules de chaque souche). Les témoins non inoculés reçoivent la solution nutritive sans bactéries. Le dispositif expérimental était celui de blocs aléatoires complets avec cinq répétitions. Les plantes sont récoltées 10 semaines après le semis (à maturité). Les gousses sont séparées des plants et le poids de la matière sèche et le contenu en azote total de chaque fraction (gousses et plants) sont déterminés. Les conditions de croissance, l'analyse des plantes, la détermination du pourcentage d'Afa et l'analyse statistique des résultats sont déterminés comme dans le premier essai.

EXPÉRIENCES AU CHAMP

Les essais d'inoculation au champ ont été effectués sur la ferme de l'Université Laval à Pintendre et sur un champ de la conserverie Girard à Saint-Césaire. Le sol à Pintendre est un loam de pH 6,5 qui contient 6,9% de matière organique, 106,4 kg/ha de phosphore et 249 kg/ha de potassium. À Saint-Césaire, le sol est un loam limoneux de pH 6,7 qui contient 3,3% de matière organique, 253 kg/ha de phosphore et 382 kg/ha de potassium. Chaque site a été divisé en quatre blocs espacés de 2 m et chaque bloc contenait 5 parcelles de 0,9 m de largeur et 5 m de longueur espacées de 1 m, afin d'éviter les contaminations entre les parcelles. Chaque parcelle contenait quatre rangs séparés par 30 cm. Avant le semis, on a appliqué à Pintendre 20, 85 et 35 kg/ha, et à Saint-Césaire 28, 84 et 28 kg/ha de N, P₂O₅ et K₂O respectivement. Au semis, on a creusé sur chaque rang un sillon d'environ 5 cm de profondeur qui a été rempli avec de la vermiculite contenant la souche ou le mélange de souches de *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* en nombre

permettant d'obtenir plus que 10^8 cellules par graine. Les témoins non inoculés ont reçu de la vermiculite sans bactéries. Les graines du cultivar Goldie de haricot sont semées sur la vermiculite à 5 cm d'intervalle, et recouvertes de sol. Le haricot a été semé le 2 juin 1984 à Pintendre et le 5 juin 1984 à Saint-Césaire, et la récolte a été effectuée le 6 août 1984 à Saint-Césaire et le 8 août 1984 à Pintendre. Les mauvaises herbes ont été éliminées par sarclage manuel. Le dispositif expérimental a été celui de blocs aléatoires complets avec quatre répétitions et les cinq traitements suivants: ATCC 14482, P136, P121, le mélange P136 + P121 et le témoin non inoculé. Le mélange P136 + P121 a été utilisé car il a donné le rendement en matière sèche le plus élevé lors du deuxième essai en serre et la souche ATCC 14482, qui est une souche de référence, a été utilisée afin d'évaluer son efficacité au champ. À la récolte, on a prélevé le haricot sur une distance de 1,7 m dans chacun des deux rangs au centre de chaque parcelle et on a noté la masse de la matière fraîche et le nombre de gousses par plant. La masse de la matière sèche et le contenu en azote total du matériel végétal ont été déterminés comme dans les expériences en serres. Après l'analyse de la variance, les moyennes ont été comparées à l'aide du test de Duncan (Steel & Torrie, 1960).

Résultats et discussion

ESSAIS EN SERRES

Efficacité des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*

Le tableau I indique les valeurs moyennes du rendement en matière sèche et du contenu en azote total du haricot, inoculé avec les différentes souches bactériennes, au stade *pleine floraison* (après six semaines de croissance). Le rendement en matière sèche le plus élevé a été observé avec la souche P136. Cependant, ce rendement élevé n'est pas statistiquement différent des rendements obtenus avec 45 autres souches. Ceci indique qu'environ 71% des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* isolées à partir des sols du Québec, ont le même effet sur le rendement de la matière sèche du haricot cv. Goldie, et semblent être efficaces au stade de la pleine floraison. Le plus faible rendement en matière sèche observé avec la souche P79 est inférieur à celui obtenu avec les témoins non inoculés. Cette souche se comporte donc comme un parasite. Les souches efficaces de référence RCR 3610 et ATCC 14482 ont donné des faibles rendements en matière sèche, comparables au rendement obtenu avec le témoin non inoculé (tableau I). Ces observations illustrent bien l'in-

teraction significative qui existe entre les cultivars de haricots et les souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* (Graham, 1981; Rennie & Kemp, 1983a) et indiquent que ces deux souches sont incompatibles avec le cultivar Goldie.

Le haricot inoculé avec la souche P68 a eu le contenu le plus élevé en azote total (tableau I), mais tel qu'observé avec le rendement de la matière sèche, ce contenu élevé en azote total n'est pas significativement différent de l'azote total du haricot inoculé avec 43 autres souches. Ceci indique aussi qu'en se basant sur le contenu en

azote total de la plante, 70% des souches isolées de sols du Québec peuvent être considérées comme efficaces. Le haricot cv. Goldie inoculé avec les souches P79, P132 ou RCR 3610 contenait moins d'azote total que les plantes non inoculées, ce qui indique que ces souches sont inefficaces. Le pourcentage d'Afa moyen dans les plants de haricot âgés de six semaines a été d'environ 29% et le pourcentage maximum d'Afa observé a été de 40% avec la souche P68 (tableau I). Une corrélation positive significative à $P \leq 0,01$ ($r = 0,71$), existe entre le poids de la matière sèche du haricot et son contenu en

TABLEAU I

Effets des souches du *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* sur le rendement du haricot cv. Goldie récolté au stade de la pleine floraison en serre

Souches	Matière sèche (g/pot)	Azote total (mg/pot)	Afa [†] (%)
P1	1,88	67,60	25,74
P4	1,79	59,38	15,46
P5	2,00	70,73	29,03
P6	2,02	73,15	31,37
P15	2,01	78,08	35,71
P29-1	2,09	80,65	37,76
P29-2	1,91	68,15	26,34
P31	2,14	73,00	31,23
P35	1,80	52,70	4,74
P36	2,07	73,13	31,36
P66	2,15	79,85	37,13
P67	1,99	66,43	24,43
P68	2,22	83,68	40,00
P73	2,08	76,18	34,10
P74	2,05	70,58	28,88
P75	1,98	72,43	30,69
P76	2,02	68,18	26,37
P77	2,06	73,98	32,14
P78-1	2,20	73,13	31,36
P78-2	1,92	72,88	31,12
P79	1,56	48,05	0
P80	2,05	74,75	32,84
P81	2,05	76,53	34,40
P82	1,90	69,65	27,93
P83	2,15	73,60	31,79
P84	2,23	76,08	34,02
P85	1,99	74,50	32,62
P86	2,14	77,63	35,33
P87	1,84	66,93	25,00
P88	2,00	73,50	31,70
P89	1,86	70,73	29,03
P90	2,00	72,78	31,03
P91	2,04	74,60	32,71
P98	2,11	69,70	27,98
P99	1,99	67,98	26,15
P100	2,05	76,73	34,58
P102	1,99	76,25	34,16
P103	1,96	70,98	29,28
P104	1,99	76,23	34,15
P105	2,15	74,45	32,57

TABLEAU I (suite)

Souches	Matière sèche (g/pot)	Azote total (mg/pot)	Afa [†] (%)
P106	1,92	71,20	29,49
P107	2,23	77,45	35,18
P108	2,10	76,48	34,36
P113	1,99	75,75	33,73
P114	2,17	77,10	34,89
P115	2,13	79,25	36,66
P116	2,01	77,00	34,81
P117	2,20	78,13	35,75
P118	2,04	72,75	31,00
P119	1,80	64,60	22,29
P121	2,22	78,58	36,12
P122	2,05	70,78	29,08
P125	2,20	82,18	38,91
P126	2,17	76,65	34,51
P129	2,07	75,70	33,69
P128	2,12	72,05	30,33
P130	2,06	71,33	29,62
P131	1,89	66,50	24,51
P132	1,79	45,60	0
P133	1,97	68,25	26,45
P134	1,78	65,08	22,86
P135	2,07	73,28	31,50
P136	2,24	80,40	37,56
ATCC 14482	1,91	61,30	18,11
RCR 3610	1,70	37,28	0
Témoin non inoculé	1,80	50,20	—
Ppds (5%) ≠	(0,13)	(0,17)	
F	2,32**	5,66**	

[†] Afa : pourcentage approximatif d'azote atmosphérique fixé (pour explication voir Matériel et méthodes)

≠ Ppds : ces valeurs sont en logarithme naturel et elles ne doivent être utilisées qu'avec les moyennes transformées.

** : significatif au seuil statistique $P \leq 0,01$

azote total. Cependant la faible valeur du coefficient de détermination ($r^2 = 50,73\%$) indique que le poids de la matière sèche du haricot après six semaines de croissance ne peut être utilisé d'une manière satisfaisante comme seul facteur de sélection des souches, comme c'est le cas chez d'autres légumineuses (Bordeleau *et al.*, 1977; Erdman & Means, 1952).

Comme la population naturelle du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* est très hétérogène dans le sol (Beynon & Josey, 1980), il est essentiel de sélectionner des souches indigènes efficaces et très compétitives (Graham, 1981) et d'identifier les combinaisons de souches qui stimulent la croissance de la plante (Bordeleau & Antoun, 1977; Bromfield, 1984) si l'on veut améliorer le rendement du haricot par l'inoculation avec le *Rhizobium*.

Efficacité des souches du R. leguminosarum biovar phaseoli utilisées en paires

Les souches P68, P84, P107, P121 et P136 ont donné les rendements en matière sèche les plus élevés lors de la première expérience, nous avons donc étudié l'effet de l'inoculation du haricot avec ces souches utilisées en paires sur le rendement de la matière sèche et le contenu en azote total des gousses et des plants. Au stade de la maturité, le rendement en matière sèche des gousses le plus élevé a été obtenu avec la combinaison P121 + P136 (tableau II), cependant ce rendement n'est pas significativement différent des autres rendements obtenus avec les souches individuelles ou les combinaisons de souche à l'exception de la souche P84. En effet, le plus faible rendement en matière sèche des gousses et le contenu en azote total des gousses le plus

TABLEAU II

Rendement du haricot cv. Goldie inoculé avec des souches du *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* utilisées individuellement ou en paires et récolté au stade de la maturité en serre

Traitements	Gousses			Plants		
	Matière sèche (g/pot)	Azote total (mg/pot)	Af [†] (%)	Matière sèche (g/pot)	Azote total (mg/pot)	Afa (%)
P68	7,19	204,98	66,05	4,73	248,26	46,40
P84	4,72	123,80	43,78	3,41	142,60	6,68
P107	6,33	185,08	62,39	4,93	395,92	66,39
P121	6,68	189,24	63,22	5,52	177,32	24,95
P136	7,86	262,96	73,53	4,17	229,38	41,99
P68 + P84	7,34	244,40	71,52	4,22	301,42	55,85
P68 + P107	7,24	208,04	66,54	3,71	219,46	39,36
P68 + P121	7,03	200,50	65,29	4,46	282,72	52,93
P68 + P136	7,83	223,14	68,81	4,15	257,60	48,34
P84 + P107	7,50	215,54	67,71	4,15	208,62	36,21
P84 + P121	7,90	218,64	68,17	4,46	253,74	47,56
P84 + P136	6,04	213,40	67,39	3,38	165,74	19,71
P107 + P121	7,81	223,06	68,80	4,50	207,72	35,94
P107 + P136	7,81	217,34	67,98	3,75	164,34	19,03
P121 + P136	8,09	224,94	69,06	4,06	215,54	38,26
Témoin non inoculé	2,10	69,60		2,33	133,07	
Ppds (5%) ≠	(0,30)	(0,36)		(0,27)	(0,44)	
F	2,74**	2,76**		1,91*	3,31**	

† Afa : pourcentage approximatif d'azote atmosphérique fixé (pour explication voir Matériel et méthodes)

≠ Ppds : ces valeurs sont en logarithme naturel et elles ne doivent être utilisées qu'avec les moyennes transformées

* : significatif au seuil statistique $P \leq 0,05$

** : significatif au seuil statistique $P \leq 0,01$

faible ont été observés avec la souche P84. Comme cette souche était considérée efficace avec le haricot au stade de pleine floraison, cette observation corrobore donc les variations de l'efficacité de certaines souches de *Rhizobium* observées aux différents stades physiologiques de la plante (Bordeleau *et al.*, 1977). Une corrélation positive et significative à $P \leq 0,01$ ($r = 0,88$) a été observée entre le poids de la matière sèche des gousses et leur contenu en azote total. Le coefficient de détermination étant de 78%, on conclut que le poids de la matière sèche des gousses peut être raisonnablement utilisé pour comparer l'efficacité des souches. En utilisant l'Afa, il est estimé qu'en moyenne 66% de l'azote total des gousses provient de la fixation biologique de l'azote atmosphérique, avec un minimum de 44% avec la souche P84 et un maximum de 74% observé avec la souche P136 (tableau II). Cette observation confirme que le haricot en symbiose avec des souches efficaces du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*, peut fixer des quantités importantes d'azote atmosphérique (Rennie & Kemp, 1983a, b).

Au stade de la maturité, une corrélation significative a été observée entre le poids de la matière sèche des plants de haricot et leur contenu en azote total ($r = 0,52$, significatif à $P \leq 0,01$). Cependant, la très faible valeur du coefficient de détermination ($r^2 = 27,4\%$) indique que le rendement de la matière sèche des plants est un facteur qui a peu de valeur pour l'étude de l'efficacité symbiotique des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*. D'autre part, on estime que l'Afa moyen est de 39% pour les plants. Il n'y a aucune corrélation significative entre le rendement en matière sèche ou le contenu en azote total des gousses et ceux des plants. Comme d'une part le poids de la matière sèche des gousses est le facteur qui est le mieux corrélé au contenu en azote total des gousses et que d'autre part le pourcentage approximatif d'Afa moyen le plus élevé a été observé avec les gousses, il semble que le meilleur outil pour bien apprécier l'efficacité des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* en symbiose avec le haricot cv. Goldie soit l'étude du contenu en azote total des gousses au stade de maturité.

EXPÉRIENCES AU CHAMP

Le deuxième essai en serres a d'une part souligné l'importance de l'utilisation des plantes au stade de maturité pour l'évaluation de l'efficacité symbiotique des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*, et de plus cet essai a indiqué qu'aucune des souches efficaces testées n'a stimulé significativement la croissance du haricot cv. Goldie, lorsque utilisée seule ou en mélange

avec une autre souche efficace. Comme le mélange des souches P121 + P136 a donné le rendement en matière sèche le plus élevé, nous avons évalué l'efficacité de ce mélange lorsque confronté à des *Rhizobium* indigènes, dans des essais au champ. À Saint-Césaire et à Pintendre, l'inoculation du haricot avec la souche de référence ATCC 14482 ou les souches P121 et P136 ou la combinaison P121 + P136 n'a pas eu d'effet significatif sur les rendements (en matières fraîches et sèches) des plants et des gousses du haricot, ni sur le nombre de gousses par plant (tableau III). À Saint-Césaire, les plants de haricot provenant des parcelles non inoculées avaient un pourcentage d'azote significativement inférieur à celui observé chez les plants inoculés. Cependant, cette différence ne se reflète pas sur le contenu en azote total des plants ou des gousses du haricot. À Pintendre, la présence de la souche ATCC 14482 a eu un effet néfaste sur le pourcentage d'azote dans les plants et les gousses du haricot (tableau III). Cet effet s'est traduit par un faible contenu en azote total dans les gousses du haricot inoculé avec la souche ATCC 14482. Ces deux essais au champ indiquent que les sols utilisés contiennent du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* efficace. En effet, aucune des souches introduites n'a permis d'obtenir des rendements supérieurs à ceux des témoins non inoculés. Le tableau IV indique des corrélations très significatives entre la masse de la matière fraîche des plants et des gousses et leur masse de matière sèche. Le contenu des plants et des gousses en azote total est aussi en relation directe avec la masse de leur matière sèche. À Pintendre, aucune corrélation significative n'a été observée entre la masse des plants (matière fraîche ou sèche) et la masse de la matière sèche des gousses ou leur contenu total en azote. Ces observations confirment que la meilleure façon d'apprécier l'efficacité des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* est le contenu en azote total des gousses au stade de maturité, qui au champ est aussi reflété par la masse de la matière sèche des gousses.

Conclusion

Ce travail souligne l'importance de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique chez le haricot et il indique aussi qu'en général les sols du Québec renferment des souches indigènes du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli* qui sont efficaces, tout au moins chez le cultivar Goldie. Parmi les souches efficaces utilisées dans cette étude, aucune n'a indiqué un pouvoir compétitif important qui se soit traduit par une stimulation importante de la croissance du haricot. Aucune synergie n'a été observée avec les combinaisons

TABLEAU III

Valeurs moyennes des matières fraîches et sèches, de la concentration en azote, du contenu en azote total des plants et des gousses, et du nombre de gousses par plant du haricot cultivé au champ

Traitement	Matière fraîche		Matière sèche		Azote (%)		Azote total		Nombre de gousses par plant
	g/plant	g/gousse	g/plant	mg/gousse	plants	gousses	mg/plant	mg/gousse	
<i>Saint-Césaire</i>									
ATCC 14482	10,27 a*	2,98 a	1,94 a	388,6 a	1,99 a	2,24 a	39,06 a	8,75 a	3,78 a
P136	10,31 a	3,03 a	1,91 a	392,4 a	1,97 a	2,25 a	37,80 a	8,85 a	3,37 a
P121	10,80 a	3,08 a	2,01 a	401,5 a	1,90 a	2,25 a	38,23 a	9,07 a	3,81 a
P136 + P121	12,22 a	3,22 a	2,27 a	429,0 a	1,91 a	2,23 a	43,44 a	9,58 a	4,23 a
Témoin non inoculé	9,95 a	2,88 a	1,84 a	369,3 a	1,67 b	2,11 a	31,28 a	7,93 a	3,63 a
<i>Pintendre</i>									
ATCC 14482	16,11 a	4,09 a	2,97 a	419,2 a	1,91 a	2,10 a	55,69 a	8,78 a	4,75 a
P136	17,49 a	4,33 a	3,18 a	457,6 a	2,43 b	2,59 b	77,91 a	11,85 b	5,00 a
P121	18,28 a	4,37 a	3,28 a	469,0 a	2,55 b	2,65 b	83,61 a	12,45 b	5,24 a
P136 + P121	14,50 a	4,13 a	2,61 a	447,9 a	2,53 b	2,60 b	65,95 a	11,68 b	4,71 a
Témoin non inoculé	15,68 a	4,04 a	2,87 a	416,9 a	2,35 b	2,54 b	66,22 a	10,60 ab	4,92 a

* Les valeurs qui ne sont pas suivies par la même lettre sont significatives au seuil statistique $P \leq 0,05$ d'après le test de Duncan.

TABLEAU IV

Coefficients de corrélation (*r*) reliant la matière fraîche des plants (MFP) et des gousses (MFG), la matière sèche des plants (MSP) et des gousses (MSG) et le contenu en azote total des plants (ATP) et des gousses (ATG), du haricot cultivé au champ

	MSP	ATP	MFG	MSG	ATG
<i>Saint-Césaire</i>					
MFP	0,99	0,96	0,96	0,91	0,93
MSP		0,97	0,95	0,91	0,92
ATP			0,91	0,88	0,91
MFG				0,97	0,97
MSG					0,99
<i>Pintendre</i>					
MFP	0,99	0,90	0,65	0,16 N.S.*	0,28 N.S.
MSP		0,88	0,62	0,13 N.S.	0,22 N.S.
ATP			0,78	0,47	0,63
MFG				0,73	0,72
MSG					0,87

*N.S.: non significatif au seuil statistique $P \leq 0,01$

de souches. Cette étude démontre aussi qu'il est essentiel de se rendre jusqu'au stade de maturité et d'étudier les rendements en matière sèche et en azote total des gousses afin d'obtenir la meilleure estimation de l'efficacité symbiotique des souches du *R. leguminosarum* biovar *phaseoli*, lors d'essais en serres ou au champ. Bien qu'aucun effet positif n'a été obtenu dans les essais d'inoculation du haricot au champ, probablement à cause de la présence de souches indigènes efficaces, l'inoculation de cette plante demeure une pratique qui sera bénéfique dans les sols qui ne contiennent pas de souches indigènes efficaces ou à la suite du développement de souches de *Rhizobium* plus compétitives et ayant une efficacité symbiotique supérieure à celle des souches efficaces présentes dans les sols du Québec.

Remerciements

Les auteurs remercient le Dr L. Couture pour ses conseils judicieux dans la préparation de ce manuscrit, le Dr H. H. Keyser pour la souche RCR 3610, Mme G. Fiset pour l'isolation des *Rhizobium* et M. M. Pitre pour l'excellent soutien technique. Ce travail a été financé en partie par le Centre de recherches pour le développement international et par le Conseil de recherches et services agricoles du Québec. T. Paré remercie l'Université de Ouagadougou, Burkina Faso, qui a permis son stage au Canada.

Références

ALLEN, O. N. & E. K. ALLEN, 1981. The Leguminosae. A source book of characteristics, uses and nodulation. — University of Wisconsin Press, Madison, 812 p.

- ANTOUN, H., L. M. BORDELEAU & R. SAUVAGEAU, 1984. Utilization of the tricarboxylic acid cycle intermediates and symbiotic effectiveness in *Rhizobium meliloti*. — Pl. Soil, 77: 29-38.
- BEYNON, J. L. & D. P. JOSEY, 1980. Demonstration of heterogeneity in a natural population of *Rhizobium phaseoli* using variation in intrinsic antibiotic resistance. — J. gen. Microbiol., 118: 437-442.
- BORDELEAU, L. M. & H. ANTOUN, 1977. Effet de l'inoculation mixte avec des souches de *Rhizobium meliloti* sur le rendement de la luzerne, cultivar Saranac. — Can. J. Pl. Sci., 57: 1071-1075.
- BORDELEAU, L. M., H. ANTOUN & R. A. LACHANCE, 1977. Effets des souches de *Rhizobium meliloti* et des coupes successives de la luzerne (*Medicago sativa*) sur la fixation symbiotique d'azote. — Can. J. Pl. Sci., 57: 433-439.
- BROMFIELD, E. S. P., 1984. Variation in preference for *Rhizobium meliloti* within and between *Medicago sativa* cultivars grown in soil. — Appl. Environ. Microbiol., 48: 1231-1236.
- DUKE, J. A., 1981. Handbook of legumes of world economic importance. — Plenum Press, New York and London, 345 p.
- ERDMAN, L. W. & U. M. MEANS, 1952. Use of total yield for predicting nitrogen content of inoculated legumes grown in sand cultures. — Soil Sci., 73: 231-235.
- GRAHAM, P. H., 1981. Some problems of nodulation and symbiotic nitrogen fixation in *Phaseolus vulgaris* L.: a review. — Fld Crops Res., 4: 93-112.
- HEICHEL, G. H. & C. P. VANCE, 1979. Nitrate-N and *Rhizobium* strain roles in alfalfa seedling nodulation and growth. — Crop Sci., 19: 512-518.
- RENNIE, R. J., 1984. Comparison of N balance and ¹⁵N isotope dilution to quantify N₂ fixation in field grown legumes. — Agron. J., 76: 785-790.

- RENNIE, R. J. & G. A. KEMP, 1983a. N₂-fixation in field beans quantified by ¹⁵N isotope dilution. I. Effect of strains of *Rhizobium phaseoli*. — *Agron. J.*, 75: 640-644.
- RENNIE, R. J. & G. A. KEMP, 1983b. N₂-fixation in field beans quantified by ¹⁵N isotope dilution. II. Effect of cultivars of beans. — *Agron. J.*, 75: 645-649.
- SIMPSON, J. R. & A. H. GIBSON, 1970. A comparison of the effectiveness of two strains of *Rhizobium trifolii* with *Trifolium subterraneum* in agar and three soils. — *Soil Biol. Biochem.*, 2: 295-305.
- STEEL, R. G. D. & J. H. TORRIE, 1960. Principles and procedures of statistics. — McGraw-Hill Book Co., New York, 481 p.
- VINCENT, J. M., 1970. A manual for the practical study of root-nodule bacteria. — *Int. Biol. Progr. Handb.*, no. 15, Blackwell Sci. Publ. Oxford and Edinburgh, 164 p.

LA RÉGÉNÉRATION DE L'ÉPINETTE BLANCHE DANS LES ÉTAGES MONTAGNARD, SUBALPIN ET ALPIN AU MONT JACQUES-CARTIER, QUÉBEC

H. MORIN¹

Centre d'études nordiques et Département de phytologie
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

La relation entre le climat et la régénération de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss.) a été étudiée le long du gradient altitudinal au mont Jacques-Cartier (Québec), dans un environnement qui semble avoir été épargné par les feux depuis plusieurs centaines d'années. Le nombre de plantules diminue de 67 individus/100 m² dans l'étage montagnard à moins de 5/100 m² dans l'étage alpin inférieur. La structure d'âge des plantules suggère une régénération épisodique dans les étages subalpin et alpin. Le pourcentage de germination des graines formées l'année de la récolte (1979) diminue aussi avec l'altitude ($r = -0,99$); il passe de 30% dans l'étage montagnard à 0,1% dans l'étage alpin supérieur. De plus, aucune graine d'épinette blanche provenant des cônes âgés de plus d'un an n'a germé. Par ailleurs, la longueur des cônes ($r = -0,98$), le nombre d'écaillés par cône ($r = -0,97$), le nombre de graines dispersées ($r = -0,89$) et le poids des graines ($r = -0,90$) diminuent avec l'altitude. Enfin, le pourcentage de cônes parasités, très élevé dans les étages montagnard (48%) et subalpin (50%), est inversement corrélé à l'altitude ($r = -0,97$).

Abstract

The relation between the climate and the regeneration of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss.) has been studied along an altitudinal gradient in the Mont Jacques-Cartier area (Québec), in an environment that seemed to escape from fire for hundreds of years. The number of white spruce seedlings decreased from 67/100 m² in the montane belt to less than 5/100 m² in the lower alpine belt. The age structure of the seedlings suggested that the regeneration was episodic in the subalpine and alpine belts. The germination percentage of the seeds formed the sampling year (1979) also declined with increasing altitude ($r = -0,99$); it passed from 30% in the montane belt to 0,1% in the higher alpine belt. Moreover, all the white spruce seeds extracted from the cones older than one year has failed to germinate. Also, the length of the cones ($r = -0,98$), the number of scales per cone ($r = -0,97$), the number of dispersed seeds ($r = -0,89$) and the seed weight ($r = -0,90$) showed an inverse correlation with altitude. Finally, the percentage of the cones affected by parasites was very high in the montane (48%) and subalpine (50%) belts and showed an inverse correlation to altitude ($r = -0,97$).

Introduction

Dans les milieux froids, plusieurs espèces vasculaires se multiplient surtout végétativement, la reproduction par graines étant épisodique (Bliss, 1971; Billings & Mooney, 1968; Hustich, 1966; Marchand & Roach, 1980); c'est une caractéristique des espèces arborescentes situées à leur limite altitudinale ou latitudinale de distribution (Elliott, 1979; Kullman, 1979; Payette & Gagnon, 1979). La capacité de reproduction de ces espèces

est en grande partie responsable de la variation spatiale de leurs populations soumises à différents stress comme les fluctuations climatiques et l'incidence des feux (Gagnon & Payette, 1985; Payette & Gagnon, 1985); la reproduction par graines permet aux espèces arborescentes de prendre de l'expansion sous des conditions favorables (Kullman, 1979; Payette & Filion, 1985). Plusieurs auteurs ont déjà souligné la faible régénération sexuée des arbres à leur limite latitudinale dans le Nord canadien (Elliott, 1979; Larsen, 1965, 1972; Nichols, 1976) et au Québec nordique (Gagnon & Payette, 1981; Payette & Gagnon, 1979; Payette *et al.*, 1982).

Au mont Jacques-Cartier, les étages subalpins sont présentement affectés par des perturbations

¹ Adresse actuelle: Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boulevard de l'Université, Chicoutimi (Québec) G7H 2B1.

locales comme les chablis mais les feux semblent avoir été absents depuis des centaines d'années à cause du climat humide du haut plateau (Boudreau, 1981; Payette & Boudreau, 1984). Cette particularité et la présence d'un gradient climatique relié à l'altitude en font un milieu idéal pour évaluer la relation entre le climat et la régénération des espèces arborescentes. L'effet des différentes variables climatiques sur les mécanismes de régénération de l'épinette blanche, *Picea glauca* [Moench] Voss., est encore peu connue (Payette & Filion 1985). Cette espèce est abondante le long des versants du mont Jacques-Cartier. Elle adopte une forme prostrée dans l'étage alpin où sa multiplication semble se faire presque exclusivement par voie végétative (Boudreau, 1981). Ce travail a pour but d'évaluer l'impact du gradient climatique sur la régénération sexuée de l'épinette blanche en étudiant la production, la dispersion, la viabilité et la grosseur des graines, ainsi que la structure d'âge des plantules et des gaulis le long du gradient altitudinal.

Milieus étudiés

Le mont Jacques-Cartier (48°59'N., 65°57'O.) est situé dans le parc de la Gaspésie où il forme le plus haut sommet du Québec méridional (1268 m). Boudreau (1981) a décrit les étages montagnard, subalpin et alpin le long des versants du mont Jacques-Cartier. Une sapinière à bouleaux blancs caractérise l'étage montagnard où les feux et la coupe forestière sont fréquents. L'étage subalpin apparaît vers 900 m d'altitude et est composé de forêts ouvertes d'épinettes blanches associées à des prairies subalpines où l'enneigement est important. L'étage alpin se situe dans les milieux exposés, généralement au-dessus de 1000 m. Il est divisé en sous-étage alpin inférieur (toundra arbustive) où les krumholz dominant, et en sous-étage alpin supérieur où les plantes herbacées et les lichens alternent avec les microformes périglaciaires (Boudreau, 1981; Payette & Boudreau, 1984).

La température moyenne annuelle au sommet est d'environ -3°C (Boudreau, 1981). Les vents dominants soufflent de l'ouest et du nord-ouest. La topographie, l'altitude, la proximité des eaux froides du golfe du Saint-Laurent et les vents dominants font en sorte que les hauts sommets gaspésiens enregistrent la plus forte précipitation au Québec (environ 160-165 cm/année au sommet du mont Jacques-Cartier, selon Gagnon, 1970) ainsi que de fréquents brouillards (35% des jours en juillet et août, selon Boudreau, 1981). La distribution du couvert nival, de même que le patron de déneigement, sont autant de facteurs qui déterminent les conditions microclimatiques

modelant l'étagement de la végétation au mont Jacques-Cartier.

Méthodes

L'étude écologique de Boudreau (1981) a servi de cadre de référence pour le choix de six stations représentatives des étages de végétation du mont Jacques-Cartier le long du gradient altitudinal (tableau I). Une place-échantillon de 10 m \times 20 m a été délimitée dans chaque station. Les plantules et les gaulis d'épinette blanche (individus issus de graines dont le diamètre à la base du tronc (DHB) est inférieur à 2,5 cm) ont été récoltés dans cinq quadrats de 1 m \times 10 m répartis systématiquement dans chaque place-échantillon. Leur âge a été déterminé en évaluant le nombre de cicatrices laissées par le bourgeon terminal et en comptant les anneaux de croissance au niveau du collet.

Les cônes d'épinette blanche ont été récoltés sur le sol dans dix quadrats de 1 m \times 1 m répartis systématiquement dans chaque place-échantillon. Une centaine de cônes formés durant l'année de la récolte (1979) et pendant les années antérieures ont été cueillis à différentes hauteurs dans les arbres des milieux étudiés. Les cônes formés avant 1979 étaient reconnaissables à leur aspect délavé. Les cônes formés en 1979 ont fait l'objet de deux récoltes, afin de comparer leur phénologie selon les étages de végétation: une première récolte s'échelonnant du 14 août au 7 septembre 1979 et une deuxième le 30 septembre.

Les cônes ont été conservés au frais avant d'être séchés à l'air. Les graines peu développées de la base et de l'apex ont été exclues de l'analyse (United States Department of Agriculture, 1974). La longueur des cônes a été mesurée et les écailles de chaque cône ont été comptées afin de déterminer le nombre de loges disponibles. Les graines ont été extraites et conservées à une température de 4°C . Chaque cône a fait l'objet d'observations relatives au parasitisme; un cône recourbé ou montrant une perforation de ses écailles était disséqué pour observation d'insectes dans le rachis. Enfin, deux cents graines de la deuxième récolte (1979) ont été choisies au hasard dans chacun des milieux pour être pesées par groupe de 50 (4 \times 50 graines).

Les graines des cônes formés en 1979 ont subi une stratification de 80 jours à -2°C avant de subir un test de viabilité. Les graines ont été placées sur des papiers filtres dans des plats de Pétri pendant 32 à 53 jours, dans des chambres de croissance (Convion, modèle EF7) en milieu contrôlé. L'éclairage était de 1000 lux pendant huit heures à 30°C ; les 16 heures d'obscurité

TABLEAU I
Caractéristiques générales des stations étudiées

Étage & station	Altitude (m)	Exposition	Pente (°)	Hauteur strate arborescente (m)	Type de milieu	Principales espèces herbacées*	Principales espèces muscinales et lichéniques	Densité plantules & gaulis (100 m ²)
Montagnard 1	825	est-sud-est	11 à 15	16,6	Sapinière à bouleaux blancs	<i>Solidago macrophylla</i> <i>Dryopteris spinulosa</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Oxalis montana</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> <i>Polytrichum</i> sp.	67
Subalpin 2	1055	sud	8 à 9	7,7	Pessière subalpine	<i>Solidago macrophylla</i> <i>Dryopteris spinulosa</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Clintonia borealis</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> <i>Dicranum scoparium</i>	7
Subalpin 3	1055	sud	5 à 10	—	Prairie subalpine	<i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Solidago macrophylla</i> <i>Vaccinium cespitosum</i> <i>Prenanthes trifoliolata</i>	<i>Polytrichum</i> sp. <i>Drepanocladus uncinatus</i>	25
Alpin inférieur 4	1140	ouest	12 à 14	5	Haute arbustaie à épinette blanche (krummholz)	<i>Dryopteris spinulosa</i> <i>Solidago macrophylla</i> <i>Clintonia borealis</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> <i>Polytrichum</i> sp. <i>Dicranum scoparium</i>	5
Alpin supérieur 5	1165	nord-ouest	10 à 15	3	Basse arbustaie à épinette blanche et sapin (krummholz)	<i>Solidago macrophylla</i> <i>Cornus canadensis</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> <i>Dicranum scoparium</i> <i>Cladina rangiferina</i>	0
Alpin supérieur 6	1200	nord-ouest	10	1,5	Basse arbustaie à épinette blanche et sapin (krummholz)	<i>Empetrum nigrum</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Carex bigelowii</i>	<i>Polytrichum</i> sp. <i>Ptilidium ciliare</i> <i>Cladina rangiferina</i> <i>Oetraria islandica</i>	0

* Nomenclature selon Fernald (1950)

étaient réglées à 20°C (Mackay, 1972). Les graines étaient arrosées à volonté. Elles étaient considérées comme germées lorsque la radicule atteignait la longueur de la graine (Bliss, 1958), elles étaient alors extraites et comptées. Après le test, les graines non germées étaient toutes vides.

Résultats

L'échantillonnage de la strate de régénération des populations d'épinette blanche indique leur situation précaire en altitude. En effet, le nombre de plantules et de gaullis échantillonnés montre une baisse en fonction de l'altitude; il passe de 67 individus/100 m² dans l'étage montagnard à moins de 5/100 m² dans l'étage alpin inférieur (tableau I). Les structures d'âge de la strate de régénération de la pessière subalpine (milieu 2) et de la prairie subalpine (milieu 3) suggèrent une régénération épisodique de l'épinette blanche par rapport à la forêt de l'étage montagnard (milieu 1); le grand nombre de plantules âgées de 5 ans n'a pas été enregistré dans l'étage subalpin (fig. 1). Deux autres gaullis (20 et 26 ans) seulement ont été retrouvés dans la haute arbustaie à épinette blanche du sous-étage alpin inférieur (milieu 4), en dehors de la place-échantillon.

Le nombre de cônes récoltés au sol et dans les arbres dans les étages de végétation du mont Jacques-Cartier est indiqué au tableau II. Les cônes qui ont été formés avant l'année de la récolte (1979) sont dans un état de décomposition variable et il est impossible de connaître leur âge. Dans ce cas, le pourcentage de graines libérées par rapport aux écailles non décomposées représente le nombre de loges vides sur le nombre de loges disponibles. Ce pourcentage ne montre pas de tendance particulière en fonction de l'altitude ($r = -0,22$; $P > 0,05$, fig. 2).

Aucune graine provenant des cônes âgés de plus d'un an n'a germé. Il semble que les graines d'épinette blanche ne restent pas viables dans les cônes pendant plus d'un an. Par ailleurs, le pourcentage de germination des graines formées en 1979 baisse en fonction de l'altitude ($r = -0,99$; $P < 0,01$, fig. 3). Le pourcentage de germination des graines est plus élevé pour la première récolte dans le milieu 1 et pour la deuxième récolte dans les milieux 2, 4 et 5. Quant au milieu 6, nous avons pu échantillonner des cônes pour la première récolte seulement. Ces pourcentages représentent vraisemblablement la période optimale de maturation avant la dissémination. Les graines provenant de ces récoltes ont été retenues dans les calculs de régression linéaire concernant le pourcentage de germination,

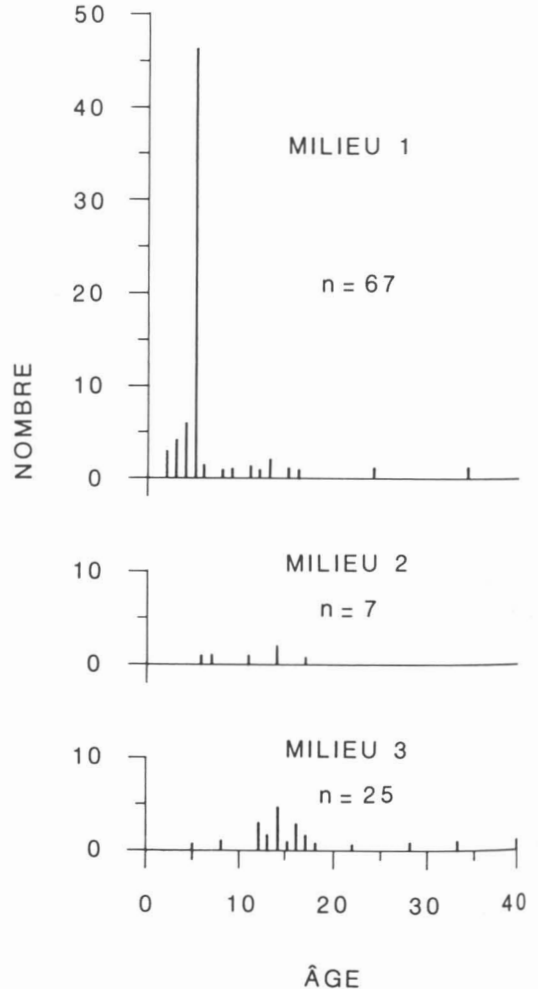


Figure 1. Structure d'âge des plantules et des gaullis d'épinette blanche (100 m²) de la sapinière à bouleaux blancs (milieu 1, 825 m), la pessière subalpine (milieu 2, 1055 m) et la prairie subalpine (milieu 3, 1055 m).

le pourcentage de cônes parasités, le nombre moyen d'écailles par cône, la longueur des cônes et le poids des graines. Les graines provenant de la deuxième récolte ont été retenues dans le calcul du pourcentage de graines libérées pour représenter l'état des cônes à la fin de la saison de croissance. Le plus fort pourcentage de germination est de 27,8% ($n = 7195$ graines) dans l'étage montagnard. Il représente le pourcentage de germination des graines encore dans les cônes puisque 39% d'entre elles avaient déjà été libérées. Le pourcentage de cônes parasités atteint 51% dans le milieu 2. Il passe de 48% dans le milieu 1 à 0% dans le milieu 6, montrant une

TABLEAU II
Nombre de cônes d'épinette blanche échantillonnés

Milieux		1	2	3	4	5	6
Cônes âgés de plus d'un an échantillonnés au sol		30	110	11	61	272	5
Cônes âgés de plus d'un an échantillonnés dans les arbres		—	103	—	104	100	98
Cônes formés durant l'année de la récolte	Première récolte	119	110	—	13	—	25
	Deuxième récolte	99	104	—	63	6	—

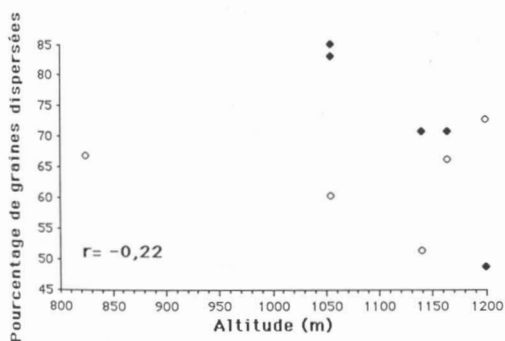


Figure 2. Pourcentage de graines dispersées en fonction de l'altitude dans les cônes âgés de plus d'un an récoltés au sol et dans les arbres. \diamond = cônes récoltés au sol; \blacklozenge = cônes récoltés dans les arbres.

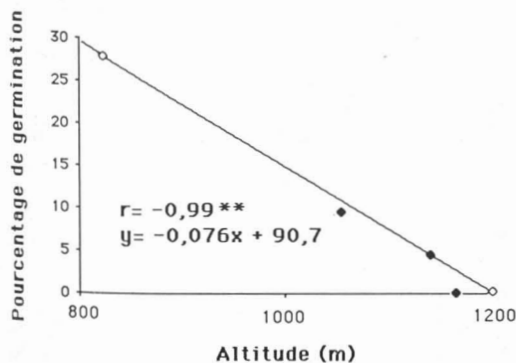


Figure 3. Pourcentage de germination des graines d'épinette blanche formées l'année de la récolte en fonction de l'altitude. \diamond = première récolte; \blacklozenge = deuxième récolte; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$.

relation inverse avec l'altitude ($r = -0,97$; $P < 0,01$, fig. 4).

La longueur moyenne des cônes baisse avec l'altitude ($r = -0,98$; $P < 0,01$, fig. 5). Par ailleurs, le nombre moyen d'écaïlles par cône montre aussi

une relation inverse avec l'altitude ($r = -0,97$; $P < 0,01$, fig. 6). La diminution de la longueur des cônes est donc imputable à la réduction de taille et du nombre d'écaïlles par cône.

Le pourcentage de graines libérées baisse en fonction de l'altitude ($r = -0,89$; $P < 0,05$, fig. 7). Comme elle n'a pas été observée chez les cônes âgés de plus d'un an (fig. 2), cette baisse serait attribuable à la phénologie différentielle des milieux; les graines provenant des milieux d'altitude seraient libérées plus tard, pendant l'hiver ou le printemps suivant. Enfin, le poids des graines et l'altitude sont étroitement liés ($r = -0,90$; $P < 0,05$, fig. 8).

Discussion

La structure d'âge des plantules et des gaulis chez l'épinette blanche montre que l'importance de la régénération sexuée, estimée par le nombre de plantules, diminue en fonction de l'altitude. Par ailleurs, l'épinette blanche produit des graines qui ne resteraient pas viables plus d'un an dans

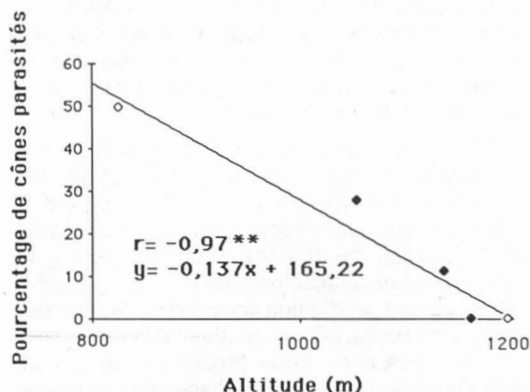


Figure 4. Pourcentage de cônes parasités en fonction de l'altitude.

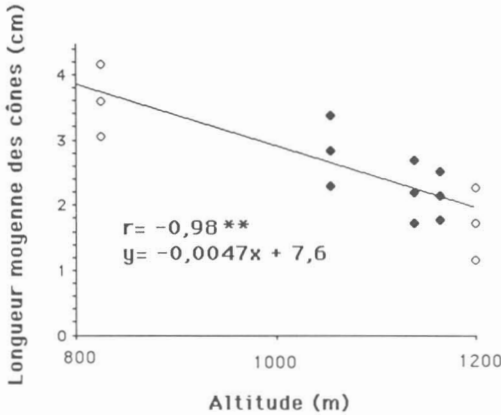


Figure 5. Longueur moyenne (\pm un écart-type) des cônes d'épinette blanche en fonction de l'altitude.

les cônes. De plus, une étude du réservoir de graines dans les mêmes milieux à la fin de septembre 1979 n'a révélé aucune graine viable d'épinette blanche dans les dix cm supérieurs du sol (Morin, 1981), une situation déjà observée chez d'autres conifères (Elliott, 1979; Frank & Safford, 1970; Johnson, 1975; Olmstead & Curtis, 1947; Payette *et al.*, 1982; Thomas & Wein, 1985). Les graines dispersées pendant l'automne perdent donc rapidement leur viabilité et leur germination à cette période de l'année n'est jamais observée (Zasada & Gregory, 1969), les plantules ne survivraient pas à l'hiver (United States Department of Agriculture, 1974). D'autre part, les graines dispersées au cours des années antérieures ont également perdu leur viabilité dans le sol; la régénération dépendrait donc des graines dispersées plus tard durant l'automne et l'hiver. Ces graines devront de plus germer très tôt le printemps suivant. L'ensemble de ces conditions suggèrent que la régénération sexuée de l'espèce est assurée par une banque de plantules plutôt que par une banque de graines dans les trois étages de végétation. Cette date hâtive de germination peut être avantageuse par rapport aux espèces qui prennent plus de temps à germer (Angevine & Chabot, 1979; Grime, 1979).

À en juger par la présence des plantules, une production de graines satisfaisante est un événement épisodique dans les étages subalpin et alpin, comme l'avaient déjà souligné Billings (1974) et Tranquillini (1979) chez d'autres espèces. Le faible nombre de plantules de 0 à 4 ans semble lié à la faible production de graines des années précédant l'échantillonnage. Il est difficile d'établir un lien entre cette faible production de graines et la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) car son impact est méconnu dans les étages

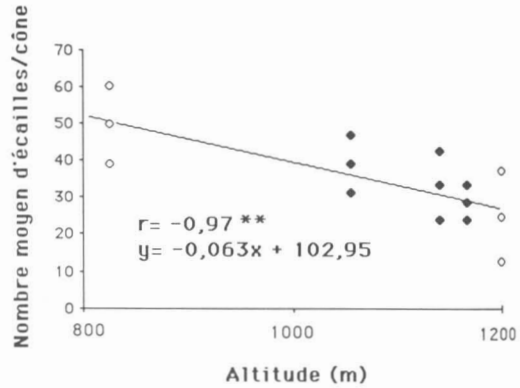


Figure 6. Nombre moyen (\pm un écart-type) d'écaillles/cône d'épinette blanche en fonction de l'altitude.

subalpin et alpin. Dans la péninsule gaspésienne, le maximum d'expansion de l'épidémie aurait eu lieu entre 1973 et 1977 (Blais, 1984; Hardy *et al.*, 1983; Kettela, 1983), entraînant une défoliation sévère qui a pu affecter la production de graines d'épinette blanche. La production et la germination des graines de sapin (*Abies balsamea* [L.] Mill.), l'espèce la plus affectée par la tordeuse, fut cependant excellente pendant cette période dans les sites étudiés (Morin, 1981). L'année de la récolte (1979) fut une bonne année de production de graines dans les sites étudiés. Comme la périodicité de bonne production de graines chez l'épinette blanche est d'environ 2 à 6 ans (United States Department of Agriculture, 1974), l'intervalle entre les bonnes années de production et de germination des graines serait plus grand dans l'étage subalpin. Non seulement les années de bonne production de graines sont-elles plus espacées, mais on observe aussi une baisse dans

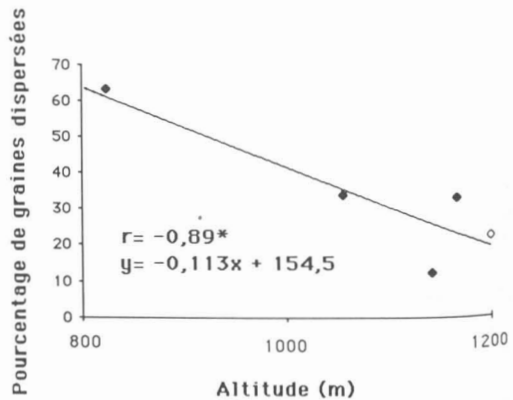


Figure 7. Pourcentage de graines dispersées en fonction de l'altitude.

le taux de dispersion des graines. Cette variable n'a pas été évaluée directement dans notre étude mais les données suggèrent qu'il y a une baisse du nombre de graines libérées à cause premièrement du nombre restreint d'arbres reproducteurs (tableau I: arbres/krummholz) et deuxièmement d'une production de graines par cône diminuant proportionnellement avec le nombre d'écaillés par cône. Kuoch et Fisher *et al.* (in Tranquillini, 1979) ont déjà observé le même phénomène chez *Picea abies*(L.) Karst, en milieu subalpin.

De plus, le pourcentage de germination diminue en fonction de l'altitude, une situation rencontrée en milieux subalpin et alpin chez plusieurs espèces arborescentes (Tranquillini, 1979; Wardle, 1970). Une baisse du pourcentage de germination en fonction de la latitude a aussi été observée chez des graines d'épinette noire d'un an par Black & Bliss (1980). Les graines sont moins développées en altitude et leur poids diminue, comme l'ont fait aussi remarquer Tranquillini (1979) dans les Alpes autrichiennes et Wardle (1970) en Nouvelle-Zélande. Ce phénomène a été aussi observé en fonction de la latitude chez l'épinette noire (Black & Bliss, 1980). La diminution du parasitisme dans les milieux exposés a aussi été observée par Payette *et al.* (1982) pour des graines de mélèze (*Larix laricina* [DuRoi] K. Koch) au Québec nordique. Malheureusement, la période d'échantillonnage n'étant pas propice, aucun parasite n'a été récolté. Le pourcentage élevé de cônes parasités dans les étages montagnard et subalpin contribue certainement à restreindre la banque de plantules.

En l'absence de perturbation majeure comme les feux, l'étude de la production, de la dispersion, de la viabilité et de la grosseur des graines, ainsi que de la strate de régénération de l'épinette blanche le long du gradient altitudinal au mont Jacques-Cartier a permis d'évaluer l'impact cli-

matique sur les mécanismes de régénération sexuée de l'espèce dans les étages subalpin et alpin.

Remerciements

Je voudrais remercier Serge Payette pour ses conseils lors de la réalisation de ce travail. Le directeur du parc de la Gaspésie, monsieur Jacques Bertrand et son personnel ont grandement collaboré à l'échantillonnage en facilitant l'accès au terrain. Je remercie également Jacques Dugal, Hélène Godmaire, Hervey Herry et Louis Bernier pour leur aide technique sur le terrain et au laboratoire. Enfin, je remercie trois correcteurs anonymes et Réjean Gagnon pour leurs suggestions qui ont permis d'améliorer la version préliminaire du manuscrit. Ce projet a été financé par une bourse de la Direction générale de l'enseignement supérieur (Québec) et par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (Serge Payette).

Références

- ANGEVINE, M. W. & B. F. CHABOT, 1979. Seed germination syndromes in higher plants. — Pages 188-206 in O. T. Solbrig, S. Jain, C. G. Johnson, & P. H. Raven, (eds.). Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, 589 p.
- BILLINGS, W. D., 1974. Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates. — Pages 403-443 in J. D. Ives & R. G. Barry (eds.). Arctic and Alpine environments. Methuen and Co. Ltd, London, 999 p.
- BILLINGS, W. D. & H. A. MOONEY, 1968. The ecology of arctic and alpine plants. — Biol. Rev., 43: 481-529.
- BLACK, A. R. & L. C. BLISS, 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) BSP. at tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. — Ecol. Monogr., 50: 331-354.
- BLAIS, J. R., 1984. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. — Can. J. For. Res., 13: 539-547.
- BLISS, L. C., 1958. Seed germination in arctic and alpine species. — Arctic, 11: 180-188.
- BLISS, L. C., 1971. Arctic and alpine life cycles. — A. Rev. Ecol. Syst., 2: 405-438.
- BOUDREAU, F., 1981. Écologie des étages subalpin et alpin du mont Jacques-Cartier, parc de la Gaspésie, Québec. — Thèse M.Sc., Univ. Laval, Québec, 185 p.
- ELLIOTT, D. L., 1979. The current regenerative capacity of the northern Canadian trees, Keewatin, N.W.T., Canada: some preliminary observations. — Arct. Alp. Res., 11: 243-251.
- FERNALD, M. L., 1950. Gray's manual of botany. — D. Van Nostrand Co., New York, 1632 p.
- FRANK, R. M. & L. O. SAFFORD, 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clearcutting. — J. For., 68: 776-778.

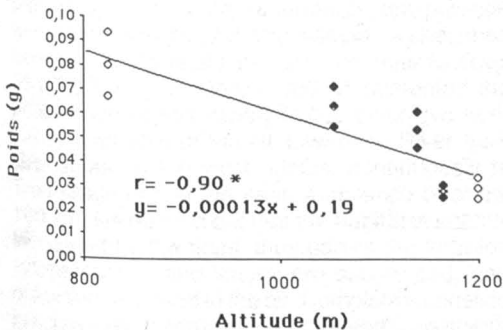


Figure 8. Poids moyen (\pm un écart-type) de 50 graines d'épinette blanche en fonction de l'altitude ($n = 4 \times 50$ graines).

- GAGNON, R. M., 1970. Climat des Chic-Chocs. — Ministère des Richesses naturelles du Québec, M.P. 36, 103 p.
- GAGNON, R. & S. PAYETTE, 1981. Fluctuations holocènes de la limite des forêts de mélèzes, Rivière aux Feuilles, Nouveau-Québec: une analyse macrofossile en milieu tourbeux. — Géog. phys. Quatern., 35: 57-72.
- GAGNON, R. & S. PAYETTE, 1985. Régression holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). — Can. J. Bot., 63: 1213-1225.
- GRIME, J. P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. — Wiley & Sons Ltd., New York, 222 p.
- HARDY, Y. J., A. LAFOND & L. HAMEL, 1983. The epidemiology of the current spruce budworm outbreak in Québec. — Forest Sci., 29: 715-725.
- HUSTISH, I., 1966. On the forest tundra and the northern tree-line. — Rep. Kevo Subarct. Stn., 3: 7-47.
- JOHNSON, E. A., 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. — Can. J. Bot., 53: 2933-2941.
- KETTELA, E. G., 1983. Historique en cartes de la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est de l'Amérique du nord de 1967 à 1981. — Rapport d'information, Service canadien des forêts, DPC-X-14, 8 p.
- KULLMAN, L., 1979. Change and stability in the altitude of the birch tree-line in the southern Swedish Scandes 1915-1975. — Acta Phytogeogr. Suec., no. 65, 121 p.
- LARSEN, J. A., 1965. The vegetation of the Ennadai Lake area, N.W.T.: Studies in subarctic and arctic bioclimatology. — Ecol. Monogr., 35: 37-59.
- LARSEN, J. A., 1972. Growth of spruce at Dubawnt Lake, N.W.T. — Arctic, 25: 59.
- MACKAY, D.B., 1972. The measurement of viability. — Pages 172-208 in E. H. Roberts (ed.). Viability of seeds. Chapman and Hall, London, 448 p.
- MARCHAND, P. J. & D. A. ROACH, 1980. Reproductive strategies of pioneering alpine species: seed production, dispersal and germination. — Arct. Alp. Res., 12: 137-146.
- MORIN, H., 1981. Dynamique des populations de graines dans les étages montagnard, subalpin et alpin au mont Jacques-Cartier, Québec. — Thèse M. Sc., Univ. Laval, Québec, 76 p.
- NICHOLS, H., 1976. Historical aspects of the northern Canadian treeline. — Arctic, 29: 38-47.
- OLMSTEAD, N. & J. O. CURTIS, 1947. Seeds of the forest floor. — Ecology, 28: 49-52.
- PAYETTE, S. & F. BOUDREAU, 1984. Evolution post-glaciaire des hauts sommets alpins et subalpins de la Gaspésie. — Can. J. Earth Sci., 21: 319-335.
- PAYETTE, S. & L. FILION, 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. — Can. J. For. Res., 15: 241-251.
- PAYETTE, S. & R. GAGNON, 1979. Tree-line dynamics in Ungava peninsula, Northern Québec. — Holarct. Ecol., 2: 239-248.
- PAYETTE, S. & R. GAGNON, 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Québec. — Nature, 313: 570-572.
- PAYETTE, S., J. DESHAYE & H. GILBERT, 1982. Tree seed populations at the tree line in Rivière aux Feuilles area, Northern Québec, Canada. — Arct. Alp. Res., 14: 215-221.
- THOMAS, P. A. & R. W. WEIN, 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. — Can. J. For. Res., 15: 727-729.
- TRANQUILLINI, W., 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. — Ecological studies, Vol. 31, Springer-Verlag, New York, 131 p.
- UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE, 1974. Seeds of woody plants in the United States. — Agriculture Handbook, USDA, Washington, D.C., no. 450, 883 p.
- WARDLE, J. A., 1970. Ecology of *Nothofagus solandri*. — N.Z.J. Bot., 8: 494-646.
- ZASADA, J. C. & R. A. GREGORY, 1969. Regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) with reference to interior Alaska: a literature review. — USDA Forest Service Research Paper PNW-79, 37 p.

**ZIZANIA AQUATICA VAR. BREVIS (POACEAE):
A 1983 DISTRIBUTION SURVEY AND A SCANNING ELECTRON
MICROSCOPE STUDY OF EPIDERMAL FEATURES**

S. J. DARBYSHIRE

*Biosystematics Research Centre, Central Experimental Farm
Ottawa (Ontario) K1A 0C6*

and

S. G. AIKEN

*Botany Division, National Museum of Natural Sciences
Ottawa (Ontario) K1A 0M8*

Résumé

Un inventaire réalisé en 1983 montre que l'abondance de *Zizania aquatica* L. var. *brevis* Fassett demeure constante dans la section dulcicole de l'estuaire fluvial du Saint-Laurent, malgré l'augmentation du niveau de pollution depuis la dernière étude publiée en 1969. Des différences entre le var. *aquatica* et le var. *brevis* relatives aux caractères épidermiques des feuilles et des lemmas pistillés sont décrites à l'aide de la microscopie électronique à balayage.

Abstract

A 1983 survey showed continued abundance of *Zizania aquatica* L. var. *brevis* Fassett in the freshwater tidal estuary of the St. Lawrence River despite increased pollution since the previous survey done prior to 1969. Scanning electron microscope observations revealed differences in the epidermal features of leaves and pistillate lemmas between var. *aquatica* and var. *brevis*.

Introduction

Zizania aquatica var. *brevis* Fassett (estuarine wild rice, *riz sauvage*) was first described in 1924 from Québec by N. C. Fassett who distinguished var. *brevis* from var. *aquatica* using the characters plant height, leaf width, ligule length, and pistillate lemma awn length and who selected a specimen from the "rocky tidal flats" at Lévis, near Québec City, as the type. Dore (1969) documented the occurrence of this variety in the extensive non-saline tidal flats of the St. Lawrence River from Grondines, in the west, almost continuously to Trois-Saumons in the east, a distance of about 160 km. He pointed out that the habitat is entirely inundated by the tides, thus part of the time the inflorescences and leaves are submerged, part of the time exposed to the air. Complete inundation in heavily silted tide-water is observed consistently in var. *brevis* but does not occur in habitats of other taxa of *Zizania*. It might be expected that leaves and inflorescences of var. *brevis* would

show certain differences in their epidermal features.

The range of *Z. aquatica* var. *aquatica* approaches that of var. *brevis* from the southwest in the upper St. Lawrence River (west of Montréal) and the Richelieu River well beyond any tidal influences (Fig. 1). There appears to be a hiatus of approximately 130 km between these two varieties. *Zizania palustris* L. (not shown) occurs in the St. Lawrence River at least as far east as Québec City in non-tidal sites and above the high tide level where *Z. aquatica* var. *brevis* does not occur.

The purpose of this investigation was to determine the current distribution of *Zizania* in the tidal estuary of the St. Lawrence River, to study the epidermal features of *Z. aquatica* var. *brevis* and to compare them with data previously reported for other *Zizania* taxa by Terrell & Wergin (1979, 1981).

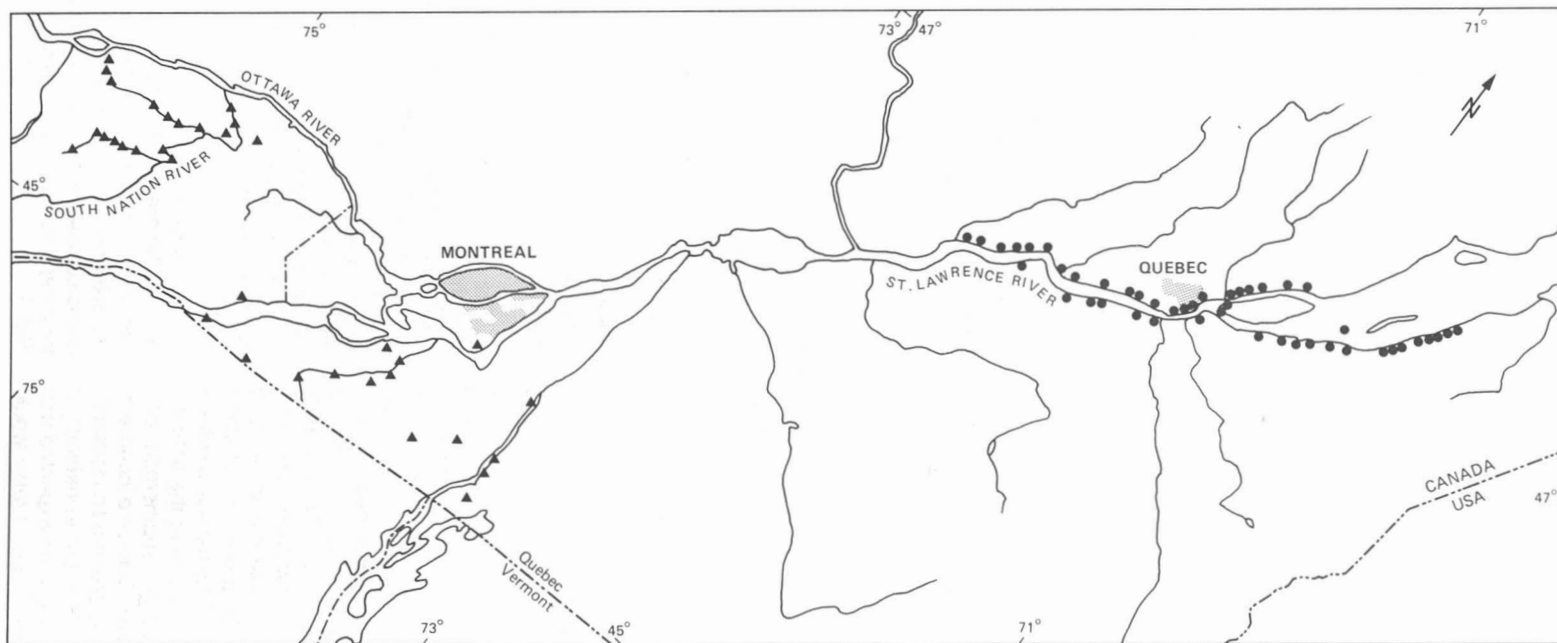


Figure 1. Distribution of *Zizania aquatica* var. *brevis* (dots) along the St. Lawrence River, and var. *subbrevis* and var. *aquatica* (triangles) to the south-west northwest of the junction of the St. Lawrence and Ottawa rivers. Compiled from specimens at the National Museum Herbarium and the Agriculture Canada Herbarium, Ottawa, Canada.

Materials and methods

In August 1983 a survey of *Z. aquatica* var. *brevis* in the St. Lawrence River was conducted from Lac Saint-Pierre to the Rivière-Ouelle — Baie-Saint-Paul region in Québec (approximately 100 km on either side of Québec City). Herbarium specimens and notes on population status of the wild rice were gathered to document its present abundance and distribution.

Material used for SEM observations was fixed in F.A.A. (formalin: acetic acid: ethanol) at the time of field collection. The following five collections from widely separated sites within the range of var. *brevis* were used: S.J.D. no. 2024, Lotbinière, Comté de Lotbinière; S.J.D. no. 2031, Lévis, Comté de Lévis (topotype); S.J.D. no. 2045, rivière Tortue, Comté de L'Islet; S.J.D. no. 2056, Beaupré, Comté de Montmorency; S.J.D. no. 2068, Neuville, Comté de Portneuf. Spikelets close to anthesis were selected and small leaf segments (less than 1 cm²) were cut from the middle of culm flag leaves.

After fixation for approximately 48 hours the specimens were transferred to 70% ethanol for storage. After dehydration in a graded ethanol series the tissues were placed in an ultrasonic cleaner (Sonogen-Z, Branson Instruments Co.) for several 30-second durations with alternating changes of absolute ethanol, until ethanol remained clear after ultrasonic treatment. Tissues were dried by critical point drying (in a Biodynamics Research Corporation unit) from liquid carbon dioxide, or by air drying. Following mounting and gold coating in an Edwards Speedi-Vac coating unit, specimens were observed on an AMR 1000 SEM at an acceleration voltage of 10 kv. Supplemental material was examined with a Zeiss compound light microscope. Only abaxial surfaces were systematically examined.

Results and discussion

In 1983, *Z. aquatica* var. *brevis* occurred in suitable habitats on rocky, sandy and muddy substrates, but it grew most extensively and luxuriantly on tidal flats of fine alluvial mud deposits. With the exception of rocky headlands and armoured or built-up shorelines, var. *brevis* was observed continuously from Saint-Jean-Port-Joli to 5 km east of La Pérade, despite severe pollution of its environment by sewage, industrial effluent and shipping. The range, as illustrated in Figure 1, was found to extend several kilometres to the west and the east of the range given by Dore (1969). Voucher specimens from the 1983 survey have been deposited at the Agriculture Canada Herbarium (DAO), Ottawa.

LEAF

The cell zonation of the abaxial leaf surface is similar to that described by Terrell & Wergin (1979) although more variations were observed in the number of cell rows making up each zone. Silica bodies are arranged in one or sometimes two rows over the veins. When two rows of silica bodies are present they are separated by a single row of long cells. Adjacent to the row(s) of silica bodies in the costal zone are 1-4 rows of long cells on either side. Next to the costal rows of long cells is a band on tissue with 3 (2-5) rows of stomata alternating with interstomatal cells. In each intercostal zone there are two bands of stomatal tissue, one on either side of a medial band of 2-5 rows of long cells.

Stomata generally occur only in the intercostal stomatal bands, but isolated stomata may be seen rarely in the medial band of long cells. Stomata are flanked by usually four or sometimes six, more or less over-arching papillae (Fig. 3). Papillae may be simple and columnar, tapering slightly to a rounded apex, or they may be forked (Fig. 3).

Silica cells occur in both the costal and intercostal regions. Costal silica cells contain large, butterfly-shaped silica bodies (see Terrell & Wergin 1979, Figs. 9-12). They alternate with cork cells that are 0.5 to 10 times the length of adjacent silica bodies and with 3 to 30 small papillae. Intercostal silica bodies are much smaller and irregularly elongate to slightly crescent-shaped with the long axis perpendicular to the longitudinal axis of the leaf. Observations made during this study and data published by Dore (1967) indicate that, in at least *Z. aquatica* var. *brevis* and *Z. palustris*, intercostal silica bodies are scattered diffusely throughout all cell rows in the intercostal zone. Gaps in the rows of papillae indicate the presence of underlying intercostal silica bodies (Fig. 2).

Microhairs were commonly observed throughout the intercostal zone and even in stomatal rows (Fig. 2). They were absent from the costal zone. Prickle hairs were observed along leaf margins but were seen on the abaxial surface in one specimen (no. 2031) where they occurred over a vein and appeared to take the place of costal silica bodies.

The most distinctive feature of the leaf epidermis is the abundance of papillae which cover half of the epidermal surface (Fig. 2). Large papillae of short-columnar shape are easily distinguished on each of the long cells and the interstomatal cells in some specimens (Fig. 2), but in others large papillae are not readily distinguishable from short papillae. Large papillae on intercostal cells may be obscurely or distinctly

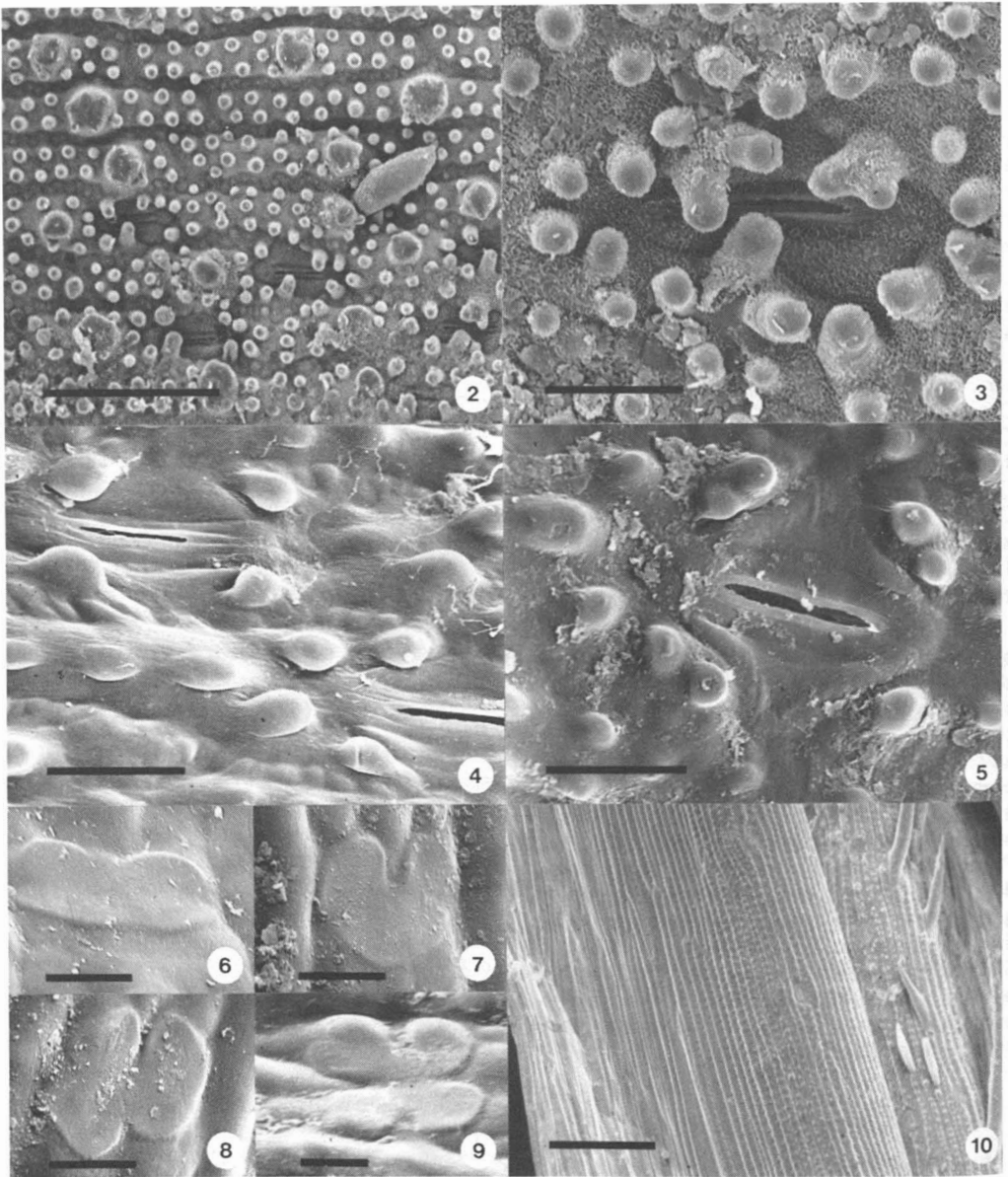


Figure 2-10. — *Zizania aquatica* var. *brevis*. Fig. 2. Abaxial leaf epidermis. Four rows of stomata (lower rows), large and numerous small siliceous papillae, and a microhair (right center). No. 2024, bar = 10 μ m. Fig. 3. Adaxial leaf epidermis. Stoma with surrounding over-arching papillae. The upper two are distinctly forked. Epicuticular wax is seen on all surfaces except the apices of papillae. No. 2024, bar = 50 μ m. Fig. 4. Stomata in the transition zone of the pistillate lemma (abaxial epidermis) showing oblique-knobby, over-arching papillae. No. 2056, bar = 10 μ m. Fig. 5. Stomata in the transition zone of the pistillate lemma (abaxial epidermis) with divided and paired papillae. No. 2031, bar = 10 μ m. Fig. 6, 7, 8 and 9. Silica bodies on the pistillate lemma (abaxial epidermis) showing a variety of shapes. Nos. 2068, 2024, 2024, 2056 respectively, bar = 5 μ m. Fig. 10. Staminate palea (abaxial epidermis) showing the smooth epidermis of the lateral flap, progressively featureless towards the margin (left). To the right are seen prickles, and microhairs, of the medial zone between the two lateral veins. No. 2068, bar = 100 μ m.

forked and they are often slightly elongated along the longitudinal axis of the leaf giving them a oval appearance when viewed from above. Small papillae are abundant on all cells except silica cells, stomata and subsidiary cell. They may be arranged in 1, 2 or 3 rows or randomly, and they are sometimes present on the large papillae (Fig. 2).

Epicuticular wax, in both rodlets and platelets, was found to be abundant on all of the leaves examined, with rodlets being most common. Rodlets were observed on all structures except prickle and microhairs but in some areas, especially the apices of the papillae, they appeared to be abraded or absent (Fig. 3).

ANTHECIA

The antheical epidermal features observed were silica bodies, siliceous papillae including pitted siliceous papillae, microhairs, prickle hairs, and stomata. Many silica bodies of pistillate lemmas were more or less of the C-shape described by Terrell & Wergin (1981), however, considerable variation even within the same lemma was observed, from elongate silica bodies without sinuses, to dumb-bell, butterfly and four leaf clover shapes (Figs. 6, 7, 8, 9). Silica bodies with very diverse shapes and irregular outlines were observed on the pistillate paleas and staminate antheia, but none were detected on the lateral flaps of the pistillate paleas.

The abaxial surface of the staminate palea is divided longitudinally into three zones with the central zone between the two lateral veins having scattered prickle hairs and being most heavily invested with other epidermal structures. Lateral to the veins are marginal zones (lateral flaps) where the epidermis is much smoother and becomes featureless towards the margin (Fig. 10). Microhairs, silica bodies, papillae, and stomata occur rarely, scattered over medial areas of the lateral flaps and near the vein. These flaps are the part of the palea covered by the lemma prior to anthesis.

Siliceous papillae were observed over lumens of the long cells on staminate lemmas and paleas although in fewer numbers and smaller compared with the non-siliceous papillae of the leaf epidermis. On the pistillate antheia, papillae are small and about as high as their basal radius. The pitted siliceous papillae described by Terrell & Wergin (1981) were observed only on the staminate lemmas of no. 2024 and no. 2056. No intermediate stages in pit formation were observed in this study.

Microhairs were present on all antheical structures observed. Sizes and shapes of microhairs appear to be quite variable and, although they are commonly less than 50-60 μm long with the

distal cell 2-4 times as long as the basal cell, some were observed to be 80-100 μm long with the distal cell less than 2 times the length of the basal cell. A single microhair with basal cell slightly longer than the distal cell (respectively 44 and 39 μm) was observed on the lateral flaps of a pistillate palea (no. 2024). Prickle hairs of various sizes were found to be common on all antheical structures (except lateral flaps of paleas) and to be scattered over the entire surface of the pistillate lemmas.

As with other taxa of *Zizania* (Terrell & Wergin 1981) stomata are found on all antheical structures except the pistillate lemma bodies, and seem to be associated with underlying vascular tissue. They are present on pistillate lemma awns and in the transition area of the lemma apex and awn base. Stomata are present in this apical region but their numbers are rapidly reduced basally, and generally they are absent on the lemma body. Stomata observed on the lateral flaps of the pistillate and staminate paleas as well as those on adaxial surfaces of paleas and lemmas are without associated papillae. Stomates on abaxial surfaces of staminate lemmas, pistillate lemma awns and medial parts of pistillate and staminate paleas, usually have at least one or two reduced, associated papillae which may be single, forked, or paired. Especially in the apical transition zone of the pistillate lemma four over-arching papillae are often present (Figs. 4, 5). These papillae are much smaller than those associated with leaf stomates and are sometimes similar in shape to the oblique-knobby papillae of *Z. texana* (Terrell & Wergin 1979, Fig. 4). Over-arching papillae have not been observed with antheia before (Terrell & Wergin 1981).

Conclusion

We observed in var. *brevis*, in comparison with var. *aquatica* and other *Zizania* species, a greater diversity in shape of the pistillate lemma silica bodies, the presence of oblique-knobby, over-arching papillae associated with stomata on the lemmas and paleas, a greater frequency of microhairs on the bodies of the pistillate lemmas, and greater variation in number of tissue rows in the leaf epidermis. The isolation and unique habitat of var. *brevis* have undoubtedly influenced the selection of epidermal characteristics. The presence of microhairs and prickle hairs on the backs of pistillate lemmas indicates close relationship with *Z. aquatica* but the differences are too minimal to justify recognizing a species.

The variability in the shape of pistillate lemma silica bodies in *Z. aquatica* var. *brevis* is greater

than that detected by Terrell & Wergin (1981) in var. *aquatica*. Using their key to *Zizania* taxa based on epidermal features of the pistillate lemma, confusion may occur in trying to distinguish some specimens of var. *brevis* from *Z. texana*, due to the irregular shapes of the pistillate lemma silica bodies (and the presence of oblique-knobby papillae) in var. *brevis*.

Observations on microhair shape and distribution (on leaves), papilla shape (stomatal and long cell papillae), intercostal silica body distribution, and the presence of lateral flaps on staminate paleas, provide additional data to expand the descriptions of *Zizania* epidermal features visible with the SEM (Terrell & Wergin, 1979, 1981).

Acknowledgments

The authors acknowledge with thanks Dr. E. E. Terrell, Plant Exploration and Taxonomy Laboratory, Plant Genetics and Germplasm Institute, Agriculture Research Service, U.S.D.A., Beltsville, Maryland, for

many helpful discussions on the SEM micrographs and earlier versions of this manuscript; A.-F. Yang and the Electron Microscope Centre, Plant Research Centre, Agriculture Canada, for assistance and advice in the SEM portion of this study; I. M. Brodo (National Museums of Canada) and T. R. Soderstrom (Smithsonian Institution), for offering useful comments on earlier versions of this manuscript.

References

- DORE, W. G., 1967. The glass in grass. — *Greenhouse-Garden-Grass*, 6: 1-6.
- DORE, W. G., 1969. Wild-Rice. — Canada Department of Agriculture Publication no. 1393, 84 p.
- FASSETT, N. C., 1924. A study of the genus *Zizania*. — *Rhodora*, 26: 153-160.
- TERRELL, E. E. & W. P. WERGIN, 1979. Scanning electron microscopy and energy dispersive X-ray analysis of leaf epidermis in *Zizania* (Gramineae). — *Scanning Electron Microscopy 1979/III*: 81-88.
- TERRELL, E. E. & W. P. WERGIN, 1981. Epidermal features and silica deposition in lemmas and awns of *Zizania* (Gramineae). — *Am. J. Bot.*, 68: 697-707.

SUMMER DIET AND DAILY CONSUMPTION OF PERIPHYTON OF THE LONGNOSE SUCKER, *CATOSTOMUS CATOSTOMUS*, IN THE LOWER MATAMEK RIVER, QUÉBEC

L. SAYIGH and R. MORIN¹

Woods Hole Oceanographic Institution
Woods Hole, Massachusetts, 02543, U.S.A.

Résumé

Nous avons étudié la diète du meunier rouge, *Catostomus catostomus*, pendant la saison estivale afin de déterminer son rôle trophique dans une rivière boréale du Québec. Le meunier rouge est généralement considéré comme insectivore, mais sa morphologie est adaptée à une alimentation herbivore et détritivore. Le périphyton composait de 56,0 à 95,5% du poids total sec retrouvé dans le tube digestif de 12 meuniers de longueur intermédiaire (106-166 mm longueur à la fourche). Les contenus stomacaux de 30 meuniers (68-248 mm longueur à la fourche) ont été déterminés selon la méthode de la fréquence d'apparition des taxons de plantes et invertébrés. Le périphyton composait une plus grande partie de la diète des meuniers dont la longueur à la fourche était inférieure à 170 mm. Les insectes se retrouvèrent en quantité plus importante chez les meuniers adultes dont la longueur était supérieure à 170 mm. La quantité de périphyton consommée quotidiennement a été estimée expérimentalement à 16,1 et 14,0% du poids corporel sec durant les mois de juillet et août. Nous avons calculé que les meuniers rouges peuvent consommer jusqu'à 2% de la production brute de périphyton pendant les 90 jours d'accumulation annuelle.

Abstract

The summer diet of the longnose sucker, *Catostomus catostomus*, was examined in order to establish its trophic status in a Québec boreal stream. Though generally characterized as an insectivore, the morphology of *C. catostomus* is well suited to herbivory and detritivory. Periphyton was found to comprise 56.0-95.5% of the dry weight of digestive tract contents of 12 intermediate size (106-166 mm fork length) suckers. Contents of 30 additional digestive tracts (68-248 mm fork length) were described according to the frequency of occurrence of each plant and invertebrate taxon consumed. Periphyton comprised a large portion of the diet of suckers less than 170 mm in length, and insects increased in importance in larger, sexually mature suckers. Daily consumption of periphyton was estimated experimentally and was found to be 16.1 and 14.0% of the dry body weight of fish in July and August, respectively. Calculations indicate that longnose suckers may consume as much as 2% of the gross production of periphyton during the yearly 90-day accumulation period.

Introduction

The longnose sucker, *Catostomus catostomus*, is widely distributed in lakes and streams throughout North America (Scott & Crossman, 1973). The diet of this fish and of its close relative, the white sucker (*C. commersoni*), has been described by several investigators as consisting mainly of insects and crustaceans; thus the suckers are considered potential competitors of salmonid game fishes (Stewart, 1926; Eder & Carlson, 1977; Lalancette, 1977; Barton, 1980). Yet, several aspects of the morphology of longnose suckers

indicate that they might more aptly be described as herbivores/detritivores. Longnose suckers have a long, coiled, non-muscular digestive tract, which increases time for digestion (Bryan, 1975). This is common in herbivorous fish. Secondly, suckers possess a ventral mouth that is suited for bottom feeding. Finally, their limited eyesight and expanded sensory apparatus, including large numbers of papillae and taste buds, are characteristic of bottom feeders (Martin, 1972).

Despite this morphological evidence, catostomid fishes are frequently classified as insectivores (Stewart, 1926; Scott & Crossman, 1973; Eder & Carlson, 1977; Lalancette, 1977; Schreiber & Minckley, 1981; Ringler & Johnson, 1982; Schlosser, 1982). Lalancette (1977) categorized

¹ Present address: Department of Fisheries and Oceans, Arctic Biological Station, 555 St. Pierre Boulevard, Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec) H9X 3R4

the white sucker as an insectivore although he found algae and detritus to comprise 18-66% of the volume of digestive tracts examined. Digestive tracts of the tahoe sucker (*C. tahoensis*) were found to contain 59-73% algae and detritus by volume (Vondracek *et al.*, 1982). Similarly, sand, dissolved material, detritus and plants comprised 77-78% of the volume of digestive tracts examined by Eder & Carlson (1977). They took this as an indication of low invertebrate production in the river, and believed these materials were ingested incidentally to the insects.

Since longnose suckers are abundant in the lower Matamek River (Power *et al.*, 1973), they may significantly affect periphyton biomass and primary production if they consume periphyton. The objectives of this study were to describe the summer diet and trophic status of the longnose sucker in the Matamek River, to determine experimentally if suckers affect periphyton biomass, and if so, to quantify this effect through a measure of their daily consumption of periphyton. As the Matamek has been the focus of a large scale study of river ecosystem dynamics (Naiman, 1983a), this study attempts to determine the role of the longnose sucker in this ecosystem.

Materials and methods

STUDY SITES

Suckers were collected principally from the lower Matamek River, located approximately 25 km east of Sept-Îles, Québec. The Matamek is a 6th order river which drains a watershed of approximately 673 km², consisting of subarctic boreal forests. For further information on physical and chemical characteristics of the river, see Naiman (1983a). Additional suckers were collected from Thom Creek, a nearby 4th order stream. Fourth to sixth-order streams are medium sized streams with similar production characteristics (Vannote *et al.*, 1980; Naiman, 1983a).

DIET ANALYSIS

Thirty-three suckers, ranging from 68 to 184 mm fork length were captured with seines and fyke nets in the Matamek River throughout July. Longnose suckers spawn in tributary streams in late June and July (R. Morin, pers. obs.), therefore, no suckers greater than 184 mm in length were found in the lower Matamek at this time. For this reason, nine specimens ranging from 170-248 mm fork length were collected from Thom Creek. Specimens were anaesthetized in the field to inhibit regurgitation and transferred to the laboratory, where length and weight were recorded and digestive tracts were removed and preserved in 10% formalin.

In order to determine the relative importance of insects and periphyton in the diet of longnose suckers, the digestive tracts of twelve intermediate size (110-166 mm) suckers were emptied and the contents examined under a dissecting microscope. Insects and periphyton, the latter including diatoms, filamentous algae, plant debris, fine sand grains and microzooplankton, were separated, and then dried at 85°C for 24 h and weighed to the nearest milligram. These dry weights were expressed as percentages of the total dry weight of the digestive tract contents.

The digestive tracts of the remaining 30 specimens were examined in order to describe the diet of longnose suckers. All invertebrates were identified to family or genus if possible; however, no attempt was made to classify algae or diatoms. Diet composition was measured by calculating the frequency of occurrence of each taxon as a percentage of the total number of digestive tracts. The samples were then divided into two size groups (greater or less than 170 mm) and frequencies of occurrence were computed for each group to indicate whether feeding patterns change with ontogeny. The onset of sexual maturity begins at fork lengths greater than 170 mm (> four years of age) for suckers in the Matamek River (Zalewski, 1982).

PERIPHYTON CONSUMPTION

To determine whether *C. catostomus* consumes periphyton, and if so, to determine the daily consumption rate, an experiment was undertaken in stream channels on the Matamek River. Water diverted from a waterfall supplies the channels with a constant, even flow of water. For a complete description of the channels, see Gibson & Power (1975). Glass plates 61.0 cm × 25.4 cm and 30.5 cm × 25.4 cm were placed in the channels for a period of four weeks in July, and for two and a half weeks in August. By the end of the periods an even growth of periphyton was visually apparent on each of the plates. Suckers were then seined and held in the stream channels in wood chambers 61.0 cm × 25.4 cm × 30.5 cm with Nitex screening on two sides (25.4 cm × 30.5 cm) to allow water circulation while blocking the passage of drift organisms. The fish were held without food for two and a half days, at which time the digestive tracts of sacrificed fish were found to be completely evacuated. Each of the larger fish (145-180 mm FL) was then placed in a wood chamber identical to that in which they were held previously, but now containing a glass plate colonized with periphyton as a substrate. Each of the smaller fish (77-113 mm FL) was placed in a chamber 30.5 cm × 25.4 cm × 30.5 cm with a smaller

plate as a substrate. At all times, black mesh was placed over the chambers to protect the fish from direct sunlight. Control plates were placed inside chambers with no fish in order to estimate the mean weight of periphyton on the plates. After 24 h, fish were removed and immediately killed in quinaldine, and periphyton was scraped off the control and treatment plates. After scraping, the plates were rinsed with water to obtain any remaining material and this water was later filtered through 1.2 μm glass fiber filters. These filters had been weighed previously and thus the weight of the material on the filters was obtained by subtraction. To determine whether insects comprised a significant portion of the biomass of the growth on the plates, insects from a random selection of both treatment and control periphyton samples were removed under a dissecting microscope, dried at 85°C for 24 h, and weighed, as then were the periphyton samples. Fish were measured and weighed wet, and then dried for 24 h and weighed.

In order to assess whether the suckers had consumed a significant amount of periphyton during the 24-hour period, dry weights of control and treatment plates were compared using a *t* test. Estimates of daily consumption were calculated by dividing the difference between the mean dry weights of periphyton on the control and treatment plates (which is the mean amount consumed by the fish in 24 h) by the mean dry weight of the fish used in the treatments.

Results and discussion

DIET ANALYSIS

Periphyton was a major component of the diet of the twelve intermediate size suckers for which digestive tract contents were separated out, dried and weighed. Periphyton comprised 56.0 to 95.5% of the dry weight of the contents of these digestive tracts, averaging 78.6% (arcsin \sqrt{p} transformed data: mean = 63.61, s.d. = 10.00). Insects composed the remainder of the contents of digestive tracts. These results concur with studies of desert (*C. clarki*) and mountain (*C. platyrhynchus*) suckers, of the subgenus *Pantosteus*, where the diet is described as consisting mainly of diatoms, filamentous algae, detritus and sand, with insects in some cases being more or less incidental (Smith, 1966; Hauser, 1969; Dunham *et al.*, 1979; Fisher *et al.*, 1981; Schreiber & Minckley, 1981; Williams & Williams, 1982). Smith (1966) claims that members of the subgenus *Pantosteus* are morphologically more specialized for herbivorous feeding than are members of the subgenus *Catostomus*. However, *C. catostomus* often possesses the black peritoneum and modified

oromandibular apparatus characteristic of herbivorous *Pantosteus* species.

Brown & Graham (1953) found that algae occurred in 69% of digestive tracts of longnose suckers examined, with plant material comprising approximately 50% of the total volume. Simon (1936) (*in* Brown & Graham, 1953) found the diet of longnose suckers to consist mainly of plant material. On this basis, Brown & Graham did not feel they had sufficient evidence to classify *C. catostomus* as a competitor of trout.

Stewart (1926) found that location, season and age may affect the amount of algae consumed. He illustrated this point by collecting at the same time: 1) two fish of the same size from two different streams; 2) two fish of different sizes from the same stream; and 3) fish of the same size in different seasons; and finding radically different contents in each instance. Lalancette (1977) also noticed seasonal changes in the diet of *C. commersoni* with greatest consumption of organic detritus occurring in the winter and greatest consumption of algae occurring in the summer when temperatures were warmest and thus more favorable for growth and processing of algae.

Data for the 30 digestive tracts for which invertebrates were keyed out and percent frequencies of occurrence calculated are presented in Table I. Differences in dietary composition were noticed as size increased. The diet of small to intermediate size suckers (less than 170 mm) is dominated by periphyton. Although chironomid larvae occurred with 100% frequency in this size group, often they occurred in very small numbers. It seems likely that these chironomid larvae may have been ingested incidentally to the periphyton, considering that Lock (1981) claims that chironomid larvae are an integral part of the periphyton. Other invertebrates such as Hydracarina, Chydoridae, Ceratopogonidae larvae, Chironomidae pupa, and Leptoceridae larvae occurred fairly frequently in this size group, but visually they appeared to rarely occupy a great volume. Thus, these stomach contents were characteristic of an herbivorous/detritivorous fish.

It does not appear that longnose suckers eat exclusively one type of food at any point in their juvenile and adult life stages. Detritus and sand appeared in all sampled fish. However, fish greater than 170 mm in length consumed invertebrates more frequently, particularly large Ephemeroptera (Ephemeroidea) nymphs which often took up a large volume of the digestive tracts. Other Ephemeroptera nymphs, *Sphaerium*, Plecoptera nymphs, Trichoptera larvae, Dytiscidae larvae, Megaloptera larvae, Chironomidae pupae and larvae and larval Ceratopogonidae, Simuliidae

TABLE I

Percent frequency of occurrence of taxa from digestive tracts of 30 longnose suckers¹

Taxon	% Occurrence		
	Total	<170 mm	>170 mm
Algae	69.0	94.4	27.3
Diatoms	65.5	88.9	27.3
Detritus	100	100	100
Sand	100	100	100
Hydracarina	65.5	72.2	54.5
Crustacea			
Cladocera			
Chydoridae			
<i>Acroperus</i>	93.1	94.4	90.0
<i>Chydorus</i>	24.1	33.3	9.1
<i>Eurycecus</i>	27.6	38.9	9.1
Bosminidae			
<i>Bosmina</i>	20.7	27.8	9.1
Copepoda			
Cyclopoid	13.8	16.7	9.1
Harpacticoid	31.0	33.3	27.3
Amphipoda	3.4	0	9.1
Nauplius larva	3.4	5.5	0
Pelecypoda			
<i>Sphaerium</i>	34.5	5.5	81.8
Insecta			
Coleoptera adult	24.1	16.7	36.4
Coleoptera larvae			
Dytiscidae	37.9	22.2	63.6
Elmidae	3.4	5.5	0
Heteroceridae	3.4	0	9.1
Diptera			
Ceratopogonidae larvae	72.4	55.6	100
Chironomidae			
larvae	100	100	100
pupae	62.1	44.4	90.9
Simuliidae			
larvae	31.0	11.1	63.6
pupae	37.9	38.9	36.4
Tipulidae larvae	34.5	16.7	63.6
Unidentified pupa	31.0	33.3	27.3
Tabanidae larvae	3.4	0	9.1
Ephemeroptera nymphs			
Ephemeridae	31.0	0	81.8
Other families	51.7	33.3	81.8
Homoptera	3.4	0	9.1
Megaloptera larvae	44.8	22.2	81.8
Odonata nymphs	17.2	0	45.4
Plecoptera nymphs	48.3	27.8	81.8
Trichoptera larvae			
Brachycentridae	24.1	27.8	18.2

TABLE I (continued)

Taxon	% Occurrence		
	Total	<170 mm	>170 mm
Hydropsychidae	20.7	16.7	27.3
Hydroptilidae	37.9	27.8	54.6
Lepidostomidae	20.7	16.7	27.3
Leptoceridae	31.0	44.4	9.1
Molannidae	3.4	0	9.1
Phryganeidae	10.3	0	27.3
Polycentropidae	34.5	22.2	54.5
Rhyacophilidae	6.9	5.5	9.1
Nematoda	6.9	0	18.2
Eggs	17.2	22.2	9.1
Seeds	6.9	11.1	0

¹ Data are presented as percentages of the total number of digestive tracts less than 170 mm ($n = 19$), and greater than 170 mm ($n = 11$).

and Tipulidae were also very common in larger fish. Diatoms and algae were frequently consumed by suckers of all sizes; however, they appeared in 89-94% of the digestive tracts of suckers less than 170 mm in length, but declined to 27% of the digestive tracts of suckers greater than 170 mm.

(FL = 77-113 mm, mean dry weights 2.573 g, 1.812 g) did not consume a significant amount of periphyton from the artificial substrate during 24 h ($P > 0.05$ in both cases). Insects comprised only a very small percentage (0.5%-1.4%) of the dry weight of the growth on the plates, thus these weights are treated as 100% periphyton.

PERIPHYTON CONSUMPTION

The results of stream channel experiments shown in Table II indicate significant effects ($P < 0.001$, $P < 0.01$) for those experiments involving larger fish (FL = 147-180 mm, mean dry weights = 8.776 g, 8.086 g). The smaller fish

Estimates of daily consumption of periphyton can be made from the data on the larger fish. These estimates come out to 16.1% of dry body weight per day in the July experiment, and 14.0% in the August experiment.

TABLE II

Results of periphyton consumption studies, showing mean dry weights (DW) of fish used in experiments¹

Date	Fish			Periphyton						Statistics		
				Treatments			Controls					
	DW (g)	s	n	DW(g)	s	n	DW(g)	s	n	t	df	P
July	2.573	0.604	4	0.674	0.389	4	0.635	0.206	4	0.18	6	> .05
	8.667	2.067	6	0.979	0.297	6	2.379	0.452	6	6.35	10	< .001
August	1.812	0.721	5	0.577	0.260	5	0.803	0.229	6	1.54	9	> .05
	8.086	1.206	4	1.398	0.552	4	2.527	0.189	5	4.34	7	< .01

¹ Treatments consist of the inclusion of fish for 24 h in chambers with periphyton substrate, indicating mean dry weight of periphyton after inclusion (s = standard deviation; n = number of replicates). Statistical analysis compares mean dry weights of periphyton following inclusion and exclusion (controls) of fish (t = t statistics; df = degrees of freedom).

The effects of suckers on periphyton biomass may be evaluated from previous studies of community oxygen metabolism in rivers of this region and from population estimates of longnose suckers in the Matamek River and Thom Creek. The gross production of periphyton in the Matamek River is estimated at 120.1 g O₂/m²/yr (Naiman, 1983b). Since periphyton production is highly correlated with stream order (Naiman, 1983a), it is possible to estimate periphyton gross production (GP) for the Thom Creek (92.7 g O₂/m²/yr, based on relation GP = 62.25 + 7.60 × stream order). Measures of periphyton oxygen metabolism and of periphyton consumed by suckers may be standardized to ash-free-dry-weight (AFDW) by the following relations:

$$1 \text{ g O}_2 = 0.833 \text{ g AFDW (de la Cruz \& Post, 1977)}$$

$$1 \text{ g AFDW} = 0.2 \text{ g dry weight periphyton (unpublished data, this study)}$$

$$1 \text{ g dry weight fish} = 0.213 \text{ wet weight fish (this study, Table III)}$$

The population of *C. catostomus* in the study area of the Matamek River was estimated at 1,220 in 1974 (Haedrich *et al.*, 1974) and at 1,250 in 1982 (Morin *et al.*, 1983). The study site in the

Matamek River covered 1.2 ha, giving a population density of 0.12 suckers/m². This is within the range of estimated population density for Thom Creek (R. Morin, unpublished data) where population densities ranged from 0.02 suckers/m² to 0.18 suckers/m² at the mouth of Thom Creek. The estimated standing stock of suckers in Thom Creek ranged from 0.49 g/m² to 5.79 g/m².

To illustrate the potential influence of longnose suckers as primary consumers assume a standing stock of 3.14 g/m², equivalent to the median of standing stock in Thom Creek. Converting this value to dry weight and assuming a daily ration of periphyton of 15% dry weight for the entire sucker population, we arrive at 0.10 g/m² of periphyton consumed daily by suckers. This is equivalent to 0.02 g AFDW/m²/d which is close to the rate of periphyton accumulation in the Matamek River (0.03 g AFDW/m²/d, Naiman, 1983c). If periphyton growth is assumed to extend over a 90-day period (June-August, Naiman, 1983a), longnose suckers consume approximately 2% of the gross production of periphyton (consumption: 90 d × 0.02 g AFDW/m²/d; GP: 100.04 g AFDW/m²/yr).

This study provides evidence for herbivory by longnose suckers in the lower Matamek River. Fisher *et al.* (1981) suggest that herbivorous fish influence rates of production, nutrient cycling, and food availability to other trophic levels, so clearly they must be taken into account when considering overall ecosystem metabolism.

Nonetheless, relatively little is known about the utilization of plant material by herbivorous fish. Studies of the digestive enzymes of herbivorous fish have rarely indicated that fish produce the enzymes required to digest algae. Prejs & Blaszczyk (1977) reported cellulase activity in five cyprinid species in northern Poland. Cellulase activity was correlated with the amount of plant detritus in the gut, suggesting that cellulase originated from bacteria ingested along with plant material. However, they also found cellulase activity in the guts of carp that contained only mucus. Although cellulase activity is not the only indication of algal assimilation, its occurrence in the digestive tracts of longnose suckers would certainly be worth investigating.

Gerking (1984) and Bryan (1975) measured the assimilation efficiencies of algae in herbivorous *Sarpa salpa* and *Siganus spinus*, respectively. Gerking (1984) found no evidence of cellulase in the gut microflora of *S. salpa*, although the fish was able to digest a green alga with its own enzymes and to assimilate sufficient protein and energy to maintain itself on an algal diet. It would be of interest to determine whether the longnose

TABLE III

Fork lengths, wet and dry weights of fish used in consumption rate experiment

	Fork length (mm)	Wet weight (g)	Dry weight (g)
July	111	13.3	2.79
	96	8.7	1.72
	113	14.5	3.14
	107	12.2	2.64
	161	39.8	8.20
	163	44.3	9.26
	180	57.0	12.37
	159	40.2	8.56
	150	35.4	7.04
	147	32.0	6.56
August	90	7.1	1.44
	77	4.2	0.85
	109	13.1	2.78
	100	9.9	2.10
	95	8.5	1.88
	155	38.6	8.50
	158	42.0	9.58
	148	33.4	7.66
	145	30.0	6.88
	150	34.3	7.38

sucker assimilates algae, even though this may not be of importance in terms of their impact on periphyton biomass. It is possible that this fish maintains itself through incidental consumption of insects associated with periphyton and this may represent an alternative feeding strategy for insectivores. However, Gerking (1984) maintains that herbivores are not obligate plant eaters and that they are likely to augment their diet by consuming some animal material. Observations on the feeding behavior of the longnose sucker may clarify this issue, as Welch (1968) (*in* Bryan, 1975) noted that plant and/or detritus feeders often have low assimilation efficiencies and compensate for this attribute by constant feeding.

Clearly, more research must be conducted to determine whether longnose sucker processes periphyton as a food source. In addition, future studies should determine: 1) if habitat affects diet composition; 2) if periphyton consumption occurs only in certain age groups; and 3) if periphyton consumption occurs seasonally.

Acknowledgments

We would like to thank Robert Naiman, Peter Petraitis and Martine Rochet for their helpful comments on this manuscript.

References

- BARTON, B. A., 1980. Spawning migrations, age and growth, and summer feeding of white and longnose suckers in an irrigation reservoir. — *Can. Fid Nat.*, 94: 300-304.
- BROWN, C. J. D. & R. J. GRAHAM, 1953. Observations on the longnose sucker in Yellowstone Lake. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 83: 38-46.
- BRYAN, P. G., 1975. Food habits, functional digestive morphology and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces, Siganidae) on Guam. — *Pacif. Sci.*, 29: 269-277.
- de la CRUZ, A. A. & H. A. POST, 1977. Production and transport of organic matter in a wood land stream. — *Arch. Hydrobiol.*, 80: 227-238.
- DUNHAM, A. E., G. R. SMITH & J. N. TAYLOR, 1979. Evidence for ecological character displacement in western American catostomid fishes. — *Evolution*, 33: 877-896.
- EDER, S. & C. A. CARLSON, 1977. Food habits of carp and white suckers in the South Platte and St. Vrain Rivers and Goosequill Pond, Weld County, Colorado. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106: 339-346.
- FISHER, S. G., D. E. BUSCH & N. E. GRIMM, 1981. Diel feeding chronologies in two sonoran desert stream fishes, *Agosia chrysogaster* (Cyprinidae) and *Pantosteus clarki* (Catostomidae). — *SWest. Nat.*, 26: 31-36.
- GERKING, S. D., 1984. Assimilation and maintenance ration of an herbivorous fish, *Sarpa salpa*, feeding on a green alga. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 113: 378-387.
- GIBSON, R. J. & G. POWER, 1975. Selection by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) of shade related to water depth. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32: 1652-1656.
- HAUSER, W. J., 1969. Life history of the mountain sucker, *Catostomus platyrhynchus*, in Montana. — *Trans. Am. Fish. Soc.*, 98: 209-215.
- HAEDRICH, R. L., R. J. GIBSON & P. C. KERKHOVEN, 1974. Sucker studies. — Page 38 *in* R. J. Gibson (ed.). *Matamek ann. Rep. Woods Hole oceanogr. Inst. tech. Rep.*, 87 p.
- LALANCETTE, L., 1977. Feeding in white suckers (*Catostomus commersoni*) from Gamelin Lake, Québec, over a twelve month period. — *Naturaliste can.*, 104: 369-376.
- LOCK, M. A., 1981. River epilithon — a light and organic energy transducer. — Pages 3-40 *in* M. A. Lock & R. Williams (eds.). *Perspectives in running water ecology*. Plenum Press, 430 p.
- MARTIN, M., 1972. Morphology and variation of the modoc sucker, *Catostomus microps* Rutter, with notes on feeding adaptation. — *Calif. Fish Game*, 58: 277-284.
- MORIN, R., R. J. NAIMAN, A. McNEIL, F. LAFONTAINE & G. WALSH, 1983. Monitoring Atlantic Salmon in the Matamek River, 1982. — Pages 11-16 *in* R. J. Naiman (ed.). *The Matamek research program: annual report for 1982*. Woods Hole oceanogr. Inst. tech. Rep. WHOI 83-37, 176 p.
- NAIMAN, R. J., 1983a. The annual pattern and spatial distribution of aquatic oxygen metabolism in boreal forest watersheds. — *Ecol. Monogr.*, 53: 73-94.
- NAIMAN, R. J., 1983b. A geomorphic approach for examining the role of periphyton in large watersheds. — Pages 191-198 *in* R. G. Wetzel (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 346 p.
- NAIMAN, R. J., 1983c. Periphyton accumulation rates in five boreal forest rivers of Québec. — *Naturaliste can.*, 110: 1-9.
- POWER, G., G. F. POPE & B. W. COAD, 1973. Post-glacial colonization of the Matamek River by fishes. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 30: 1586-1589.
- PREJS, A. & M. BLASZCZYK, 1977. Relationships between food and cellulase activity in freshwater fishes. — *J. Fish. Biol.*, 11: 447-452.
- RINGLER, N. H. & J. H. JOHNSON, 1982. Diet composition and diet feeding periodicity of some fishes in the St. Lawrence River. — *N.Y. Fish Game J.*, 29: 65-74.
- SCHLOSSER, I. J., 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. — *Ecol. Monogr.*, 52: 395-414.
- SCHREIBER, D. C. & W. L. MINCKLEY, 1981. Feeding interrelations of native fishes in a sonoran desert stream. — *Gt Basin Nat.*, 41: 409-426.

- SCOTT, W. B. & E. J. CROSSMAN, 1973. Freshwater fishes of Canada. — Bull. Fish. Res. Bd Can. no. 184, 966 p.
- SMITH, G. R., 1966. Distribution and evolution of the North American catostomid fishes of the subgenus *Pantosteus*, genus *Catostomus*. — Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan, 29: 1-132.
- STEWART, N. H., 1926. Development, growth and food habits of the white sucker, *Catostomus commersonii* Le Sueur. — Bull. Bur. Fish., Wash., 42: 147-184.
- VANNOTE, R. L., G. W. MINSHALL, K. W. CUMMINS, J. R. SEDELL & C. E. CUSHING, 1980. The river continuum concept. — Can. J. Fish. aquat. Sci., 37: 130-137.
- VONDRACEK, B., L. R. BROWN & J. J. CECH, Jr., 1982. Comparison of age, growth, and feeding of the tahoe sucker from Sierra Nevada streams and a reservoir. — Calif. Fish Game, 67: 36-46.
- WILLIAMS, C. D. & J. E. WILLIAMS, 1982. Summer food habits of fishes from two springs in East-Central Nevada. — SWest. Nat., 27: 437-445.
- ZALEWSKI, M., 1982. Growth and biology of *Catostomus catostomus* (Forster) from different environments near Matamek. — In R. J. Naiman (ed.). The Matamek research program: annual report 1981. Woods Hole oceanogr. Inst. tech. Rep. WHOI-82-29, 234 p.

EFFETS DE LA COUPURE DE LA RIVIÈRE EASTMAIN (BAIE JAMES) SUR SON RÉGIME HYDRODYNAMIQUE ESTUARIN¹

Y. OUELLET et P. DUPUIS

Département de génie civil
Université Laval, Québec G1K 7P4

Résumé

La rivière Eastmain dont l'embouchure est sur la rive est de la baie James, voit 90% de son débit détourné au profit du réservoir alimentant la centrale LG-2 sur la Grande Rivière. Cette modification du régime hydrologique a des répercussions dans l'estuaire. Par l'étude de mesures *in situ* et l'emploi de modèles mathématiques, on a identifié et quantifié les principaux changements dans son hydrodynamique. On a mis en évidence l'existence de deux régions distinctes: haut-estuaire et bas-estuaire. Pour le bas-estuaire, l'analyse marégraphique laisse voir peu de changements dans la propagation de la marée et la variation du niveau d'eau moyen. Pour le haut-estuaire où le niveau moyen accuse une baisse d'environ 1 m à la tête, le marnage augmente au point qu'il correspond à celui du bas-estuaire. On observe une diminution de vitesse et une inversion du courant dans tout l'estuaire, ce qui provoque une baisse non uniforme du niveau d'eau moyen le long de l'estuaire et une augmentation du marnage pour le haut-estuaire.

Abstract

Ninety per cent of the mean annual freshwater discharge of the Eastmain River, which has its mouth on the east bank of James Bay, has been diverted north to the LG-2 hydroelectric plant reservoir. This modification to the hydrologic regime has a repercussion at the estuary level. By analysing *in situ* measurements and using mathematical simulation, it was possible to identify and quantify the major changes in the estuarine hydrodynamics. The results showed the existence of two distinct regions (upper and lower estuary) for which the changes are not of the same extent. In the lower estuary, the harmonic analysis has shown little variation in tidal wave propagation and mean level variation. It was not the case for the upper estuary where the mean level dropped almost a metre at the head and where the amplitude of the tidal wave was amplified up to the values measured in the lower estuary. Following this fresh water cut, there was current inversion in the whole estuarine area.

Introduction

Lors du développement des complexes hydro-électriques sur la Grande Rivière (Baie James, Québec), il est apparu avantageux de détourner les rivières du bassin hydrographique de l'Eastmain au profit du réservoir de la centrale LG-2. La coupure, réalisée le 19 juillet 1980 au site OA-11 situé à environ 140 km en amont de l'embouchure, perturbe les régimes hydrologiques et hydrauliques du bief aval, notamment au niveau de l'estuaire dont l'embouchure se situe sur la rive est de la baie James par 52°14' de latitude nord et 78°33' de longitude ouest (fig. 1).

Afin de connaître l'impact de cette action sur les conditions estuariennes, le Groupe interuni-

versitaire de recherches océanographiques du Québec (GIROQ), sous les auspices de la Société d'énergie de la Baie James (S.E.B.J.), a procédé à des campagnes de mesures durant les années 1979 à 1981, couvrant ainsi la période précoupure, la période de transition et la période post-coupure. L'aspect physique fut abordé par d'Anglejan (1981, 1982) pour la morpho-sédimentologie et Ingram (1981a, b) pour les mesures de courantométrie, salinité et mesures du niveau d'eau. Les auteurs se sont associés au groupe à l'été 1981 pour la dernière campagne de mesures, notre tâche étant d'évaluer la baisse du niveau d'eau moyen le long de l'estuaire, les modifications relatives à la propagation de la marée ainsi que les nouveaux patrons de circulation dans la zone du bas-estuaire (dont la limite amont se situe à environ 9 kilomètres de l'embouchure). Nous présentons les recherches entreprises et les résultats touchant ces aspects; le lecteur in-

¹ Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

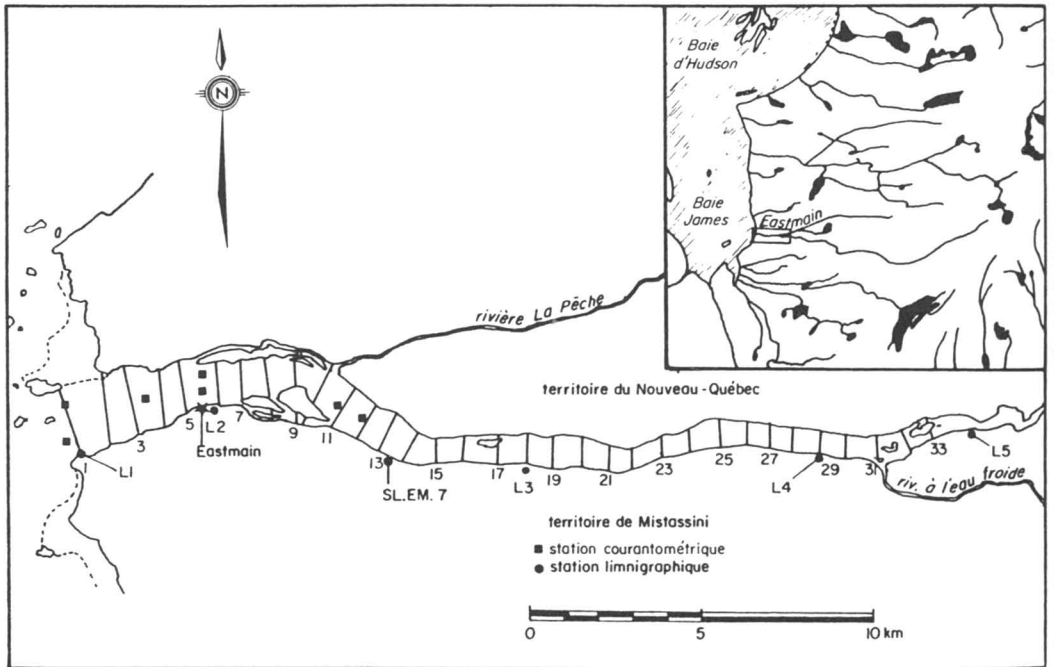


Figure 1. Estuaire de la rivière Eastmain. Localisation des stations de mesures limnigraphiques et courantométriques ainsi que des sections transversales.

téressé aux aspects de l'intrusion saline et de la courantométrie pourra consulter Ingram (1981a, b, 1982) et Lepage (1984).

Matériel et méthodes

DONNÉES

La majeure partie des données pertinentes proviennent des campagnes de mesures réalisées par l'équipe d'Ingram (1981a, b). En septembre 1979, on a mouillé un marégraphe Aanderaa près du poste Eastmain (station L2, fig. 1), celui-ci a permis d'enregistrer les variations du niveau d'eau durant une période de deux semaines. En 1980 et 1981, l'équipe a mouillé des courantomètres Aanderaa RCM-4 en divers points du bas-estuaire (Ingram 1981a, 1982), ce qui a permis notamment l'enregistrement de l'intensité et de la direction du courant, de la température et de la conductivité. Cinq limnigraphes FOXBORO furent installés le long de l'estuaire (stations L1 à L5) afin d'obtenir un profil longitudinal du niveau d'eau et une évaluation de la célérité et de la déformation de l'onde de marée. Le marégraphe étant indisponible en 1980, il fut réinstallé au site L2 à l'été 1981 de façon à pouvoir déterminer les modifications de l'onde de marée et l'intensité des vagues de tempêtes en conditions post-coupure.

Deux campagnes de lecture des niveaux sur tige aux stations limnigraphiques L1 à L5 les 4 juin et 3 juillet 1981 ont permis d'évaluer la célérité de l'onde de marée et la précision des appareils FOXBORO. Les lectures furent prises durant un minimum de 13 heures à intervalle de 15 minutes.

L'intégration des auteurs au groupe à l'été 1981 a permis de déceler une grave lacune dans la prise de mesures des niveaux d'eau. Aucun rattachement des instruments (limnigraphes et marégraphe) à un référentiel géodésique n'ayant été exécuté, on ne pouvait tirer d'informations quant à la pente du niveau d'eau le long de l'estuaire. Le rattachement, réalisé en 1981, a permis à tout le moins d'obtenir des données satisfaisantes servant à la calibration de modèles numériques même si le limnigraphes FOXBORO s'avérait peu précis et fiable dans les conditions où il était utilisé. (Pour une discussion des procédures d'acquisition retenues, voir Dupuis, 1983, 1984).

À ces données du GIROQ s'ajoutent les valeurs des composantes harmoniques de la marée en période pré-coupure obtenues du Service des données sur le milieu marin de Pêches et Océans Canada (S.D.M.M.) à partir d'un enregistrement d'une période de 28 jours réalisé en 1958. Éga-

lement disponibles à la S.E.B.J. les enregistrements de la station limnigraphique SL-EM-7.0 ont permis d'évaluer la qualité des enregistrements obtenus à la station L3.

TRAITEMENT

Comme le laissent voir la distribution spatiale des points de mesures et la stratégie d'acquisition des données apparaissant dans Grenon (1980), les travaux d'Ingram (1981a, b, 1982) et de Lepage (1984) ont été orientés vers l'évaluation de l'intrusion saline dans l'estuaire. On a donc privilégié le bas-estuaire et la zone du panache dans la baie. Ingram (1982) présente une analyse des données de courantométrie et de salinité pendant que Lepage (1984) reprend ces démarches et développe un modèle mathématique de simulation du transport salin pour la zone du bas-estuaire.

Nous abordons un aspect différent de la question en cherchant à évaluer la baisse du niveau d'eau moyen et les modifications relatives à la propagation de l'onde de marée le long de l'estuaire ainsi qu'à obtenir des patrons de circulation bidimensionnels dans la région du bas-estuaire pour les conditions pré-coupure et post-coupure. Deux étapes sont nécessaires pour y parvenir. La première consiste à valider et analyser les enregistrements pertinents afin d'évaluer les mo-

difications survenues ou les phénomènes agissant sur l'estuaire. On peut alors, dans une seconde étape, procéder à la modélisation mathématique du domaine en utilisant les connaissances acquises à l'étape antérieure pour générer des conditions aux limites réalistes.

Résultats et discussion

ANALYSE DES ENREGISTREMENTS

Filtrage

L'étude des observations de courantométrie (Ingram, 1981b) permet d'évaluer la période de transition du régime hydrodynamique à environ une semaine, la vitesse résiduelle chutant à 10-15% de sa valeur antérieure. Ingram utilise un filtre passe-bas de type $A_{24} A_{24} A_{25}$ selon la notation de Godin (1972). La figure 2 présente les valeurs extrêmes de la vitesse à la station C4-H situé au droit du poste Eastmain pour les mois de juillet et début août 1980. On observe une modification analogue pour les autres stations de mesures. En ce qui a trait aux valeurs de hauteur d'eau, nous préférons utiliser le filtre passe-bas de Doodson, qui s'écrit:

$$\frac{1}{30} A_2 (1 + A_{16}) (1 + A_{10} + A_{20})$$

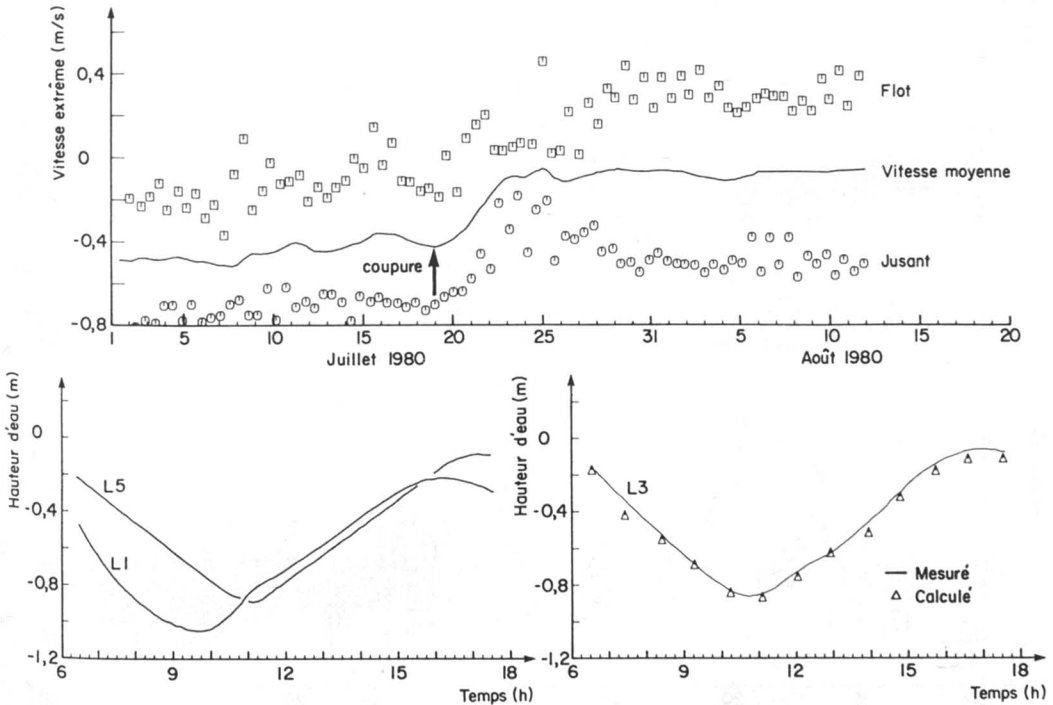


Figure 2. Valeurs extrêmes du courant d'orientation est-ouest à la station C4H située au droit de L2 pour les mois de juillet et août 1980 (partie supérieure) et hauteur d'eau mesurée aux stations L1, L3 et L5, le 4 juin 1981 et résultats du modèle unidimensionnel à la station L3 (partie inférieure).

qui a pour avantage sur le précédent de ne faire perdre que 39 valeurs horaires de la suite des données temporelles tout en éliminant de façon quasi complète les oscillations dues à la marée. La construction du filtre apparaît dans Dupuis (1983), où on démontre l'élimination des composantes S_1 , S_2 , S_4 , S_6 , S_8 , M_1 , M_2 , M_3 . Des essais, réalisés avec les deux types de filtres donnent des résultats à toute fin similaires, compte tenu de la précision associée aux valeurs des enregistrements. Le niveau filtré qui en résulte représente principalement les vagues de tempête (ou variation du niveau d'eau due aux perturbations atmosphériques).

L'application du filtre de Doodson aux enregistrements marégraphiques obtenus avec l'aide du marégraphe Aanderaa à la station L2 (fig. 3, partie inférieure) permet d'observer une forte variabilité du niveau moyen qui atteint le demi-mètre. On doit prendre garde de ne pas comparer les niveaux absolus entre les deux enregistrements du fait de l'absence de rattachement des instruments par rapport à un référentiel commun. La courte période d'enregistrement à l'automne 1979 et les fortes vagues de tempête illustrent clairement la nécessité de retenir un intervalle d'au moins

29 jours pour espérer obtenir un enregistrement représentatif du niveau moyen.

Le même exercice, réalisé cette fois sur des segments d'enregistrements provenant des limnigraphes L2 et L3 situés respectivement dans les régions du bas et du haut estuaire pour le mois de la coupure, soit juillet 1980, permet de faire ressortir la différence de comportement des deux régions (fig. 3, partie supérieure). Le niveau filtré présente une tendance à la baisse peu prononcée aux deux stations pour la période précédant la coupure. L'évolution du cycle hydrologique vers la période de l'étiage d'été explique ce phénomène. Par contre, suite à la date de coupure, il y a une baisse du niveau filtré d'environ un demi-mètre sur une période d'une semaine à la station L3 alors qu'en L2 elle semble se limiter à au plus un décimètre. Cette constatation est avaisée par Lepage (1984). La vidange du bief situé à l'aval des ouvrages de dérivation s'échelonne donc sur cette période. La différence de comportement des deux régions s'explique par la configuration de l'estuaire, notamment sa forte largeur au miroir à l'aval et le rétrécissement de l'aire mouillée au goulot du kilomètre 7.

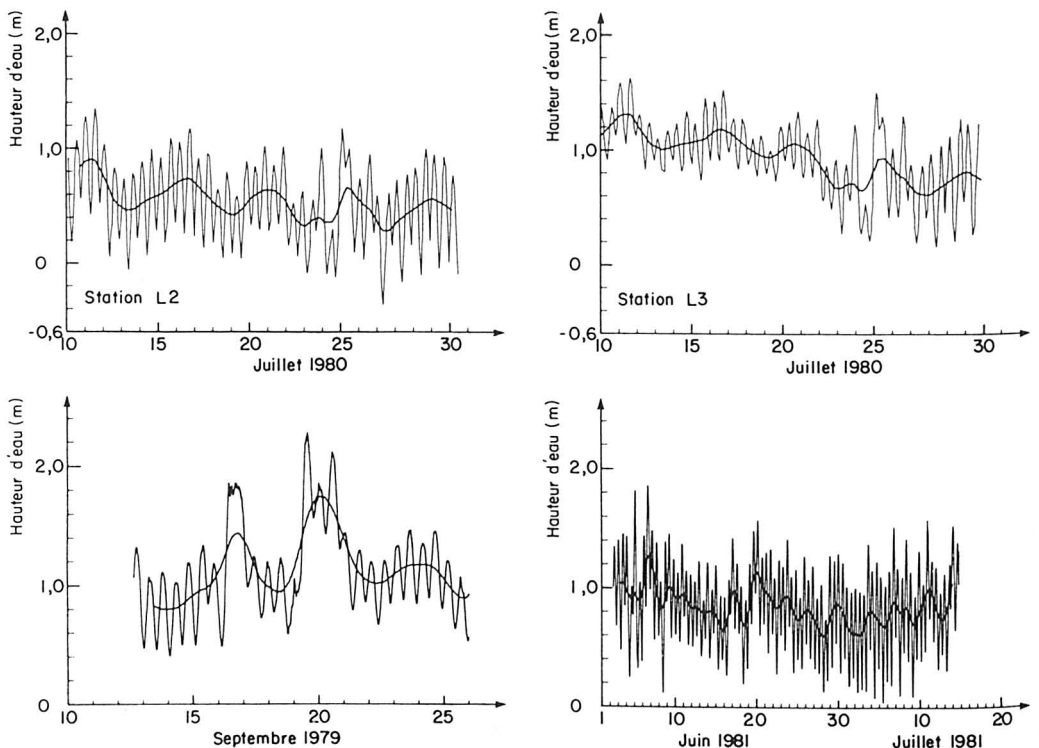


Figure 3. Hauteur d'eau mesurée et filtrée aux stations L2 et L3 en juillet 1980 (partie supérieure) et hauteur d'eau mesurée et filtrée à la station L2 en septembre 1979 et juin-juillet 1981 (partie inférieure).

Analyse harmonique

On peut quantifier les observations de la section précédente en appliquant la méthode de l'analyse harmonique décrite par Godin (1972) et Foreman (1977). Appliquant la méthode aux enregistrements marégraphiques réalisés à la station L2 en 1979 et 1981 par le marégraphe Aanderaa, nous tirons les résultats présentés au tableau I. L'analyse harmonique est réalisée sur les deux enregistrements bruts de façon à pouvoir comparer les résultats à ceux d'Ingram (1981a). Une correction a toutefois été apportée à l'enregistrement de 1981 où une discontinuité de 0,4 m consécutive à un repositionnement de l'instrument a été observée au jour julien 185 (4 juillet) entre 10:51 et 11:00 heures du matin. La courbe corrigée apparaît à la figure 3 (partie inférieure).

L'effet d'une telle discontinuité se traduit par la superposition d'une fonction échelon-unité affectée du terme de surélévation à la série temporelle. Ceci se traduit dans le domaine fréquentiel par l'ajout d'une fonction d'erreur dont le résultat est de modifier la valeur calculée des composantes harmoniques (Bendat & Piersol, 1971).

Avant d'effectuer l'analyse comparative des enregistrements, traitons des constantes harmoniques pour l'estuaire de la Eastmain telles

que fournies par le Service des données sur le milieu marin (S.D.M.M.). Ces constantes proviennent de l'analyse harmonique d'un enregistrement d'une durée de 28 jours réalisé en 1958. De façon à établir une comparaison réaliste entre ces résultats et l'enregistrement de 1981, nous avons forcé l'analyse à considérer les mêmes composantes harmoniques (dernière colonne du tableau I).

Le peu de composantes retenues selon le critère de Rayleigh pour l'enregistrement de 1979, associé au fait que deux fortes dépressions ont affecté le secteur, ne permettent pas de retenir ces valeurs comme représentatives, surtout lorsqu'on considère les valeurs obtenues du S.D.M.M. Le même exercice, réalisé sur l'enregistrement de 1981, permet d'obtenir des résultats identiques à ceux d'Ingram sauf en ce qui a trait aux composantes de basse fréquence pour lesquelles notamment on observe une forte variation de MM. Ceci s'explique par l'effet de la discontinuité notée précédemment. Lorsque les composantes forcées sont les mêmes que celles du S.D.M.M., on note peu de variations significatives dans les composantes harmoniques. Ceci signifie qu'au niveau de la station L2, située dans la zone du bas-estuaire, aucune modification notable des caractéristiques de la marée n'est observée.

TABLEAU I

Amplitude des composantes harmoniques (m), bas-estuaire, station L2

Composante de la marée	Septembre 1979 378 valeurs		Juin-Juillet 1981 1 025 valeurs		Été 1958 S.D.M.M. ¹	Juin-Juillet 1981 Composantes du S.D.M.M.
	Ce travail	Ingram (1981)	Ce travail	Ingram (1981)		
Z0	1,151	—	0,841	—	0,64	0,85
MM			0,033	0,13		
MSF			0,082			
P1					0,027	0,024
Q1			0,027			
O1			0,021		0,021	0,021
K1	0,13	0,09	0,105	0,12	0,082	0,105
J1			0,020			
001			0,026			
UPS1			0,028			
MU2			0,029			
N2			0,068		0,048	0,067
M2	0,26	0,24	0,329	0,32	0,335	0,322
L2			0,029			
S2			0,057		0,057	0,09
K2					0,015	0,07
M4			0,029		0,024	0,029
MS4			0,013		0,012	0,012

¹ S.D.M.M.: Service des données sur le milieu marin

En ce qui a trait à la région du haut-estuaire, nous disposons des enregistrements réalisés en 1978 et 1980 à la station SL-EM-7.0 par la S.E.B.J. et à la station L3 en juillet et septembre 1980 en conditions pré-coupeure et post-coupeure. Le tableau II présente les résultats de l'analyse harmonique. Quoique les méthodes d'acquisitions soient moins fiables les résultats s'avèrent représentatifs des conditions locales comme en fait foi la comparaison des valeurs entre les deux stations de mesures. On dégage alors les grandes lignes suivantes pour ces deux stations.

En septembre 1978, l'amplitude de M2 représente le tiers de celle observée en L2. En juillet 1980, suite à la coupeure de l'Opinaca mais avant celle de la Eastmain, elle augmente d'environ 90% alors qu'après coupeure, durant approximativement la même période, elle augmente pour se situer à une valeur similaire à celle observée pour le bas-estuaire. À la suite de la coupeure, les caractéristiques de l'onde de marée sont désormais similaires pour les deux régions. Le débit d'eau douce de la rivière n'est donc plus un facteur d'importance dans l'amortissement de l'amplitude de l'onde de marée lorsque cette dernière remonte l'estuaire.

MODÉLISATION NUMÉRIQUE

Choix des modèles

L'ensemble des résultats obtenus jusqu'à présent permet d'obtenir une information ponctuelle sur les caractéristiques de l'onde de marée mais, en conséquence du non-rattachement des stations de mesures, rien ne permet d'évaluer la baisse du niveau d'eau moyen en tout point de l'estuaire.

C'est pourquoi nous recourons à l'utilisation de modèles mathématiques. Par l'étude comparative de différents scénarios, nous pourrions évaluer l'ordre de grandeur de la baisse le long de l'estuaire et l'influence de la baisse du débit sur la circulation hydrodynamique du bas-estuaire. Nous utilisons un modèle uni-dimensionnel aux différences finies (Dupuis, 1983) utilisant un schéma explicite de type saute-mouton et un modèle bidimensionnel aux éléments finis (Robert, 1983).

Par sa souplesse et son faible coût d'utilisation, le premier modèle permet, une fois sa calibration complétée, de simuler différents scénarios représentatifs des conditions pré-coupeure et post-coupeure. Il permet d'évaluer la baisse du niveau d'eau moyen le long de l'estuaire ainsi que la courbe enveloppe des niveaux d'eau extrême pour une marée typique.

Le deuxième modèle, utilisé pour décrire la circulation dans la région du bas-estuaire, décrit de façon beaucoup plus poussée le champ de vitesses dans cette région. Il nécessite l'utilisation des résultats du modèle unidimensionnel pour la définition des conditions à la limite amont de la région discrétisée. L'ensemble des résultats provenant de ce dernier modèle sert d'intrant à un post-processeur graphique permettant une illustration rapide des résultats comme le niveau d'eau instantané, le champ de vitesses, les lignes de courant, zones d'intersections entre modules de vitesse et profondeur d'eau, etc.

Quoique ce ne soit pas le but de l'article de discuter des caractéristiques des modèles retenus, nous présentons brièvement les équations aux

TABLEAU II

Amplitude des composantes harmoniques (m), haut-estuaire

Composante de la marée	Septembre 1978	Juillet 1980	Septembre 1980	Septembre 1980
	SL-EM-7.0 Pré-coupeure	L3 Pré-coupeure	SL-EM-7.0 Post-coupeure	L3 Post-coupeure
Z0	0,003	0,002	0,0	0,001
MSF	0,002	0,004	0,016	0,004
O1	0,016	0,028	0,014	0,030
K1	0,044	0,052	0,036	0,093
M2	0,104	0,189	0,337	0,351
S2	0,034	0,076	0,091	0,124
M3	0,008	0,003	0,015	0,013
SK3	0,008	0,009	0,005	0,008
M4	0,003	0,006	0,017	0,002
MS4	0,003	0,006	0,014	0,005
S4	0,003	0,003	0,001	0,001
ZMK5	0,001	0,001	0,002	0,007
ZSL5	0,001	0,002	0,005	0,001

dérivées partielles de base. Le lecteur intéressé pourra consulter Dupuis (1983), Ouellet & Robert (1977), Robert (1983) pour l'ensemble des développements et références pertinentes, et Dronkers (1964, 1975) et Dhatt & Touzot (1981) pour la théorie de base.

Formulation

Les équations du mouvement et de la continuité permettent, lorsqu'on procède à une intégration sur la verticale, d'obtenir le système d'équations aux dérivées partielles suivant :

$$\begin{aligned}
 U_t + \bar{U} \cdot (\bar{\nabla}U) - fV + g \left[\eta_x + \frac{U \sqrt{U^2 + V^2}}{C^2 R} \right] &= 0 \\
 V_t + \bar{V} \cdot (\bar{\nabla}V) + fU + g \left[\eta_y + \frac{V \sqrt{U^2 + V^2}}{C^2 R} \right] &= 0 \\
 H_t + \bar{\nabla} \cdot (H\bar{U}) &= 0
 \end{aligned}$$

où l'indice signifie la dérivée partielle avec

$$\begin{aligned}
 \bar{U} &= U \bar{i} + V \bar{j} \\
 \bar{\nabla} &= \frac{\partial}{\partial x} \bar{i} + \frac{\partial}{\partial y} \bar{j}
 \end{aligned}$$

- U, V : vitesses moyennes sur la verticale
- η : profil de surface par rapport au niveau de référence
- h : cote du fond par rapport au niveau de référence
- H : $h + \eta$: profondeur d'eau
- f : paramètre de Coriolis
- g : accélération gravitationnelle
- C : coefficient de frottement de Chézy
- R : rayon hydraulique
- \bar{i}, \bar{j} : vecteurs plans orthonormés

À une dimension, le système se ramène à :

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial Q}{\partial t} - \left(\frac{\partial A}{\partial H} + B \right) \frac{Q}{A} \frac{\partial H}{\partial t} + \frac{Q}{A} \frac{\partial Q}{\partial x} + \frac{Q^2}{A^2} \frac{\partial A}{\partial x} \\
 = -g \left[A \frac{\partial H}{\partial t} + \frac{n^2 Q |Q|}{A R^{4/3}} \right]
 \end{aligned}$$

avec

- B : largeur au miroir
- Q : débit
- n : coefficient de frottement de Manning
- A : aire mouillée de la section

La formulation par différences finies utilise le principe du développement de la fonction en série de Taylor pour approcher l'opérateur différentiel par une formule de différences. La méthode des éléments finis, que nous avons utilisée pour l'étude bidimensionnelle, recherche une formulation variationnelle du problème. On utilise la méthode des résidus pondérés pour obtenir la forme in-

tégrale qui, une fois discrétisée avec l'aide des fonctions nodales, donne un système matriciel à résoudre. La variabilité de la bathymétrie nous a conduit à utiliser un maillage serré combinant des éléments quadrilatéraux à neuf nœuds et triangulaires à six nœuds, ces derniers permettant de raffiner la discrétisation. Ce maillage comprend 87 éléments et 389 nœuds résultant en un système de 790 équations à résoudre, une fois les conditions aux limites imposées (fig. 4).

Utilisation du modèle unidimensionnel

La discrétisation du domaine s'opère en transmettant l'identité propre au cours d'eau à un système géométrique homotétique de paramètres variables (largeur au miroir, profondeur du chenal, largeur des berges, etc.) (Ouellet & Ropars, 1980) et la calibration du modèle s'obtient par l'ajustement des coefficients de Manning de chaque section. Le réglage du modèle a été réalisé à l'aide des enregistrements de hauteur d'eau obtenus par observation visuelle sur des tiges graduées placées en cinq points le long de l'estuaire (stations L1 à L5 sur la figure 1). La figure 2 (partie inférieure) illustre la marée du 4 juin aux stations L1, L3 et L5. Les valeurs calculées par le modèle en L3 y apparaissent également par l'intermédiaire des triangles. Les valeurs du niveau d'eau étaient prises à intervalle de 15 minutes durant une période de 13 heures, soit durant un cycle de marée. Ces mesures, effectuées en condition de fort marnage les 4 juin et 3 juillet 1981 permettent également d'évaluer la célérité de l'onde de marée le long de l'estuaire en condition post-coupure. Ainsi, un déphasage d'environ 10 minutes s'établit entre L1 et L2. L'onde poursuit son trajet, passant L3 une vingtaine de minutes plus tard, avant d'aller se réfléchir positivement (Ippen, 1966) aux rapides, près de la station L5. Cette réflexion positive se produit cinquante minutes après que l'onde ait pénétré dans l'estuaire. Puisque les composantes harmoniques permettent de qualifier l'onde de marée de semi-diurne, on évalue la longueur d'onde à environ 320 kilomètres.

L'absence de rattachement des stations limnigraphiques, situées le long de l'estuaire, à un même référentiel géodésique, empêche l'imposition d'une fonction de hauteur d'eau à la limite amont. Toutefois, lors de l'analyse des enregistrements marégraphiques, il a été mis en évidence que les paramètres hydrodynamiques variaient peu dans la zone du bas-estuaire pour les conditions pré-coupure et post-coupure, alors qu'on observe une baisse appréciable du niveau d'eau moyen et une amplification des composantes harmoniques de la marée pour la zone du haut-estuaire. Ceci nous a conduit à étudier les dif-

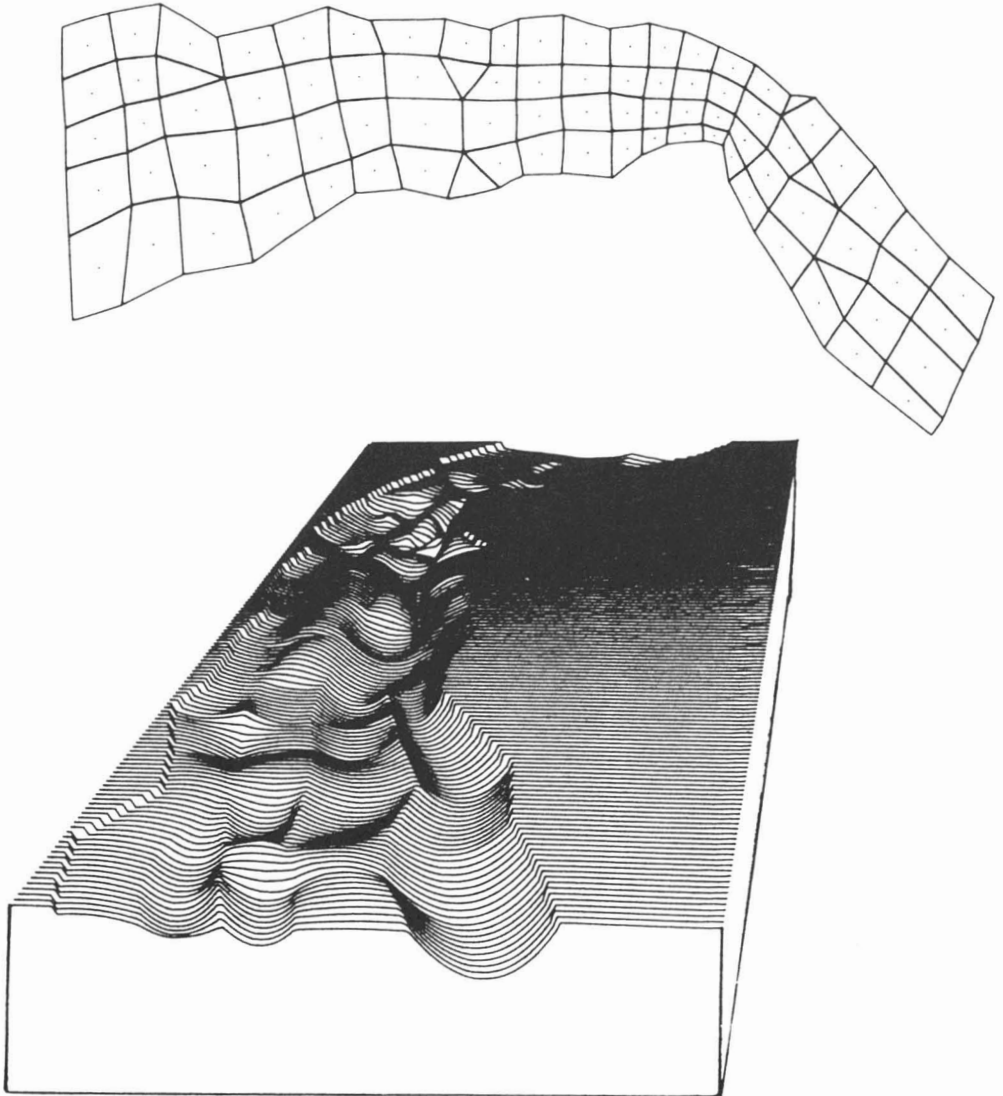


Figure 4. Maillage d'éléments finis discrétisant le tronçon inférieur de l'estuaire et représentation tridimensionnelle de la bathymétrie (distorsion verticale de 1:40).

férentes conditions d'écoulement de la façon suivante: pour un même niveau d'eau moyen fixé à $-0,5$ m par rapport au zéro géodésique et un marnage de $0,70$ m à l'embouchure, on impose des valeurs de 100 , 500 et $1\ 000$ m^3/s pour l'apport d'eau douce à l'amont.

La figure 5 présente les courbes d'isovaleurs pour les hauteurs d'eau et pour les débits calculés le long de l'estuaire, et ce respectivement pour des apports d'eau douce de $1\ 000$ m^3/s et 100 m^3/s . Ces résultats nous permettent de dégager les

principaux changements survenus suite à la coupe. On remarque une zone de forte variation de la hauteur d'eau dans la région des sections 10 et 12, ce qui illustre l'effet d'étranglement consécutif au rétrécissement de la section transversale. La fonction débit, plus lisse, laisse voir sa tendance asymptotique au fur et à mesure qu'on approche de la tête de l'estuaire. Ceci s'explique par la condition de débit constant imposé à l'amont. Pour chaque scénario, on peut tracer de telles courbes pour les fonctions de hauteur d'eau et de débit (ou de vitesse). Par une analyse

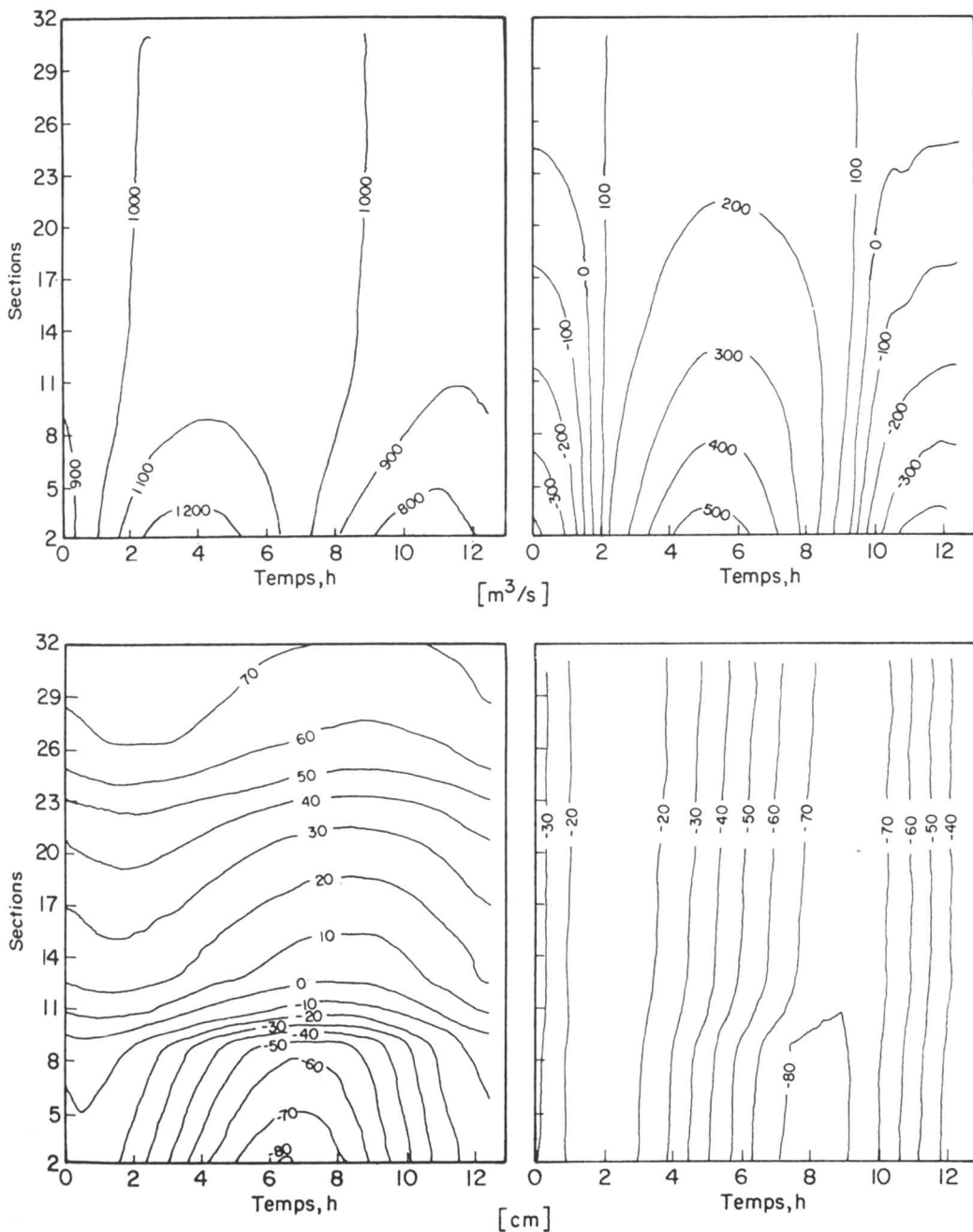


Figure 5. Isovaleurs de débits et hauteurs d'eau tirées des résultats du modèle unidimensionnel.

comparative des résultats, on identifie les variations qui surviennent à chaque section de l'estuaire durant le cycle de marée.

La figure 6 présente les courbes enveloppes illustrant les hauteurs d'eau et débits extrêmes

calculés le long de l'estuaire. On observe, pour le débit de $1000 m^3/s$, que la région amont possède un écoulement de type quasi fluvial comparativement à la région aval aux caractéristiques plus maritimes. Elles sont séparées par la courte zone de transition identifiée précédemment. On constate

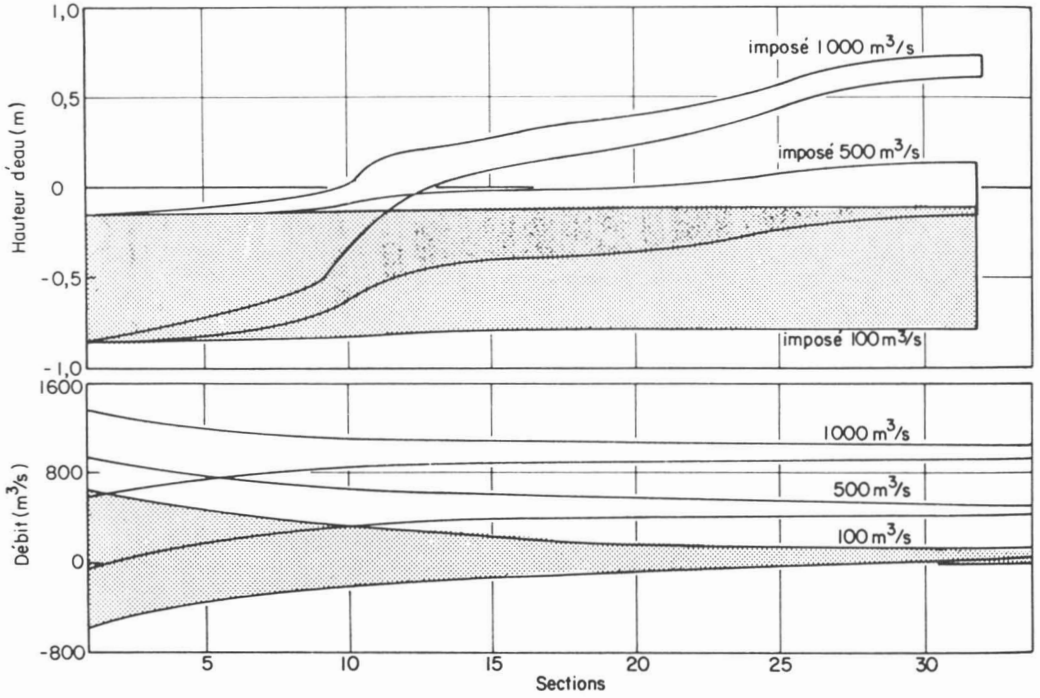


Figure 6. Courbes enveloppes des débits et hauteurs d'eau tirées des résultats du modèle unidimensionnel.

de plus que lorsque le débit fluvial résiduel chute à $100 \text{ m}^3/\text{s}$, l'amplitude de l'onde de marée devient quasi identique tout le long de l'estuaire. La baisse du niveau moyen à la tête de l'estuaire est de l'ordre du mètre alors qu'elle vaut environ $0,6 \text{ m}$ à la section 18, où se situe le limnigraphe L3, dont on a discuté précédemment. Ces résultats sont corroborés par les conclusions énumérées lors de l'étude des enregistrements marégraphiques.

Les calculs réalisés à l'aide du modèle permettent également d'obtenir des vitesses moyennes pour chaque section transversale. Pour la calibration du 3 juillet 1981, les valeurs moyennes de vitesse sur la section s'avèrent inférieures d'environ 40% à celles mesurées par les courantomètres dans les chenaux. On obtient des maximums d'environ 28 cm/s en post-coupure alors qu'on a mesuré des vitesses atteignant les 40 cm/s (Ingram, 1981b). On comprendra que la distribution des vitesses n'est pas uniforme sur la section, les vitesses étant plus fortes dans les chenaux que sur les berges. De façon à améliorer l'information sur cet aspect de l'hydrodynamique, on doit utiliser un outil plus sophistiqué, le modèle bidimensionnel.

Utilisation du modèle bidimensionnel

L'utilisation du modèle bidimensionnel pour la modélisation de la région du bas-estuaire (fig. 4) permet de mieux représenter la circulation courantométrique dans cette zone. La condition à la limite amont du modèle est tirée des résultats des hauteurs d'eau provenant du modèle unidimensionnel pour les conditions de 1000 et $100 \text{ m}^3/\text{s}$ afin de simuler les conditions pré-coupure et post-coupure. On obtient alors, pour chaque pas de temps des champs de vitesse comme ceux illustrés aux figures 7 et 8 sur lesquelles on présente aussi les lignes d'égal niveau d'eau (isohypses) et de courant. Les deux figures illustrent l'écoulement au baissant alors que le niveau aval instantané est à $-0,3 \text{ m}$. Des figures similaires réalisées à chaque heure du cycle de marée apparaissent dans Dupuis (1983) et permettent de tirer les observations suivantes.

On peut observer une déviation partielle du courant au profit du chenal sud, où la vitesse extrême au baissant est supérieure d'environ 10 cm/s à celle du chenal nord en condition post-coupure, et de 20 à 30 cm/s en condition pré-coupure. Cette déviation du courant est causée

par la présence du haut-fond situé au droit de la section 5 qui présente un obstacle à l'écoulement. Ces résultats sont d'ailleurs corroborés par les observations courantométriques (Ingram, 1981b). Les modules de vitesse au niveau des chenaux atteignent des valeurs de l'ordre de 70 et 50 cm/s respectivement pour les conditions pré- et post-coupeure, avec des maxima pouvant atteindre 1,5 m/s dans la courbe. On observe également une zone tourbillonnaire au sud-ouest des îles, limitée en superficie et résultant de l'effet de cisaillement du fort courant sur le fluide. On notera le fait que la discrétisation ne tient pas compte des chenaux entre les îles, ces derniers devenant à découvert à marée basse en post-coupeure et ne permettant qu'une faible débitance. On doit donc prendre ces faits en considération lorsqu'on analyse ce sous-domaine restreint.

L'examen de l'ensemble des résultats sur le cycle complet de marée montre qu'il n'y a pas d'inversion de courant pour le cas de pré-coupeure, ce qui n'est pas le cas en période post-coupeure, où cette inversion se produit environ trois heures après le début du montant. L'intensité de l'écoulement provoque une surélévation du niveau d'eau à l'extrados de la courbe située à la hauteur des sections 9 à 12 du modèle. Au bas du cycle de marée, il y a une brusque variation de hauteur à cet endroit et ce pour les deux cas étudiés. En pré-coupeure, l'espacement des isohypses est plus rapproché qu'en post-coupeure, indiquant la plus forte pente de la surface consécutive au fort débit. Les résultats étant conservés sur fichiers ma-

gnétiques, ils demeurent disponibles pour évaluer de façon plus approfondie la variation de certains paramètres.

Ces résultats peuvent s'avérer très utiles pour des études du domaine biologique, dans lesquelles des relations entre le module de vitesse et la profondeur d'eau s'avèrent utiles. Les post-processeurs graphiques existent désormais pouvant réaliser la cartographie de telles zones et le calcul des superficies s'y rattachant (Desjardins *et al.*, 1985a, b).

Conclusion

Diverses approches ont été utilisées dans le but d'évaluer les conséquences de la coupeure sur le régime hydrodynamique de l'estuaire de la rivière Eastmain suite au détournement d'une grande partie de son apport d'eau douce au profit du complexe La Grande. Chacune d'elle permet d'éclairer les phénomènes sous un certain angle, et la réunion de l'ensemble des résultats permet de brosser un tableau réaliste et valable des conditions hydrodynamiques.

Malgré une certaine carence au niveau de la qualité des données de niveau d'eau recueillies sur le terrain, leur analyse temporelle et en fréquence a permis de faire ressortir deux régions distinctes respectivement en amont et en aval de la courbe du kilomètre 9, pour lesquelles les modifications entraînées par la réduction du débit

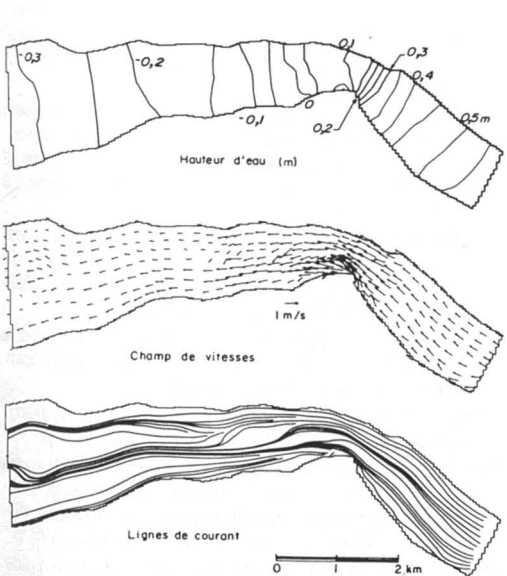


Figure 7. Patrons de circulation et de hauteur d'eau pour un débit résiduel de 1000 m³/s. Valeurs instantanées au baissant avec niveau aval à environ - 0,3 m.

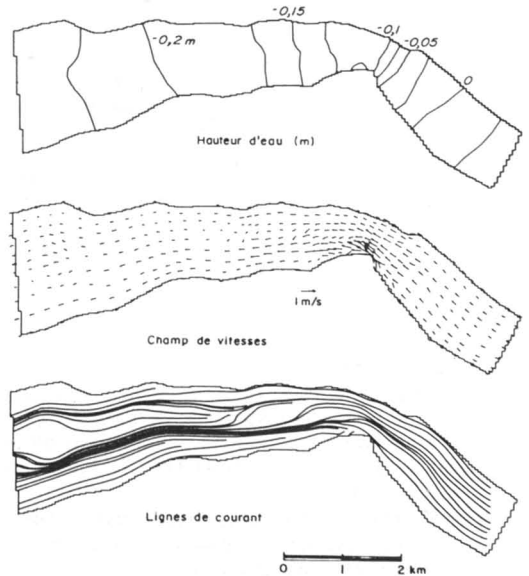


Figure 8. Patrons de circulation et de hauteur d'eau pour un débit résiduel de 100 m³/s. Valeurs instantanées au baissant avec niveau aval à environ - 0,3 m.

sont différentes. Les principaux paramètres ayant retenus l'attention sont les variations du niveau d'eau et la propagation de la marée en fonction de la réduction de l'apport d'eau douce. Après la coupure, la marée se propage plus facilement dans la partie amont de l'estuaire et la baisse du niveau d'eau est importante, variant du décimètre à l'aval au mètre à la tête de l'estuaire. Dans le bas-estuaire, les conditions sont peu affectées, car elles sont contrôlées par la limite aval. L'utilisation d'un modèle numérique unidimensionnel procure des résultats corroborés par les mesures ponctuelles recueillies sur le site. Une procédure similaire a été utilisée pour les données courantométriques, mais cette fois-ci, on a dû faire appel à un modèle bidimensionnel, compte tenu de la variabilité spatiale de la bathymétrie. Ce modèle a permis de mieux représenter les courants plus élevés qui se rencontrent dans les chenaux et d'illustrer spatialement la circulation. Ces résultats sont en accord avec ceux d'Ingram (1981b) indiquant des vitesses instantanées supérieures dans le chenal sud.

Cette étude réalisée en vue d'identifier les principaux changements survenus à l'hydrodynamique estuarienne de la rivière Eastmain, permet non seulement de les quantifier d'une façon acceptable, mais démontre clairement l'interdépendance et la complémentarité des différentes méthodes d'acquisition et d'investigation.

Remerciements

Cette recherche a pu être réalisée dans le cadre du programme océanographique du GIROQ grâce à des fonds provenant de la S.E.B.J.-Environnement et du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (C.R.S.N.G.). Les auteurs tiennent à remercier les membres de l'équipe du GIROQ, particulièrement Jean-François Grenon et Michel Huot, ainsi que Jacques Taillefer de la S.E.B.J.-Environnement pour leur aide durant la campagne de mesures de 1981.

Références

- BENDAT, J. & A. G. PIERSOL, 1971. Random data: analysis and measurement procedures. — John Wiley & Sons Inc., 407 p.
- D'ANGLEJAN, B., 1981. Études sédimentologiques dans l'estuaire de la rivière Eastmain en 1980 et 1981. — Programme de recherche sur l'estuaire de la rivière Eastmain (Baie James). GIROQ, Rapport à la S.E.B.J., 76 p.
- D'ANGLEJAN, B., 1982. Patterns of recent sedimentation in the Eastmain estuary, prior to river cut-off. — *Naturaliste can.*, 109: 363-374.
- DESJARDINS, L., P. DUPUIS & Y. OUELLET, 1985a. Avant-projet Archipel. Infographie des conditions actuelles et futures des rapides de Lachine. — Centre de recherche sur les applications numériques en ingénierie (CRANI). Rapport CRANI 85-07a soumis à la direction Environnement d'Hydro-Québec, 32 p., 4 annexes.
- DESJARDINS, L., P. DUPUIS et Y. OUELLET, 1985b. Avant-projet Archipel Infographie des répercussions durant la construction du réaménagement des rapides de Lachine. — Centre de recherche sur les applications numériques en ingénierie (CRANI). Rapport CRANI 85-07b soumis à la direction Environnement d'Hydro-Québec, 27 p., 3 annexes.
- DHATT, G. & G. TOUZOT, 1981. Une présentation de la méthode des éléments finis. — Maloine S. A. Éditeur, Paris & Les Presses de l'Université Laval, Québec, 543 p.
- DRONKERS, J. J., 1964. Tidal computations in rivers and coastal waters. — North-Holland Publishing Co., Amsterdam, 518 p.
- DRONKERS, J. J., 1975. Advances in hydroscience. — Academic Press, San Francisco, 10: 145-230.
- DUPUIS, P., 1983. Étude des régimes hydrodynamiques pré et post-coupure de l'estuaire de la rivière Eastmain. — Thèse M.Sc. Université Laval, Québec, 254 p.
- DUPUIS, P. & Y. OUELLET, 1984. Étude des régimes hydrodynamiques pré et post-coupure par modélisation mathématique. — Programme de recherche sur l'estuaire de la rivière Eastmain (Baie James). Centre de recherches sur l'eau, Université Laval, Québec. Rapport CRE-84/02, 151 p., 1 annexe.
- FOREMAN, M. G. G., 1977. Manual for tidal heights analysis and prediction. — Pacific Marine Science Report 77-10, Institute of Ocean Sciences, Patricia Bay, Sidney (British Columbia), 97 p.
- GODIN, G., 1972. The analysis of tides. — University of Toronto Press, Toronto, 264 p.
- GRENON, J.-F., 1980. Rapport d'étape 1980 et programme 1981. — Programme de recherche sur l'estuaire de la rivière Eastmain (Baie James), GIROQ, Rapport à la S.E.B.J., 134 p.
- INGRAM, R., 1981a. Effets du détournement de la rivière Eastmain sur l'océanographie physique estuarienne. — Programme de recherche sur l'estuaire de la rivière Eastmain (Baie James), GIROQ, Rapport à la S.E.B.J., 60 p.
- INGRAM, R., 1981b. Observation de courantométrie, 1980-1981. Rapport de données. — Programme de recherche sur l'estuaire de la rivière Eastmain (Baie James), GIROQ, Rapport à la S.E.B.J., 5 p.
- INGRAM, R., 1982. Mean and tidal circulation of the Eastmain River (James Bay). — *Naturaliste can.* (Rev. Écol. Syst.), 109: 703-743.
- IPPEN, A. T., 1966. Estuary and coastline hydrodynamics. — McGraw-Hill Book Co. Inc., 744 p.
- LEPAGE, S., 1984. Salt intrusion and circulation changes in the Eastmain River estuary, James Bay, subsequent to large reduction of the freshwater discharge. — M.Sc. thesis, McGill University, 174 p.
- OUELLET, Y. & J.-L. ROBERT, 1977. Étude à l'aide d'un modèle mathématique de la circulation hydrodynamique de la propagation de la marée et de la distribution de la salinité dans la baie de Rupert. —

- Rapport soumis à la Société d'énergie de la Baie James, 107 p.
- OUELLET, Y. & Y. ROPARS, 1980. Modèle mathématique de la rivière Koksoak. — *Revue can. génie civ.*, 7: 477-491.
- ROBERT, J.-L., 1983. Modélisation tridimensionnelle des écoulements à surface libre, permanents et non permanents, par la méthode des éléments finis. — Thèse Ph.D., Université Laval, Québec, 233 p.

REPRODUCTIVE HABITAT AND BEHAVIOUR OF ANADROMOUS ARCTIC CHAR (*SALVELINUS ALPINUS*) IN THE KOROC RIVER, QUÉBEC

R. A. CUNJAK¹, G. POWER and D. R. BARTON

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

Résumé

On décrit les caractéristiques des frayères des populations anadromes de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) dans la rivière Koroc, située dans le Nord du Québec. Dix-sept nids de fraie ont été identifiées dans une partie de la rivière; les tributaires n'étaient pas utilisés par l'omble. Le comportement de cour observé en plongée, est analogue à celui qui fut antérieurement observé en laboratoire et mentionné dans la littérature. Selon les mesures hydrologiques faites sur les nids de fraie, l'omble choisit des sites où l'eau souterraine fait surface; de tels sites seraient dépourvus de glace pendant le développement des œufs.

Abstract

The spawning site characteristics of anadromous arctic char, *Salvelinus alpinus*, in the Koroc River, northern Québec are described. A total of 17 redds was identified in a small section of the main river. Tributary streams were not utilized by char. Snorkeling observations revealed courtship behaviour was similar to that described in the laboratory, as reported earlier in the literature. Hydrological measurements within redds indicate that char were selecting sites with upwelling groundwater. Such locations would provide ice-free conditions during development.

Introduction

Reproduction and spawning activities of arctic char (*Salvelinus alpinus*) have been documented from a variety of regions throughout its circumpolar distribution (Scott & Crossman, 1973). The species displays wide variation in age at maturity, spawning site selection and timing of reproduction (Frost, 1952; Grainger, 1953; Craig & McCart, 1974; Hammar, 1984). Fabricius (1953) and Fabricius & Gustafson (1954), using laboratory tanks, were the first researchers to describe the spawning behaviour of char. Except for the study of a land-locked form of char, the Sunapee trout (Kircheis, 1976), no underwater observations of char spawning behaviour in the wild have been made. In arctic North America, most data on char reproduction have come from aerial surveys, stream-side observations, and catches of char over their spawning grounds (Sprules, 1952; Craig & McCart, 1974; Moore, 1975; Johnson, 1980; Dempson & Green, 1985). Direct observations of char spawning in natural surroundings are important for ap-

preciating habitat requirements and for management, especially in regions where man-made environmental disturbances may impact on the species.

As part of a study of the biology of arctic char in the Koroc River, northern Québec, and their utilization by local Inuit, we undertook to locate and describe the spawning of anadromous char. To our knowledge, this is the first published account of anadromous char reproductive behaviour in Québec.

Many salmonid species have been found to build redds preferentially in areas of groundwater discharge (Hansen, 1975; Fraser, 1982; Sowden, 1983) and Craig & McCart (1974) noted arctic char in Beaufort Sea rivers utilized spring-fed areas for spawning. Therefore, in addition to behavioural observations, we measured the vertical hydraulic pressure head of groundwater within char redds to assess upwelling potentials.

Study area

The Koroc River (lat. 58°51'N, long. 65°48'W) is a fourth order river discharging into the eastern side of Ungava Bay (Fig. 1). From its source in

¹ Present address: Department of Fisheries and Oceans, Research Branch, Freshwater and Anadromous Division, P.O. Box 5030, Moncton, New Brunswick E1C 9B6.

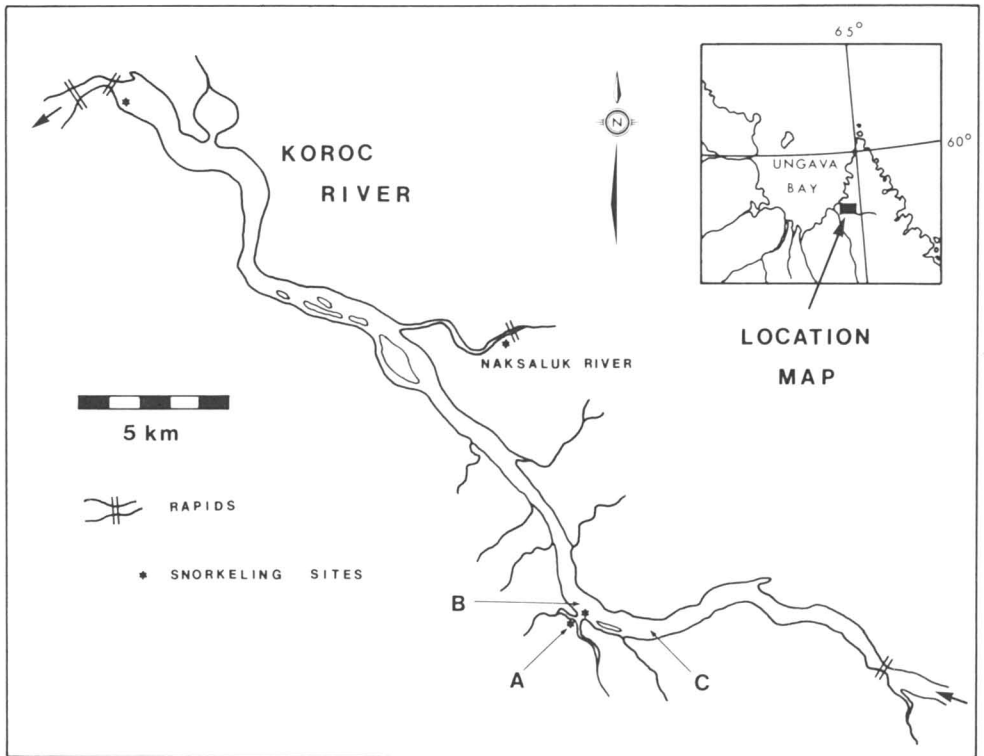


Figure 1. Map of the Koroc River showing area studied. Letters indicate the location of spawning sites of arctic char referred to in the text and Table I.

the Torngat Mountains, the river flows westward through a deep, partly forested valley. Above the high tide mark, the bed of the main river is largely boulder and sand with some exposed bedrock ledges. Farther upstream (11 km), the river bottom is almost entirely composed of shifting sand bars and occasional gravel shallows. Width of the river varied between < 50 m at valley constrictions (rapids) and > 1 km in parts of the lower river where conditions (e.g. depth and flow) are more lacustrine. Brief descriptions of limnological and hydrological conditions in Ungava rivers were given by Power (1969).

The Koroc River supports a large population of anadromous arctic char which provides a year round subsistence fishery to the Inuit from Kangiqsualujuaq. Other species present include brook trout (*S. fontinalis*), lake trout (*S. namaycush*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), three-spine and nine-spine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pungitius pungitius*, respectively).

Materials and methods

Field work was carried out between 23 September and 1 October 1985, the period of char

spawning according to extensive interviews with most of the local Inuit hunters. Although they reported that some char migrate as much as 90 km above the tidal limit, our observations were confined to the lower 40 km of the river and its tributaries. River travel was by canoe and inflatable boat. All potential spawning areas were examined, including the lower 100-200 m of each major tributary stream (shown in Fig. 1), main river gravel bars, lake shoals and those areas where Inuit hunters claimed to have observed char spawning in previous years. At four of these sites (Fig. 1) underwater observations were made using a dry suit, mask and snorkel by moving along zig-zag transects in an upstream direction. Species abundance, size, behaviour and habitat characteristics (e.g. depth, substrate type) were noted during each dive. A small sample of char was captured by angling to establish the developmental state of the gonads (i.e. spent, ripe, or immature). Water temperatures in the lower part of the main river were monitored during the study period with a continuous recording Ryan thermograph; tributary temperatures were measured with maximum/minimum thermometers for periods of two to five days.

Where char were found to be spawning, water depth and surface water velocity were measured. During subsequent underwater observations, the range of particle size diameters was measured directly from the surface of the redd; depth of eggs within redds was also determined. In addition, groundwater potential within ten redds was determined by measuring the hydraulic head at a substrate depth of 15 cm using a mini-piezometer as described by Lee & Cherry (1978).

Results and discussion

The arctic char spawning sites we located were within a relatively small section of river (Fig. 1). A total of 17 redds was positively identified: four of these were found at the mouth of tributary stream LV 5903 (military grid reference); the remaining 13 redds were located in the Koroc River proper. Characteristics of redds were only recorded where active digging was observed or if eggs were present. In general, redds were found in shallow water on heterogeneous substrates (1-15 cm diameter range) where surface water velocities were moderately strong (Table I). Similar water depth and substrate preferences were noted by Dempson & Green (1985). Water temperatures recorded in the Koroc River during the period of this study averaged 6.2°C (range = 3.7°C to 8.3°C) and the water temperature in tributary LV 5903 during the observed courtship behaviour was 5.5°C. These water temperatures are similar to those found for spawning char in other parts of their distribution (Frost, 1952; Johnson, 1980) although Moore (1975) recorded a water temperature of only 0.5°C during spawning in a Baffin Island river and Dempson & Green (1985) found

spawning to occur at temperatures between 1° to 3°C in a Labrador river.

Arctic char in the lower parts of the Koroc River does not appear to utilize tributary streams for spawning. The 4 redds found in tributary LV 5903 were less than 10 m from its confluence with the main river and situated where the stream had widened considerably making it very atypical compared to other Koroc tributary streams. Underwater and stream-side observations failed to locate spawners or evidence of such activity in any other tributary investigated in this study. Neither were juvenile char found in the tributaries although brook trout (juveniles and adults) were common in most of these streams.

Both main river spawning sites were located just upstream of rocky shoals less than 20 m from the river bank where substrate was a mix of sand, gravel and boulder. Such conditions were not common in the main river and may explain the concentration of redds at these sites. Other spawning locations may have been overlooked, especially if char were utilizing the deepest channels and lakes of the Koroc River. Most accounts of char spawning have been for lakes (Fabricius, 1953; Kircheis, 1976; Hammar, 1984) and Frost (1952) found redds as deep as 24 m in Lake Windermere. It is also possible that char move farther upstream to spawn as the Koroc River is accessible for another 50 km before the first impassable barrier to migration is encountered.

The underwater observations of char courtship provided the opportunity to compare the reproductive behaviour of char in the wild with the laboratory descriptions given by Fabricius (1953) and Fabricius & Gustafson (1954). Generally, our

TABLE I
Arctic char redd characteristics at three sites on the Koroc River system¹

Site	n	Mean water depth (cm) (SEM)	Mean surface water velocity (cm/s)	Mean groundwater pressure head (cm)	Particle diameter range in redd (cm)
A	4	61.75 (21.04)	47.87	+ 1.23	1-6
B	7	80.57 (2.77)	22.22 ²	+ 0.50	1-15
C	6	123.33 (6.67)	38.50 ³	nm	1-15

¹ For exact locations of spawning site designations, see Figure 1.

² Estimated over a 20 m² area where redds were located.

³ Estimated over a 15 m² area where redds were located.

nm = no hydrological measurements taken;

SEM = standard error of the mean; n = number of redds.

observations of the behaviour of 14 courting pairs of char were very similar to those described by the Swedish researchers. All the spawners were between 45-65 cm FL with no obvious size difference between sexes. Both males and females were brightly coloured with brilliant red ventral surfaces and flanks highly contrasting with the white leading fin edges. The degree to which males developed kypes was variable. Males also showed slightly raised dorsal musculature giving them a 'hump-backed' appearance.

Redd cutting was frequently observed and performed only by females in the manner typical of salmonids. After a number of excavations, the female usually rested within the redd depression as if 'anchoring' with her anal fin. This behaviour, fully described by Fabricius (1953) was considered a sign stimulus for the release of courting behaviour. Males (sometimes 2 or 3, of similar sizes, courting the same female) spent most of the time holding positions 1-2 m behind females, often attacking other males or females which swam close by, as well as brook trout which were usually in attendance. Aggression initiated by females was less common. When observed, it was directed at char (both sexes) as well as brook trout. Female aggression tended to be less 'intense' (i.e. more displays than chases) and restricted to a more localized area, centred on the redd, than was the case for males. Male courting behaviour involved approaching a female from behind while she 'anchored', or hovered over, her redd. This was followed by a high frequency 'vibrating' or 'trembling' as he glided along her flanks with fins erected. The actual spawning act was not observed. Fabricius (1953) found spawning to occur only at low light levels (dawn and dusk) and Kircheis (1976) also noted that Sunapee trout spawned mostly after dark. Our observations were made at mid-day which may have precluded observing the spawning act.

Eggs were found close to the surface of the substrate (often within 5 cm); a single sweep of the diver's hand uncovered eggs in the uppermost gravel layer. Fabricius & Gustafson (1954) also noted that covering of eggs was minimal and, unlike other salmonids, occurred only after a series of spawning acts. Such behaviour would appear to make eggs very susceptible to predation or ice scouring, especially where spawning substrate is not coarse enough to facilitate the settling of eggs between rock crevices. Brook trout were often observed just behind courting pairs of char, sometimes as many as 7 trout behind a single redd. These trout frequently groped (with an obvious opening and closing of the mouth) in the sand and fine gravel of redds, probably feeding on eggs as suggested by the aggression such

behaviour elicited in courting char. Other potential egg predators observed in the area included lake trout and char themselves (Frost, 1952; Fabricius & Gustafson, 1954). In our study, four adult char (2 spent females, 1 ripe male, 1 ripe female; 47.5-58.1 cm FL) taken by angling in the vicinity of the redds all had empty stomachs.

The mini-piezometer measurements of 10 char redds showed mean groundwater pressure to be + 0.72 cm (SEM = 0.29). This upwelling pressure was significantly different from zero (1 tailed *t*-test, $0.01 < P < 0.025$). This is the first published record of char utilizing upwelling water for selection of spawning sites in the eastern Arctic. In fact, active groundwater discharge was apparent as a 'bubbling' up through the sand within the spawning sections whereas no similar occurrences were seen elsewhere. The utilization of groundwater upwelling zones for spawning has been documented for brown trout *Salmo trutta* (Hansen, 1975); brook trout, (Fraser, 1982) and rainbow trout, *S. gairdneri* (Sowden, 1983). Craig & McCart (1974) noted the importance of spring water sources for arctic char spawning in the western Arctic since eggs cannot tolerate freezing and such areas would provide the only ice-free conditions in northern systems where winter conditions can be severe. Johnson (1980) has suggested that lake spawning by arctic char in the central Arctic and throughout the Arctic islands may be related to the complete freezing of rivers in these regions.

In conclusion, our data show that some arctic char in the lower Koroc River spawn in shallow areas of the main river sites where suitable substrate and groundwater upwelling are present, but not in tributary streams. The observed reproductive behaviour of spawning char was similar to that previously described from laboratory observations.

Acknowledgments

The authors wish to thank Simeonie and Joanna Baron of Kangiqsualujjuaq for their hospitality and assistance in the field. M. H. A. Keenleyside and F. Whoriskey provided constructive criticisms to an earlier draft of the paper. Financial assistance was provided by a grant from the Donner Canadian Foundation.

References

- CRAIG, P. & P. J. McCART, 1974. Fall spawning and overwintering areas of fish populations along routes of proposed pipeline between Prudhoe Bay and the Mackenzie Delta, 1972-1973. — *Arct. Gas Biol. Rep. Ser.*, 15: 1-37.

- DEMPSON, J. B. & J. M. GREEN, 1985. Life history of anadromous arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the Fraser River, northern Labrador. — *Can. J. Zool.*, 63: 315-324.
- FABRICIUS, E., 1953. Aquarium observations on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus*. — *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 34: 14-48.
- FABRICIUS, E. & K. J. GUSTAFSON, 1954. Further aquarium observations on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus* L. — *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 35: 58-104.
- FRASER, J. M., 1982. An atypical brook charr spawning area. — *Env. Biol. Fish.*, 7: 385-388.
- FROST, W. E., 1952. Predators on the eggs of char in Windermere. — *Salm. Trout*: 193-197.
- GRAINGER, E. H., 1953. On the age, growth, migration, reproductive potential and feeding habits of the arctic char (*Salvelinus alpinus*) of Frobisher Bay, Baffin Island. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 10: 326-370.
- HAMMAR, J., 1984. Ecological characters of different combinations of sympatric populations of Arctic Charr in Sweden. — Page 35-63 in L. Johnson and B. L. Burns (eds.). *Biology of the Arctic Charr*. Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ. of Manitoba Press, Winnipeg.
- HANSEN, E. A., 1975. Some effects of groundwater on brown trout redds. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 104: 100-110.
- JOHNSON, L., 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus*. — Page 15-98 in E. K. Balon (ed.). *Charrs: salmonid fishes of the genus, Salvelinus*. Dr. W. Junk Publ., The Hague.
- KIRCHEIS, F. W., 1976. Reproductive biology and early life history of the Sunapee trout of Floods Pond, Maine. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 105: 615-619.
- LEE, D. R. & J. A. CHERRY, 1978. A field exercise on groundwater flow using seepage meters and mini-piezometers. — *J. Geol. Educ.*, 27: 6-10.
- MOORE, J. W., 1975. Reproductive biology of anadromous arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), in the Cumberland Sound area of Baffin Island. — *J. Fish Biol.*, 7: 143-152.
- POWER, G., 1969. The salmon of Ungava Bay. — *Arct. Inst. North Amer. Tech. Pap.* no. 22, 72 p.
- SCOTT, W. B. & E. J. CROSSMAN, 1973. *Freshwater Fishes of Canada*. — *Fish. Res. Bd Can. Bull.*, 184 p.
- SOWDEN, T. K., 1983. The influence of groundwater and spawning-gravel composition on the reproductive success of rainbow trout in an eastern Lake Érié tributary. — M. Sc. thesis, Univ. Waterloo, Waterloo (Ontario), 108 p.
- SPRULES, W. M., 1952. The arctic char of the West Coast of Hudson Bay. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 9: 1-15.

BENTHOS INTERTIDAL DE LA BAIE DE PENOUILLE, GASPÉ (QUÉBEC): RELATION ENTRE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS ET LES FACTEURS DU MILIEU

B. PINEL-ALLOUL

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

et

G. MÉTHOT

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

Résumé

Durant l'été 1976 et en juin 1977, nous avons analysé l'épibenthos et l'endobenthos de la zone intertidale de la baie de Penouille, Gaspé (Québec) (48°51'N., 64°26'O.). La répartition, l'abondance et la composition spécifique des peuplements de 8 stations (48 prélèvements) de l'étage intertidal ont été étudiées par des analyses de correspondance et de groupement flexible. Trois peuplements ont été définis. Un peuplement écotone saumâtre, caractérisé par une très faible diversité (8 taxons) et une faible densité (198 ind. · m⁻²), s'associe à un substrat grossier rocheux encroûté d'algues. Deux peuplements intertidaux sont orientés inversement selon l'axe est-ouest de la baie. À l'est, au fond de la baie, le peuplement est assez dense (17 422 ind. · m⁻²); il est dominé par un gastéropode détritivore *Hydrobia minuta* (67%) et correspond à un biotope caractérisé soit par une absence de végétation soit par des herbiers de *Zostera marina* et *Ruppia maritima* sur des substrats de sables fins. À l'embouchure de la baie, le deuxième peuplement est très dense (27 224 ind. · m⁻²); il est dominé par un bivalve suspensivore *Mytilus edulis* (51%) et il se localise dans des herbiers de *Zostera marina* et de *Fucus* sur des fonds de sable moyen.

Sur une très petite échelle d'observation et en l'absence de gradient bathymétrique, la typologie de l'épibenthos et de l'endobenthos de la baie de Penouille durant l'été dépend non seulement des effets directs des facteurs édaphiques (végétation, sédiments) et hydroclimatiques (salinité, oxygène dissous, température), mais aussi de l'interaction entre le type de végétation et les autres facteurs du milieu. Les analyses indiquent aussi que la structure des peuplements est non seulement liée aux variations dans l'abondance d'*Hydrobia minuta* mais aussi aux interactions synécologiques entre ce gastéropode et les autres espèces dominantes ou caractéristiques des peuplements.

Abstract

During the summer of 1976 and June 1977, epibenthic and endobenthic macrofauna of a soft bottom, associated with sandy and coarse sediments, in Penouille Bay, north shore of Gaspé Bay (Québec) (48°51'N, 64°26'W) were studied. The distribution, abundance and species composition of macrofauna at 8 intertidal stations were analysed by reciprocal averaging and cluster analysis. Three sample-groups were determined: group I represents macrofauna of a brackish ecotone with low diversity (8 species) and low density (198 ind. · m⁻²) on coarse sediments encrusted with epilithic algae. Intertidal samples are clustered in two additional groups (IIa et IIb) and are distributed along an environmental gradient oriented east to west in the bay. Eastward, at the far end of the bay, the macrofauna cluster (group IIa) has a medium density (17 422 ind. · m⁻²); it is dominated by the deposit feeder *Hydrobia minuta* (67%), and is located in a biotope of fine sandy bottom without vegetation or with mixed salt-marsh vegetation (*Zostera marina*, *Ruppia maritima*). Westward, the macrofauna cluster (group IIb) has a high density (27 224 ind. · m⁻²); it is dominated by the suspension-

filter feeder *Mytilus edulis*, and it is located on a biotope of medium sandy bottom with mixed *Zostera marina* and *Fucus* sp. vegetation.

On such a small sampling scale without depth gradient, epibenthic and endobenthic species clustering is not only dependent on the main effects of edaphic factors (vegetation, sediments), but also on effects due to the interaction between the vegetation type and edaphic or hydroclimatic factors. These analyses also show that macrofauna community structure is dependent not only on variations in *Hydrobia minuta* abundances, but also on synecological interactions between this gastropod and the other dominant or characteristic species.

Introduction

Bien que récemment Bourget & Messier (1983) aient étudié la macrofaune des lagunes des Îles-de-la-Madeleine, l'écologie de la macrofaune intertidale des baies et des lagunes, le long de la côte est du Canada, en particulier dans le golfe du Saint-Laurent, est encore peu connue. Dans les études récentes (Thomas, 1970; Hughes & Thomas, 1971 a, b; Hughes *et al.*, 1972; Bourget & Messier, 1983), les peuplements y sont caractérisés par leur répartition et leur typologie ou par leur abondance et leur productivité. Toutefois, à l'exception de Hughes *et al.* (1972), qui relie la typologie de peuplements observée à la granulométrie des sédiments, aucune étude ne traite spécifiquement des relations entre la structure des peuplements macrobenthiques et l'ensemble des facteurs ou gradients écologiques du milieu, probablement en raison de la complexité de ces milieux, traduite par un grand nombre d'espèces et une forte variabilité des facteurs physiques.

Pour accroître les connaissances actuelles sur le macrobenthos de l'étage intertidal des petites baies du golfe du Saint-Laurent et sur les processus impliqués dans la structuration biocœnotique de ces milieux, nous décrivons ici la structure des peuplements macrobenthiques de la baie de Penouille, Gaspé (Québec). Nous évaluons aussi, par différentes méthodes d'analyse, les effets simples des facteurs du milieu et les effets combinés de leurs interactions sur la structuration de ces peuplements.

Matériel et méthodes

AIRE D'ÉTUDE

La baie de Penouille (48°51'N., 64°26'O.) est située dans le golfe du Saint-Laurent, au nord de la péninsule de Penouille et s'ouvre sur la baie de Gaspé par une embouchure de 125 m de largeur (fig. 1). Le bassin a une longueur de 1,8 km et une largeur maximale de 0,65 km pour une surface de 52 ha et une profondeur variant de 0 (marée basse) à 1,5 m (marée haute). Sur la rive nord de la baie, le ruisseau Ascah avec un débit très faible durant l'été constitue le principal apport permanent d'eau douce. Les vases de la

baie sont des lithosols évoluant vers des gleysols; leur pH moyen est de 6,3 (6,0-6,8) et leur taux de matière organique varie de 0,9 à 3,5% avec un taux moyen de 2,6% (Burton *et al.*, 1976).

Les groupements végétaux du marais salé de la baie de Penouille sont composés d'herbacées décidues: *Spartina alterniflora*, *Glaux maritima*, *Plantago juncoïdes*, *Salicornia europa*, *Carex paleacea*, *Zostera marina* et *Ruppia maritima*. L'étude de la répartition de ces groupements végétaux (Burton *et al.*, 1978) permet de discerner des zones sans végétation supérieure au nord et au centre de la baie, un herbier à *Zostera marina* et *Ruppia maritima* à l'est, un groupement de *Zostera marina* et d'algues macroscopiques *Fucus* sp. au sud-ouest et à l'embouchure ainsi que la présence d'un faible peuplement de *Zostera marina* en amont de l'embouchure. À l'entrée du ruisseau Ascah, les fonds de graviers grossiers sont tapissés d'algues épilithiques (fig. 1).

ÉCHANTILLONNAGE

Huit stations d'échantillonnage ont été réparties sur trois radiales perpendiculaires à l'axe est-ouest de la baie de Penouille (fig. 1).

La granulométrie des sédiments a été déterminée à chaque station, après séchage à 70°C et filtration sur une colonne de tamis standard (2 mm à 90 µm) selon l'échelle de Wentworth (Buchanan & Kain, 1971). Plusieurs paramètres physico-chimiques (pH, oxygène dissous, température, salinité) ont été mesurés à chaque station lors des prélèvements macrobenthiques, à l'aide d'un analyseur d'eau Hydrolab (Modèle 6D12).

Six prélèvements de macrobenthos ont été effectués à chaque station de juin à septembre 1976 et en juin 1977. Aux stations 1 à 5 et 7 et 8, les prélèvements ont été faits à marée haute à l'aide d'une benne Ekman (231 cm²); les surfaces échantillonnées variaient de 0,05 à 0,12 m² (2 à 5 coups de benne), ce qui correspondait, selon le degré de pénétration de la benne (5 à 15 cm), à des volumes de sédiments de 2 à 10 dm³. À la station 6, où les fonds graveleux ne permettaient pas l'emploi de la benne, nous avons utilisé un quadrat de 0,5 m² à l'intérieur duquel toutes les roches et tous les sédiments étaient prélevés sur une profondeur de 10 à 15 cm. Ces

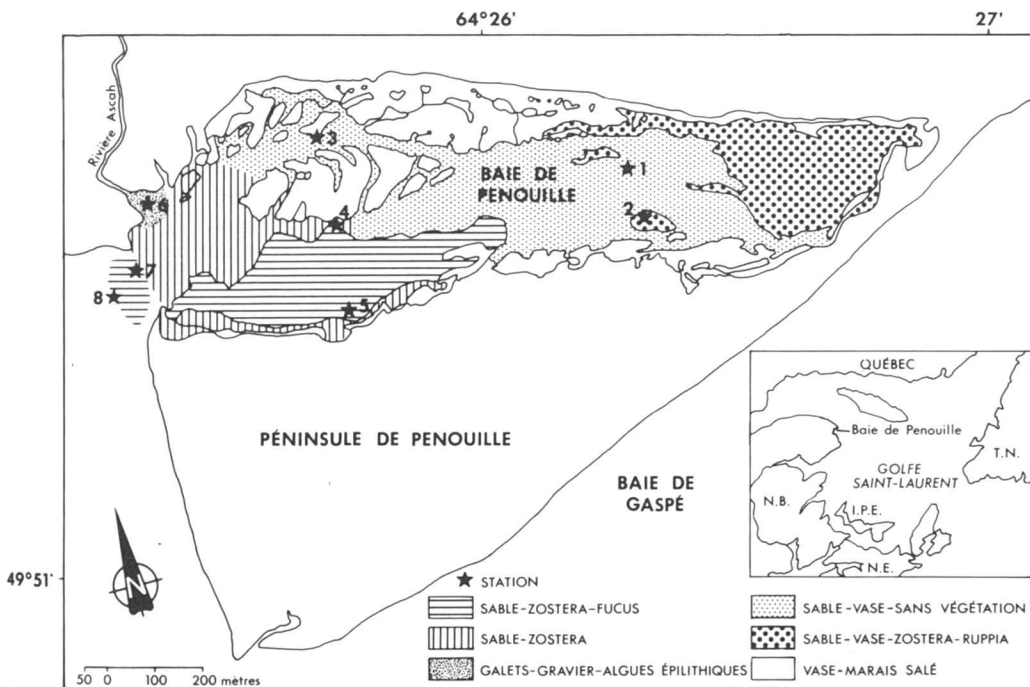


Figure 1. Aire d'étude et stations d'échantillonnage.

méthodes d'échantillonnage permettent d'obtenir des échantillons représentatifs de la macrofaune des milieux intertidaux, car la majorité de ces organismes sont en surface, dans les 5 à 10 premiers centimètres de sédiment; de plus l'échantillonnage à la benne ou avec un quadrat donne sensiblement des représentations similaires du macrobenthos (Lie & Pamatmat, 1965).

Les sédiments étaient tamisés durant la même journée au travers d'une colonne de tamis superposés et jointifs à mailles de 4, 2, 1 et 0,5 mm, la grandeur des mailles du tamis le plus fin assurant une rétention effective de toutes les espèces macrobenthiques et de la majorité des spécimens (Reish, 1959).

ANALYSE NUMÉRIQUE

Des 48 taxons identifiés dans les échantillons, nous en avons retenus 13 pour l'analyse numérique. Les espèces rares (fréquence inférieure à 3 échantillons sur 48) et les espèces suprabenthiques, inadéquatement échantillonnées par nos méthodes, ont été éliminées. Les densités (ind. · m⁻²) de ces 13 espèces épibenthiques et endobenthiques ont donc été regroupées dans une matrice multidimensionnelle (stations-dates-espèces: 8 × 6 × 13) qui a servi de base aux analyses statistiques.

L'indice d'agrégation des populations macrobenthiques a été estimé à l'aide de l'exposant (b) de la loi de Taylor (Taylor, 1961); sa valeur (b = 1,756) témoignait d'une distribution contagieuse des organismes. Afin de stabiliser la variance des abondances entre les différents taxons, la transformation ($X' = X^{1-b/2}$ où b = 1,756) a été appliquée aux données d'abondance brutes (Downing, 1979). Cette transformation a aussi l'avantage d'atténuer l'importance des espèces dominantes par rapport aux espèces plus rares.

La typologie des prélèvements macrobenthiques a été définie en appliquant l'analyse factorielle des correspondances avec la distance du χ^2 (Benzecri, 1973; Hill, 1973) à la matrice des abondances transformées. Cette méthode est supérieure aux autres méthodes d'ordination lorsqu'il s'agit de mettre en évidence la répartition des peuplements en fonction de gradients environnementaux (Gauch *et al.*, 1977). De plus, cette ordination tient compte des deux axes de variations: temporel et spatial. Toutefois, l'amplitude des variations temporelles dans une station étant beaucoup plus faible que celle des variations spatiales observées entre les stations, nous avons opté pour une analyse globale des 48 échantillons en évaluant l'importance de la variabilité spatiale entre les stations en fonction de la position des

centroïdes des groupes d'échantillons de chacune des stations selon les deux axes d'ordination.

La visualisation des groupes d'échantillons et des associations d'espèces obtenus par ordination a été optimisée en calculant la similarité entre les échantillons ou les espèces avec le coefficient de similarité du χ^2 , inverse de la distance du χ^2 (Roux & Reyssac, 1975: S_{21} dans Legendre & Legendre, 1979), qui permet une représentation euclidienne des distances entre les échantillons (mode Q) ou entre les espèces (mode R). Aux matrices de similarité qui en résultaient, nous avons appliqué le modèle de groupement flexible de Lance & Williams (1966) où la valeur du paramètre β a été fixée à $-0,25$ afin de conserver les propriétés euclidiennes de l'espace.

Pour évaluer les effets simples des facteurs du milieu ou des différents taxons dans la structuration des peuplements, nous avons effectué les analyses des tableaux de contingence bidimensionnels (Legendre & Legendre, 1979) entre les groupes d'échantillons et les facteurs du milieu ou les abondances des taxons partitionnées en classes. Ensuite, les effets directs et combinés des facteurs du milieu ou des taxons les plus discriminants ont été évalués par des analyses de contingence tridimensionnelles avec ajustement de modèles log-linéaires (Dixon, 1981; Legendre & Legendre, 1983).

Pour effectuer les analyses de contingence, la matrice des facteurs hydrographiques (pH, température, oxygène, salinité) ainsi que celle des abondances des taxons ont été partitionnées en classes discrètes selon la méthode de

Legendre & Legendre (1983) de façon à maximiser la probabilité du χ^2 de Wilks pour la non-homogénéité des distributions des classes des facteurs ou des taxons parmi les groupes d'échantillons définis par l'analyse des correspondances. Les facteurs édaphiques ont été ordonnés selon les classes texturales de sédiments (1: sable loameux; 2: sable; 3: sable graveleux-graviers; 4: sable grossier) ou selon les groupements végétaux (1: absence de végétation; 2: *Zostera*, 3: *Zostera-Fucus*; 4: algues épilithiques; 5: *Zostera-Ruppia*).

Toutes ces analyses ont été réalisées au moyen des logiciels de la banque de programme R et des progiciels SPSS et BMDP (Nie *et al.*, 1975; Dixon, 1981) du centre de calcul de l'Université de Montréal.

Résultats

SÉDIMENTS ET PHYSICO-CHIMIE

À l'exception des fonds de graviers de la station 6 (dia. moy.: 2 mm), tous les sédiments de la baie de Penouille sont des sables (dia. moy. 0,2 à 0,43 mm; ϕ : 1,3 à 2,4) présentant un gradient ascendant de granulométrie du fond de la baie vers son embouchure (tableau I). La taille moyenne des sables varie d'un minimum de 0,20 mm à la station 1 à un maximum de 0,43 mm à la station 8. À l'embouchure de la baie (stations 7 et 8), plus du tiers des particules ont un diamètre supérieur à 0,50 mm (ϕ : + 1,0); la fréquence des sables grossiers (> 0,5 mm) diminue du centre (19 à 20% aux stations 3, 4 et 5) au fond de la baie

TABLEAU I

Granulométrie des sédiments et caractéristiques hydrographiques¹ à chaque station d'échantillonnage de la baie de Penouille

Stations	Sédiments		Hydrographie			
	Diamètre moyen mm	ϕ	pH	Température (°C)	Oxygène dissous (mg · L ⁻¹)	Salinité (‰)
1	0,20	2,4	8,37 ± 0,52	18,1 ± 2,8	8,6 ± 2,6	21,4 ± 9,5
2	0,30	1,8	8,38 ± 0,37	18,1 ± 2,6	8,6 ± 2,4	20,3 ± 10,7
3	0,35	1,6	8,15 ± 0,21	17,5 ± 1,5	8,7 ± 1,8	22,1 ± 9,9
4	0,36	1,6	8,15 ± 0,10	17,5 ± 1,2	9,0 ± 1,6	20,9 ± 11,1
5	0,39	1,4	8,17 ± 0,09	17,7 ± 1,3	8,6 ± 1,8	20,5 ± 11,3
6	>2,00	< -1	8,12 ± 0,17	15,2 ± 3,4	8,2 ± 2,4	22,5 ± 10,1
7	0,36	1,6	8,17 ± 0,07	16,3 ± 1,5	8,7 ± 1,8	24,1 ± 9,0
8	0,43	1,3	8,12 ± 0,07	16,2 ± 1,6	8,7 ± 1,6	25,0 ± 8,7

¹ Mesures effectuées à marée haute à une profondeur variant entre 0,3 et 1,5 mètres. Les moyennes de pH, température, d'oxygène dissous et de salinité sont assorties de l'écart-type.

jusqu'à un minimum de 8% à la station 1. À l'opposé, au fond de la baie (stations 1 et 2), plus du tiers des particules (respectivement 49 et 33%) sont des sables très fins (< 0,18 mm, ϕ : + 2,5).

D'après le tableau I, le pH, d'environ 8,2, varie peu entre les stations et durant l'été. En moyenne, les eaux du fond de la baie sont légèrement plus chaudes que celles de l'embouchure, bien que le ruissellement dû aux précipitations provoque une baisse de température en août (13,5 à 15°C) dans les stations du centre et du fond de la baie. La teneur en oxygène dissous varie de 8,2 à 9,0 mg · L⁻¹ entre les stations. Finalement, la salinité des eaux semble plus faible (20-22‰) au fond et au centre de la baie qu'à son embouchure (24-25‰). Les apports d'eau de dégel en juin ou de ruissellement à la mi-août provoquent des baisses importantes de la salinité (respectivement 0,7-6‰ et 9-19‰), en particulier au centre et au fond de la baie.

TYPOLOGIE DU MACROBENTHOS

La figure 2 présente l'ordination des échantillons et des taxons produite par l'analyse des correspondances. Les deux premiers axes principaux expliquent respectivement 33 et 19% de la variance. À cette ordination, sont superposées les enveloppes des groupes de prélèvements définis par le groupement flexible (fig. 3). Deux

groupes primaires (I, II) se distinguent selon le deuxième axe. Le groupe I, formé à un niveau de similarité de 0,9949, comprend tous les échantillons de la station 6. Le groupe II englobe tous les échantillons de la baie proprement dite reliés à un niveau de similarité légèrement inférieur ($S_{21} = 0,9940$).

Le deuxième groupe primaire (II) se subdivise en deux groupes secondaires. Le groupe IIa rassemble à un niveau de similarité de 0,9958 la majorité des échantillons du fond et du nord-est de la baie (17 échantillons sur 18 des stations 1, 2 et 3; 3 échantillons de la station 4 et 1 échantillon des stations 5 et 8) et le groupe IIb englobe ($S_{21} = 0,9968$) presque tous les échantillons de l'embouchure (11 sur 12 échantillons des stations 7 et 8) et du centre-sud de la baie (5 échantillons de la station 5, 3 de la station 4 et 1 de la station 3).

Le tableau II présente la composition des peuplements de chacun des groupes d'échantillons. Les peuplements des groupes primaires (I et II) se différencient à la fois par leur densité et leur composition. À l'embouchure du ruisseau Ascah (groupe I), la densité du peuplement est très faible; le crustacé *Jaera marina* y maintient toutefois une population assez abondante en association avec des populations très restreintes du polychète

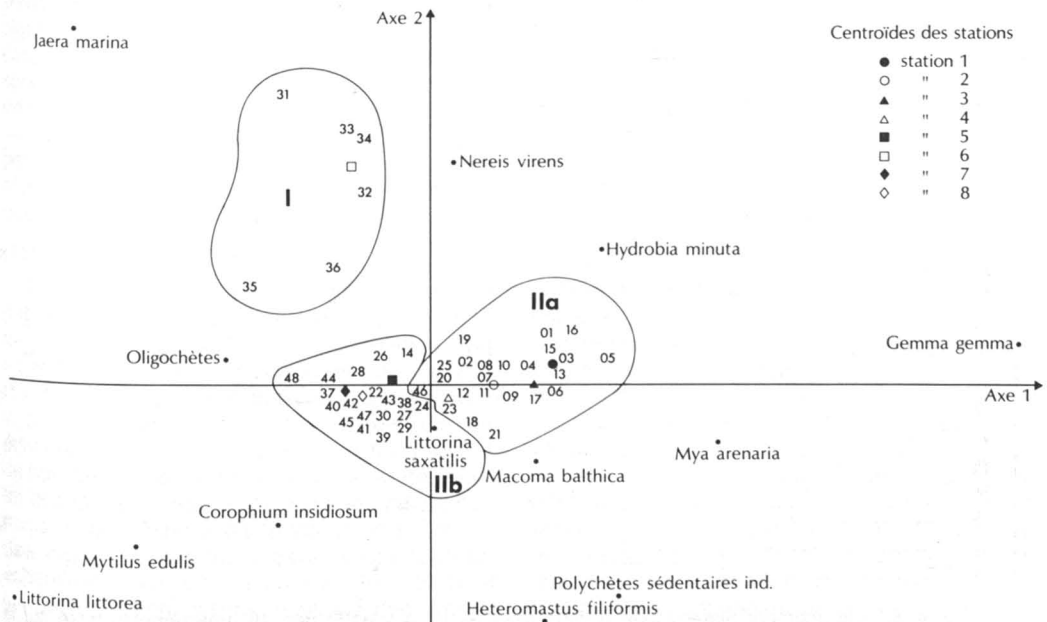


Figure 2. Ordination des prélèvements et des espèces épibenthiques et endobenthiques dans le plan des deux premiers axes d'une analyse de correspondances et superposition du groupement à liens flexibles. Échantillons 1 à 6: station 1; 7 à 12: station 2; 13 à 18: station 3; 19 à 24: station 4; 25 à 30: station 5; 31 à 36: station 6; 37 à 42: station 7; 43 à 48: station 8.

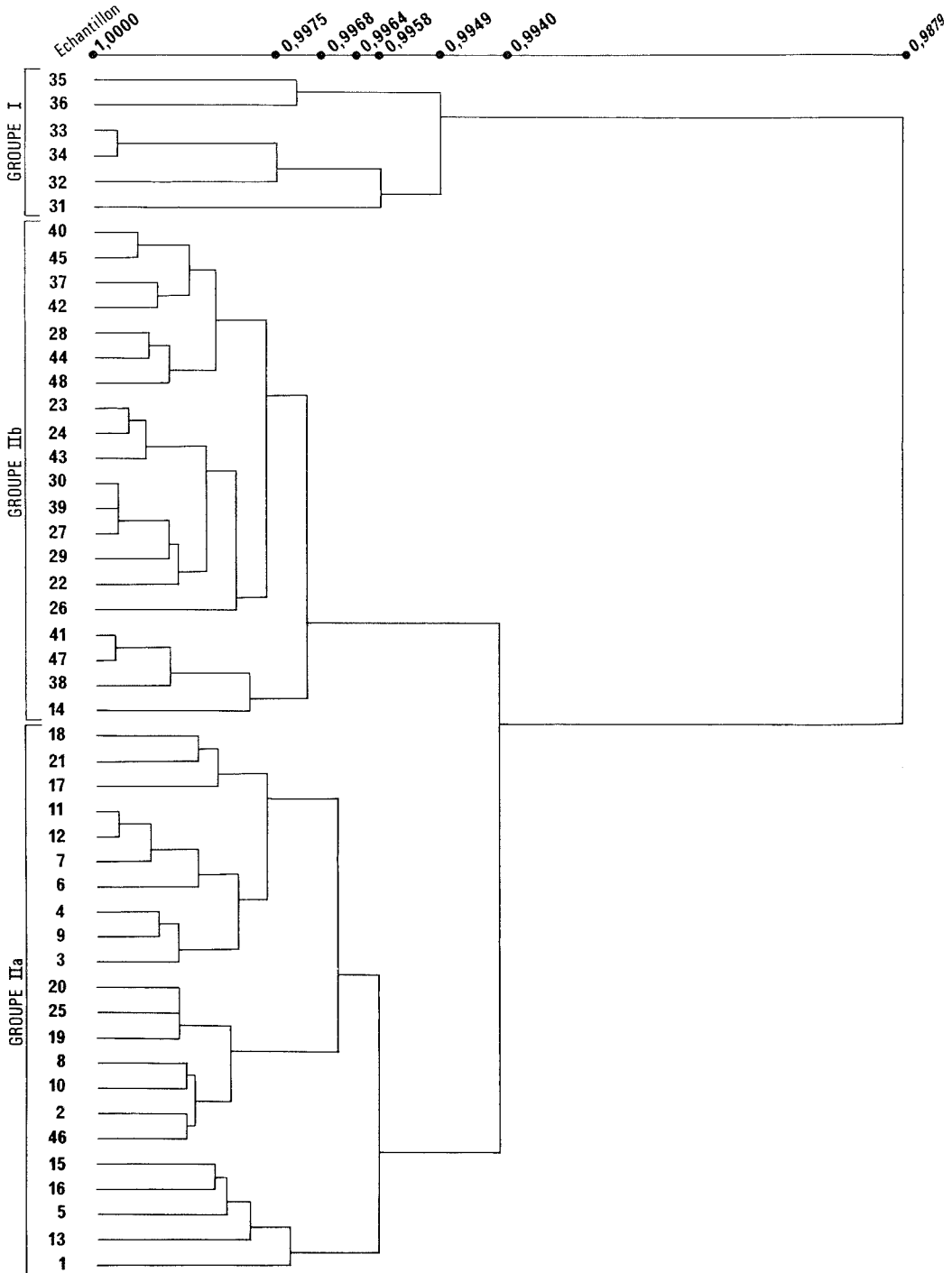


Figure 3. Groupement hiérarchique à liens flexibles ($\beta = -0,25$) des 48 prélèvements basé sur la ressemblance de leurs peuplements épibenthiques et endobenthiques.

Nereis virens et du gastéropode *Hydrobia minuta*. Dans la baie, les peuplements sont beaucoup plus riches en espèces et en nombre d'individus. La macrofaune du fond et du nord-est de la baie (groupe IIa) se distingue par deux caractéristiques: la présence presque exclusive du petit bivalve *Gemma gemma* et la prépondérance du gastéropode *Hydrobia minuta*. À l'opposé, le peuplement de l'embouchure et du centre sud de la baie (groupe IIb) se distingue par l'importance des populations de *Mytilus edulis*. Les contributions absolues des taxons sur les deux premiers axes d'ordination (tableau II) décrivent encore mieux leur rôle dans la structuration des peuplements. Ainsi, sur le premier axe, s'opposent des espèces caractéristiques des deux types de peuplements de la baie: *Gemma gemma* pour le groupe IIa du côté positif de l'axe; *Littorina littorea* et *Jaera marina* pour le groupe IIb du côté négatif de l'axe. Ces espèces, bien que très discriminantes pour la formation des groupes d'échantillons, ne forment pas de fortes populations. Ce premier axe reflète également l'opposition entre les espèces dominantes dans chacun des peuplements de la baie: *Hydrobia minuta* pour le groupe IIa et *Mytilus edulis* pour le groupe IIb. D'autres espèces de plus faible densité jouent également un rôle dans la structuration des peuplements, notamment *Mya arenaria* plus fréquente au fond et au nord-est de la baie. Les autres organismes, en densités moyenne ou faible, qui ont des contributions absolues inférieures à 0,50, ne jouent pas un rôle significatif dans la typologie des peuplements. Le crustacé *Jaera marina* et le polychète *Nereis virens* sont les seuls taxons responsables de l'ordination des échantillons sur le deuxième axe. L'analyse en mode R des associations de taxons (fig. 4) permet seulement de discerner les deux taxocénoses (groupes A et B) correspondant aux deux peuplements de la baie (groupe IIa et IIb).

EFFETS DES FACTEURS DU MILIEU

L'analyse de contingence bidimensionnelle (tableau III) entre la typologie et les facteurs du milieu démontre l'existence d'une relation avec 6 des 7 variables du milieu étudiées. La végétation et le substrat influencent de façon très significative la structure des peuplements. Celle-ci dépend également, mais à un moindre degré, de la salinité, de l'oxygène dissous et de la température. Ainsi, en commençant par les facteurs les plus discriminants, la présence d'une végétation limitée à des algues épilithiques caractérise tous les échantillons du groupe I. Le groupe IIa correspond surtout à des échantillons récoltés à des stations exemptes de végétation ou situées dans un groupement végétal de *Zostera ruppia*; 16 échantillons sur 20 du groupe IIb ont été récoltés dans un groupement végétal de *Zostera marina* associé

à des *Fucus* sp. L'effet de la granulométrie des sédiments est très net; le faciès le plus grossier (galets-sable graveleux) caractérise le groupe I. Plus de la moitié des échantillons du groupe IIa ont été recueillis sur des fonds de sable fin tandis que les échantillons du groupe IIb sont reliés aux fonds de sable moyen ou de sable grossier. L'oxygène dissous s'avère discriminant pour les trois groupes; des teneurs inférieures à $6,4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ caractérisent le peuplement du groupe I; des teneurs supérieures à $8,4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ correspondent à celui du groupe IIa, tandis que des teneurs intermédiaires ($6,7-8,4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) sont reliées au peuplement du groupe IIb. En plus de leur pouvoir discriminant, vis-à-vis des groupes, les divisions adoptées pour la salinité font ressortir les variations saisonnières; le groupe I se caractérise par des salinités supérieures à 24‰ en été et un milieu d'eau douce (0,7‰) au printemps. Les groupes IIa et IIb se dissocient en fonction de leur salinité printanière qui est plus faible au fond de la baie qu'à son embouchure. Finalement, la température de l'eau permet de discerner deux groupes sur trois: les groupes IIa et IIb, les températures maximales de l'eau du fond de la baie étant plus élevées que celles des eaux de l'embouchure.

Pour évaluer simultanément les effets simples et combinés des facteurs du milieu discriminants pour la typologie des échantillons, nous avons testé l'ajustement de modèles log-linéaires aux tableaux de contingence tridimensionnels établis entre les groupes d'échantillons définis par groupement flexible et 4 combinaisons des facteurs du milieu (substrat-végétation, salinité-végétation, oxygène-végétation, température-végétation) (tableau IV). Compte tenu du petit nombre d'échantillons ($N = 48$), il n'a pas été possible d'analyser des tableaux de contingence de dimension supérieure à 3. En pratique, lors de l'ajustement de modèles log-linéaires, on ne considère normalement que les modèles hiérarchiques, c'est-à-dire des modèles où la présence d'un effet d'ordre supérieur (interaction) implique obligatoirement la présence d'effets correspondants d'ordre inférieur (effet simple). Ainsi, la présence de l'interaction (GV): groupement-végétation, exige simultanément celles de (G) et (V); toutefois, dans un but de simplification, les effets simples des facteurs, bien qu'implicitement contenus dans les modèles, n'ont pas été écrits au tableau IV. Parmi tous les modèles ajustés aux données ($P > 0,05$), nous n'avons retenu que ceux qui contiennent les termes d'interaction entre toutes les variables explicatives et, qui acceptent l'hypothèse d'indépendance (H_0) avec le plus grand nombre possible d'effets nuls (Legendre & Legendre, 1983). En conséquence,

TABLEAU II

Densité (\pm écart type), abondance relative (%) des espèces macrobenthiques dans chacun des groupes d'échantillons définis par le groupement flexible¹

	Groupe												Contributions absolues ²	
	I (N = 6)			IIa (N = 22)			IIb (N = 20)			Total (N = 48)			Axe 1	Axe 2
<i>Nereis virens</i>	26,7	± 28,2	13,5	573,1	± 382,7	3,3	637,6	± 306,5	2,3	531,7	± 376,3	2,7	0,02(+)	0,98(+)
<i>Heteromastus filiformis</i>	0	0	0	36,2	± 50,3	0,2	94,8	± 115,3	0,3	56,1	± 87,9	0,3	0,13(+)	0,55(-)
Polychètes sédentaires ind.	0	0	0	32,7	± 59,7	0,2	30,3	± 35,8	0,1	27,6	± 47,2	0,1	0,26(+)	0,36(-)
Oligochètes	2,3	± 4,8	1,2	61,6	± 155,6	0,4	94,6	± 204,6	0,3	67,9	± 169,2	0,4	0,31(-)	0,05(+)
<i>Hydrobia minuta</i>	9,7	± 10,2	4,9	11 726,6	± 6 590,0	67,3	2 714,2	± 3 107,2	10,0	6 506,8	± 6 897,1	33,6	0,69(+)	0,45(+)
<i>Littorina saxatilis</i>	4,0	± 8,8	2,0	2 271,3	± 2 855,6	13,0	5 754,0	± 5 490,8	21,1	3 439,0	± 4 500,7	17,8	0,01(+)	0,17(-)
<i>Littorina littorea</i>	0,3	± 0,8	0,2	32,3	± 114,9	0,2	394,5	± 374,6	1,4	179,2	± 310,7	0,9	1,68(-)	0,48(-)
<i>Mytilus edulis</i>	0,7	± 1,6	0,3	1 106,6	± 4 386,1	6,3	13 803,1	± 16 636,4	50,7	6 258,6	± 12 732,9	32,3	1,38(-)	0,46(-)
<i>Macoma balthica</i>	0	0	0	825,8	± 575,2	4,7	1 226,9	± 823,9	4,5	889,7	± 757,3	4,6	0,23(+)	0,12(-)
<i>Mya arenaria</i>	0	0	0	105,7	± 107,7	0,6	50,5	± 68,0	0,2	69,5	± 91,8	0,4	0,96(+)	0,05(-)
<i>Gemma gemma</i>	0	0	0	205,0	± 438,7	1,2	6,9	± 16,5	0,1	96,9	± 310,2	0,5	2,55(+)	0,01(+)
<i>Jaera marina</i>	153,0	± 110,8	77,4	238,7	± 802,0	1,4	1 353,2	± 1 953,0	5,0	692,4	± 1 466,3	3,6	1,72(-)	2,01(+)
<i>Corophium insidiosum</i>	1,0	± 2,4	0,5	206,7	± 505,1	1,2	1 063,5	± 1 125,7	3,9	538,0	± 912,1	2,8	0,30(-)	0,28(-)
Densité moyenne du peuplement	197,7			17 422,3			27 224,1			19 353,4				
Nombre total de taxons	8			13			13			13				

¹ N: nombre d'échantillons par groupe.

² Contributions absolues des espèces aux deux premiers axes d'ordination de l'analyse des correspondances; (+): contribution du côté positif de l'axe, (-): contribution du côté négatif de l'axe.

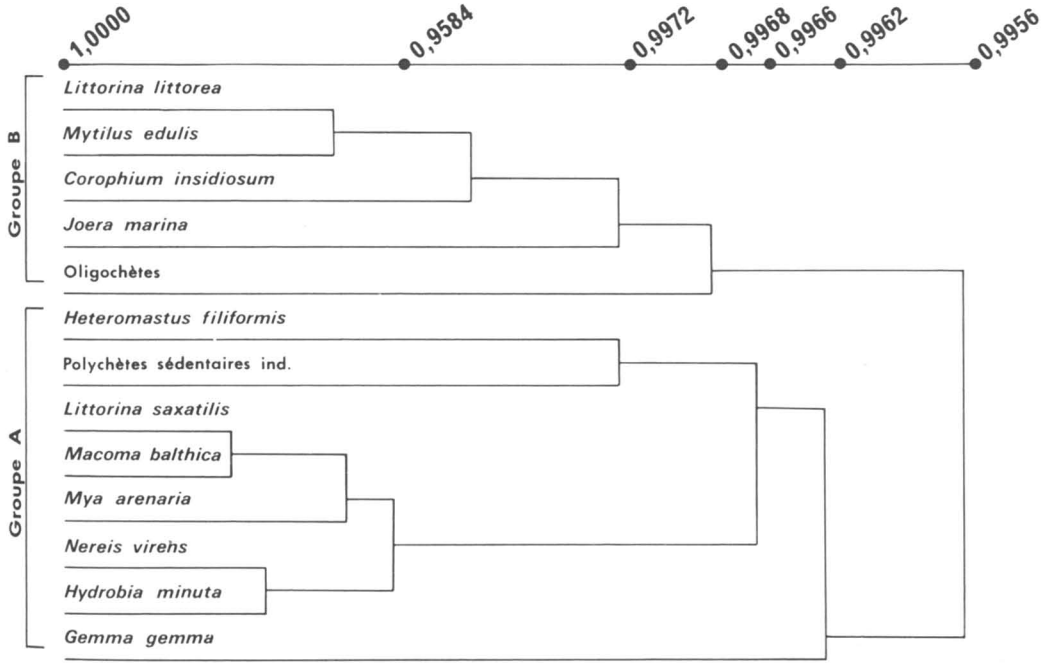


Figure 4. Groupement hiérarchique à liens flexibles ($\beta = -0,25$) des 13 taxons caractéristiques de l'épibenthos et l'endobenthos.

bien que l'ajustement des modèles log-linéaires ait été fait pour l'ensemble des modèles hiérarchiques, nous ne présentons ici que les modèles incluant les termes d'interaction entre les variables explicatives considérées.

Pour le premier tableau de contingence entre la typologie (G) et les facteurs édaphiques (V,S), le modèle 2: $\theta, (G), (V), (S), (GV), (SV)$ est le plus parcimonieux. Les effets directs et combinés des trois autres paires de facteurs (salinité-végétation, oxygène-végétation, température-végétation) sur la typologie du macrobenthos sont aussi décrits par le modèle 2.

EFFETS DES TAXONS

L'analyse de contingence entre la typologie des peuplements et l'abondance des taxons montre que les espèces discriminantes se distribuent dans deux catégories (tableau V). Tout d'abord, celles qui discriminent les trois groupes et présentent un gradient de densité de peuplement. Ainsi la rareté d'*Hydrobia minuta* (28 ind. $\cdot m^{-2}$) caractérise le peuplement du groupe I, des densités moyennes (28-5 478 ind. $\cdot m^{-2}$) celui du groupe IIb et de fortes densités (5 478 ind. $\cdot m^{-2}$) celui du groupe IIa. *Mytilus edulis*, *Littorina saxatilis* et *Corophium insidiosum* suivent le même schéma de variation; leurs populations

sont très faibles à l'embouchure du ruisseau Aschah (respectivement < 4 ind. $\cdot m^{-2}$, < 22 ind. $\cdot m^{-2}$ et < 6 ind. $\cdot m^{-2}$); elles ont des densités intermédiaires au fond de la baie (respectivement 4-802 ind. $\cdot m^{-2}$, 22-1 087 ind. $\cdot m^{-2}$ et 6-696 ind. $\cdot m^{-2}$) et des fortes densités à l'embouchure de la baie (respectivement > 802 ind. $\cdot m^{-2}$, $> 1 087$ ind. $\cdot m^{-2}$ et > 696 ind. $\cdot m^{-2}$). *Jaera marina* est toujours présente dans les échantillons du groupe I avec des densités intermédiaires (87-270 ind. $\cdot m^{-2}$); ce taxon discrimine aussi les deux autres groupes. Les populations sont faibles au fond de la baie (< 87 ind. $\cdot m^{-2}$, groupe IIa) et plutôt élevées au niveau de l'embouchure de la baie (> 270 ind. $\cdot m^{-2}$, groupe IIb).

Les autres espèces discriminent uniquement deux groupes sur trois. *Nereis virens*, *Macoma balthica*, les oligochètes, les autres polychètes et *Heteromastus filiformis* distinguent les 2 groupes primaires (I, II). *Gemma gemma* et *Mya arenaria* caractérisent le peuplement du fond de la baie (groupe IIa) où leurs populations sont bien représentées (respectivement > 58 ind. $\cdot m^{-2}$ et > 26 ind. $\cdot m^{-2}$) en comparaison des groupes I et IIb. Finalement *Littorina littorea* distingue uniquement le groupe IIb (> 14 ind. $\cdot m^{-2}$) des groupes I et IIa (< 14 ind. $\cdot m^{-2}$).

TABLEAU III

Analyse de contingence entre la typologie observée et les facteurs du milieu

Facteurs du milieu	χ^2 ^a	Coefficient ^a de contingence	Coefficient ^a d'asymétrie d'incertitude	Partitions	Groupes		
					I	Ila	Iib
pH	10,94	0,43	0,13	0-8,0	3 ^b (0,300)	5 ^b (0,500)	2 ^b (0,200)
				8,1	0 (0)	3 (0,300)	7 (0,700)
				8,2-8,3	3 (0,120)	11 (0,440)	11 (0,440)
				> 8,3	0 (0)	3 (1,000)	0 (0)
Température de l'eau (°C)	13,09*	0,46	0,18	0,-18,0	6 (0,154)	13 (0,333)	20 (0,513)
				> 18,0	0 (0)	9 (1,000)	0 (0)
Oxygène dissous (mg · L ⁻¹)	24,64***	0,58	0,25	0-6,4	3 (0,750)	1 (0,250)	0 (0)
				6,5-6,6	0 (0)	3 (1,000)	0 (0)
				6,7-8,4	0 (0)	8 (0,364)	14 (0,636)
				> 8,4	3 (0,158)	10 (0,526)	6 (0,316)
Salinité (‰)	39,69***	0,67	0,38	0-0,7	1 (1,000)	0 (0)	0 (0)
				0,8-1,8	0 (0)	5 (1,000)	0 (0)
				1,9-10,6	0 (0)	0 (0)	4 (1,000)
				10,7-23,9	0 (0)	5 (1,000)	0 (0)
				24,0-24,3	2 (1,000)	0 (0)	0 (0)
				> 24,3	3 (0,097)	12 (0,387)	16 (0,516)
Substrat	66,41****	0,76	0,61	Sable loameux	0 (0)	12 (1,000)	0 (0)
				Sable	0 (0)	9 (0,375)	15 (0,625)
				Galet-Sable graveleux	6 (1,000)	0 (0)	0 (0)
				Sable grossier	0 (0)	1 (0,167)	5 (0,833)
Végétation	76,78****	0,78	0,70	Absence	0 (0)	11 (0,917)	1 (0,083)
				<i>Zostera</i>	0 (0)	3 (0,500)	3 (0,500)
				<i>Zostera-Fucus</i>	0 (0)	2 (0,111)	16 (0,889)
				Algues	6 (1,000)	0 (0)	0 (0)
				<i>Zostera-Ruppia</i>	0 (0)	6 (1,000)	0 (0)
					0,125	*0,458*	*0,417*

^a Tableaux de contingence bidimensionnels^b Cardinalité des cases

() Probabilité conditionnelle

* 0,05 ≥ P > 0,01; ** 0,01 ≥ P > 0,001; *** 0,001 ≥ P > 0,0001; **** P ≤ 0,0001

- Probabilité significative

... Probabilité inconditionnelle

Deux ou trois modèles log-linéaires illustrent les effets simples et combinés des espèces dominantes et caractéristiques sur la structuration des peuplements (tableau VI). Selon ces modèles, *Hydrobia minuta* est l'espèce la plus discriminante en regard de la typologie d'origine, car l'effet simple (GH) de cette espèce est toujours différent de zéro. Comme le suggèrent Legendre & Legendre (1983), nous avons retenu, au seuil de probabilité de 0,01, comme modèles les plus parcimonieux parmi les modèles ajustés, ceux dont la statistique du χ^2 de Wilks était la plus petite et qui retenaient

le plus grand nombre possible d'effets nuls, soient les modèles 2 et 3. Selon le modèle 2, la structure des peuplements dépend de l'effet simple d'*Hydrobia minuta* (GH) et de l'effet combiné dû à l'interaction entre ce mollusque et d'autres taxons: *Mytilus edulis* (MH), *Littorina saxatilis* (LH), *Corophium insidiosum* (CH). Selon le modèle 3, la structure des peuplements dépend uniquement des effets simples d'*Hydrobia minuta* (GH) et d'autres taxons: *Nereis virens* (GN), *Jaera marina* (GJ), *Mya arenaria* (GM), *Gemma gemma* (GE) et *Littorina littorea* (GL).

TABLEAU IV

Modèles log-linéaires ajustés aux tableaux de contingence tridimensionnels entre la typologie du macrobenthos et différentes paires de facteurs du milieu

Modèles Nbre de cellules (G, S, V = 3, 4, 5)	Ho: Effets = 0	Groupement-Substrat-Végétation		
		dl	χ^2w	Prob.
1) \emptyset , (GS), (GV), (SV)	(GSV)	1	<0,01	0,9936
2) \emptyset , (GV), (SV)*	(GSV), (GS)	2	1,74	0,4180
3) \emptyset , (GS), (SV)	(GSV), (GV)	2	11,15	0,0038
4) \emptyset , (GV)	(GSV), (GS), (SV), (S)	24	95,28	0,0000
5) \emptyset , (GS)	(GSV), (GV), (SV), (V)	24	99,11	0,0000
Modèles Nbre de cellules (G, C, V = 3, 6, 5)	Ho: Effets = 0	Groupement-Salinité-Végétation		
		dl	χ^2w	Prob.
1) \emptyset , (GC), (GV), (CV)	(GCV)	0	<0,01	1,0000
2) \emptyset , (GV), (CV)*	(GCV), (GC)	6	9,27	0,1591
3) \emptyset , (GC), (CV)	(GCV), (GV)	8	39,46	0,0000
4) \emptyset , (GV)	(GCV), (GC), (CV), (C)	40	99,99	0,0000
5) \emptyset , (GC)	(GCV), (GV), (CV), (V)	32	81,92	0,0000
Modèles Nbre de cellules (G, O, V = 3, 4, 5)	Ho: Effets = 0	Groupement-Oxygène-Végétation		
		dl	χ^2w	Prob.
1) \emptyset , (GO), (GV), (OV)	(GOV)	1	0,81	0,3682
2) \emptyset , (GV), (OV)*	(GOV)	4	3,33	0,5039
3) \emptyset , (GO), (OV)	(GOV), (GV)	12	46,66	0,0000
4) \emptyset , (GV)	(GOV), (GO), (OV), (O)	24	58,87	0,0001
5) \emptyset , (GO)	(GOV), (GV), (OV), (V)	32	86,23	0,0000
Modèles Nbre de cellules (G, T, V = 3, 2, 5)	Ho: Effets = 0	Groupement-Température-Végétation		
		dl	χ^2w	Prob.
1) \emptyset , (GT), (GV), (TV)	(GTV)	0	<0,001	1,000
2) \emptyset , (GV), (TV)*	(GTV), (GT)	3	7,68	0,0531
3) \emptyset , (GT), (TV)	(GTV), (GV)	8	57,66	0,0000
4) \emptyset , (GV)	(GTV), (GT), (TV), (T)	8	37,16	0,0000
5) \emptyset , (GT)	(GTV), (GV), (TV), (V)	16	77,98	0,0000

Tous les modèles sont hiérarchiques; par exemple, le modèle 4 = \emptyset , GV correspond à \emptyset , (G), (V), (GV); * modèles ajustés; dl: degré de liberté; χ^2w : chi-carré de Wilks; Prob.: probabilité d'acceptation de Ho; seuil d'acceptation: $P \geq 0,05$; G: groupement, V: végétation, S: substrat, C: salinité, O: oxygène dissous, T: température; GV, GS, GC, GO, GT: interaction entre un facteur et la typologie; SV, CV, OV, TV: interaction de deux facteurs; GSV, GCV, GOV, GTV: interaction de trois facteurs.

Discussion et conclusion

STRUCTURE DU MACROBENTHOS

La structure générale de la macrofaune épibenthique et endobenthique de la baie de Penouille (tableau II), caractérisée par la prédominance des mollusques (*Hydrobia minuta*, *Mytilus edulis*, *Littorina saxatilis*, *Macoma balthica*) associés à des crustacés (*Jaera marina*, *Corophium insidiosum*) et à des polychètes (*Nereis virens*) s'apparente à celle des peuplements lagunaires euryhalins

et des sables vaseux à mode calme de l'anse de la Malbaie dans la baie des Chaleurs (Ledoyer, 1971) ainsi qu'à celle des peuplements lagunaires des Îles-de-la-Madeleine (Doyon *et al.*, 1976; Bourget & Messier, 1983). Ce type d'association (mollusques-polychètes-crustacés) est caractéristique des biocoenoses benthiques des étages intertidaux, sous l'influence des courants de marée, le long de la côte de la Nouvelle-Angleterre (Dexter, 1947; Sanders *et al.*, 1962; Young & Rhoads, 1971) et de l'île-du-Prince-Édouard (Hughes & Thomas, 1971 a, b).

TABLEAU V

Analyse de contingence entre la typologie des peuplements et les espèces macrobenthiques

Espèces	χ^2_a	Coefficient ^a de contingence	Coefficient ^a asymétrique d'incertitude	Partitions	Groupes		
					I	IIa	IIb
<i>Nereis virens</i>	46,24****	0,70	0,44	0-80,0	<u>6^b(0,750)</u>	<u>1^b(0,125)</u>	<u>1 (0,125)</u>
				81,0-811,6	0 (0)	<u>17 (0,567)</u>	<u>13 (0,433)</u>
				811,7-1101,4	0 (0)	0 (0)	<u>6 (1,000)</u>
				> 1101,4	0 (0)	<u>4 (1,000)</u>	0 (0)
<i>Heteromastus filiformis</i>	15,30****	0,49	0,20	0	<u>6 (0,300)</u>	<u>9 (0,450)</u>	<u>5 (0,250)</u>
				1-188,4	0 (0)	<u>13 (0,542)</u>	<u>11 (0,458)</u>
				> 188,4	0 (0)	0 (0)	<u>4 (1,000)</u>
Polychètes séd.	18,18****	0,52	0,22	0	<u>6 (0,261)</u>	<u>8 (0,348)</u>	<u>9 (0,391)</u>
				1-21,7	0 (0)	<u>9 (0,818)</u>	<u>2 (0,182)</u>
				21,8-101,4	0 (0)	<u>3 (0,250)</u>	<u>9 (0,750)</u>
				> 101,4	0 (0)	<u>2 (1,000)</u>	0 (0)
Oligochètes	23,17****	0,57	0,22	0	<u>4 (0,182)</u>	<u>13 (0,591)</u>	<u>5 (0,227)</u>
				1-12,0	<u>2 (1,000)</u>	0 (0)	0 (0)
				> 12,0	0 (0)	<u>9 (0,375)</u>	<u>15 (0,625)</u>
<i>Hydrobia minuta</i>	76,52****	0,78	0,69	0-28,0	<u>6 (1,000)</u>	0 (0)	0 (0)
				28,1-5478,3	0 (0)	<u>4 (0,174)</u>	<u>19 (0,826)</u>
				> 5478,3	0 (0)	<u>18 (0,947)</u>	<u>1 (0,053)</u>
<i>Littorina saxatilis</i>	51,93**	0,72	0,45	0-22,0	<u>6 (0,857)</u>	<u>1 (0,143)</u>	0 (0)
				22,1-1087,0	0 (0)	<u>12 (0,857)</u>	<u>2 (0,143)</u>
				> 1087,0	0 (0)	<u>9 (0,333)</u>	<u>18 (0,667)</u>
<i>Littorina littorea</i>	29,73****	0,62	0,36	0-14,5	<u>6 (0,207)</u>	<u>20 (0,690)</u>	<u>3 (0,103)</u>
				> 14,5	0 (0)	<u>2 (0,105)</u>	<u>17 (0,895)</u>
<i>Mytilus edulis</i>	45,59****	0,70	0,55	0-4,0	<u>6 (0,429)</u>	<u>8 (0,571)</u>	0 (0)
				4,1-801,7	0 (0)	<u>13 (0,812)</u>	<u>3 (0,187)</u>
				> 801,7	0 (0)	<u>1 (0,056)</u>	<u>17 (0,944)</u>
<i>Macoma balthica</i>	48,00****	0,71	0,38	0	<u>6 (1,000)</u>	0 (0)	0 (0)
				> 1	0 (0)	<u>22 (0,524)</u>	<u>20 (0,476)</u>
<i>Mya arenaria</i>	24,96****	0,58	0,34	0-25,9	<u>6 (0,400)</u>	0 (0)	<u>9 (0,600)</u>
				> 25,9	0 (0)	<u>22 (0,667)</u>	<u>11 (0,333)</u>
<i>Gemma gemma</i>	31,31****	0,63	0,42	0-8,6	<u>6 (0,231)</u>	<u>3 (0,115)</u>	<u>17 (0,654)</u>
				8,7-58,0	0 (0)	<u>4 (0,571)</u>	<u>3 (0,429)</u>
				> 58,0	0 (0)	<u>15 (1,000)</u>	0 (0)
<i>Jaera marina</i>	37,47****	0,66	0,42	0-87,0	<u>2 (0,080)</u>	<u>20 (0,800)</u>	<u>3 (0,120)</u>
				87,1-270,0	<u>4 (0,500)</u>	0 (0)	<u>4 (0,500)</u>
				> 270,0	0 (0)	<u>2 (0,133)</u>	<u>13 (0,867)</u>
<i>Corophium insidiosum</i>	31,18****	0,63	0,35	0-6,0	<u>6 (0,429)</u>	<u>7 (0,500)</u>	<u>1 (0,071)</u>
				6,1-695,7	0 (0)	<u>14 (0,636)</u>	<u>8 (0,364)</u>
				> 695,7	0 (0)	<u>1 (0,083)</u>	<u>11 (0,917)</u>
					0,125	*0,458*	*0,417*

^a Statistiques associées au tableau de contingence SPSS^b Cardinalité des cages

() Probabilité conditionnelle

* 0,05 $\geq P > 0,01$; ** 0,01 $\geq P > 0,0001$; *** 0,001 $\geq P > 0,0001$; **** $P \leq 0,0001$

— Probabilité significative

... Probabilité inconditionnelle

EFFETS DES FACTEURS DU MILIEU

D'après Young & Wadley (1979) et Jumars & Eckman (1982), la répartition de la macrofaune benthique ne se conforme pas à un simple patron de distribution relié à un gradient environnemental spécifique. Plusieurs facteurs du milieu (abiotiques: granulométrie, profondeur, degré d'exposition aux vagues et aux courants de marée, salinité, température; biotiques: végétation, interrelations synécologiques entre les organismes) peuvent être mis en relation avec la structure des peuplements (Gray, 1974; Tourtelotte & Dauer, 1983; Maurer & Aprill, 1979; Dauer *et al.*, 1984).

L'analyse de contingence bidimensionnelle (tableau III) indique une relation avec la plupart des variables mesurées, mais, seule l'analyse de contingence multidimensionnelle avec l'ajustement de modèles log-linéaires permet de montrer que la structure des peuplements de la baie de

Penouille est fortement reliée à la structure de la végétation aquatique ainsi qu'aux interactions entre ce facteur biotique et d'autres facteurs abiotiques de nature édaphique (substrat) ou océanographiques (salinité, oxygène dissous, température). Bien que le faible nombre de stations limite l'interprétation des résultats, il semblerait que les patrons spatiaux observés puissent s'expliquer par un modèle de circulation (de l'ouest vers le nord-est) et de mélange des eaux (eaux salées au sud et apports d'eau douce au nord) dans la baie ainsi que par la fréquence et l'intensité des fluctuations de salinité, d'oxygénation et de température aux différents endroits. Les différences de substrat et de végétation pourraient aussi découler de ce modèle.

L'importance particulière des facteurs édaphiques (végétation-substrat) pour la structure des peuplements de la baie de Penouille appuie

TABLEAU VI

Modèles log-linéaires ajustés aux tableaux de contingence tridimensionnels entre la typologie du macrobenthos et les espèces dominantes et caractéristiques de chacun des peuplements¹

Espèces	Modèles	Ho: Effets = 0	df	$\chi^2 w$	Prob. ($\alpha = 0,01$)
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Mytilus edulis</i>	1) \emptyset , (GM), (GH), (MH)	(GMH)	0	0	1,0000
	2) \emptyset , (GH), (MH)	(GMH), (GM)	2	7,93	0,0189*
	3) \emptyset , (GH), (GM)	(GMH), (MH)	3	10,94	0,0121
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Littorina saxatilis</i>	1) \emptyset , (GL), (GH), (LH)	(GLH)	2	0,15	0,9298
	2) \emptyset , (GH), (LH)	(GLH), (GL)	2	1,15	0,5622*
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Nereis virens</i>	1) \emptyset , ((GN), (GH), (NH)	(GNH)	0	0,09	1,0000
	2) \emptyset , (GH), (NH)	(GHN), (GN)	4	10,87	0,0280
	3) \emptyset , (GN), (GH)	(GNH), (NH)	4	8,46	0,0761*
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Jaera marina</i>	1) \emptyset , (GJ), (GH), (JH)	(GJH)	0	1,04	1,0000
	2) \emptyset , (GH), (JH)	(GJH), (GJ)	3	7,43	0,0594
	3) \emptyset , (GH), (GJ)	(GJH), (JH)	3	5,30	0,1509*
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Mya arenaria</i>	1) \emptyset , (GM), (GH), (HM)	(GMH)	0	0,07	1,0000
	3) \emptyset , (GH), (GM)	(GMH), (MH)	1	0,33	0,5632*
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Gemma gemma</i>	1) \emptyset , (GH), (GE), (EH)	(GEH)	1	0,41	0,5229
	3) \emptyset , (GH), (GE)	(GEH), (EH)	3	3,80	0,2840*
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Corophium insidiosum</i>	1) , (GC), (GH), (CH)	(GCH)	1	1,60	0,2056
	2) , (GH), (CH)	(GCH), (GC)	3	3,10	0,3759*
	3) , (GC), (GH)	(GCH), (CH)	4	8,23	0,0836
<i>Hydrobia minuta</i> <i>Littorina littorea</i>	1) , (GH), (GL), (LH)	(GLH)	1	1,21	0,2706
	2) , (GH), (LH)	(GLH), (GL)	2	6,91	0,0316
	3) , (GH), (GL)	(GLH), (LH)	2	5,30	0,0706*

¹ Seuls les modèles ajustés sont présentés (Ho acceptée).

* Modèles les plus parcimonieux.

l'idée développée par Blanc *et al.* (1976) selon laquelle les facteurs édaphiques du milieu ont beaucoup plus d'influence sur la composition faunistique dans l'étage intertidal. Les effets directs et indirects de la végétation des marais salés sur la faune d'invertébrés marins sont bien documentés par Kraeuter & Wolf (1974); la présence d'halophytes fournit un substrat stabilisé, un site de nutrition et de protection contre la prédation.

L'importance des variations à petite échelle des facteurs du milieu pour la répartition des organismes macrobenthiques a déjà été montrée en zone profonde par Stephenson *et al.* (1970) et Davis & VanBlaricom (1978). Notre étude démontre en plus que, même dans des baies très petites comme celle de Penouille et en l'absence de gradient bathymétrique, les discontinuités et les variations au niveau de l'intensité ou de la nature de l'un des facteurs écologiques du milieu ou au niveau des interactions entre ces facteurs, influencent la structure des peuplements macrobenthiques.

ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES ET DOMINANTES

L'amensalisme entre les groupes trophiques (Rhoads & Young, 1970; Rhoads, 1974), c'est-à-dire la ségrégation spatiale entre les détritivores et les sestonophages en fonction de la stabilité et de la granulométrie des sédiments, semble confirmé par nos observations. Ainsi, du fond de la baie vers le centre (groupe IIa), une association caractéristique de sables fins et bien assortis (diamètre moyen: 0,20-0,36 mm, déviation quartile: 0,13-0,16) est dominée par un détritivore, *Hydrobia minuta*, tandis que de l'embouchure de la baie vers le centre (groupe IIb), une association caractéristique de sables moyens et grossiers (diamètre moyen: 0,36-0,43 mm, déviation quartile: 0,11-0,35) est dominée par un suspensivore, *Mytilus edulis*. Ces variations, dans la structure trophique des peuplements benthiques, sont liées à la granulométrie des sédiments (Grange, 1977), mais elles seraient aussi induites par la dynamique des courants (Maurer & Aprill, 1979); ainsi, dans l'étage intertidal où la remise en suspension des sédiments est surtout causée par les courants de marée (Sanders, 1958), les organismes sestonophages préfèrent particulièrement les substrats à granulométrie voisine ou supérieure à 0,27 mm.

Les analyses de contingence bidimensionnelle et l'application des modèles log-linéaires (tableau VI) indiquent que *Hydrobia minuta* est l'espèce la plus discriminante pour les peuplements de la baie de Penouille. Ce gastéropode se développe généralement bien sur les substrats de sable fin (0,13-0,25 mm) de l'étage intertidal des baies et des ports de la côte est du Canada et des États-

Unis (Bourget & Messier, 1983; Sanders *et al.*, 1962) en association avec le bivalve sestonophage *Gemma gemma*. Une analyse de régression multiple indique que dans la baie de Penouille, les facteurs édaphiques (végétation: $R^2 = 20\%$, substrat: $R^2 = 20\%$) et les facteurs océanographiques (en particulier la température: $R^2 = 24\%$) expliquent 64% des variations dans l'abondance d'*Hydrobia minuta* ($F = 15,29$; $P < 0,001$).

Mytilus edulis caractérise ainsi la structure des peuplements de la baie de Penouille mais beaucoup moins que le gastéropode dominant *Hydrobia minuta*. Ce bivalve filtreur est caractéristique des zones subtidales et polyhalines (Dauer *et al.*, 1984; Bourget & Messier, 1983) où il peuple les substrats de sable moyen (0,25 mm) (respectivement 184-249 ind. $\cdot m^{-2}$ et 324 ind. $\cdot m^{-2}$). Dans les substrats plus grossiers comme dans la baie de Penouille, sa densité de peuplement est beaucoup plus élevée (10 580 à 69 779 ind. $\cdot m^{-2}$), ce qui pourrait être interprété comme un des effets de l'influence marine plus prononcée dans ce biotope, les courants de marée et la granulométrie des sédiments y favorisant l'apport et la fixation des juvéniles. Toutefois, l'ensemble des facteurs du milieu étudiés dans la baie de Penouille n'expliquent pas de façon significative les variations de cette espèce ($R^2 = 21\%$; $F = 2,21$; $P = 0,071$); seule la salinité présente une corrélation simple significative ($R^2 = 0,36$; $P = 0,01$) avec l'abondance de ce filtreur.

Parmi les autres espèces discriminantes, caractéristiques d'un des groupes d'échantillons qui influencent directement (effet simple) ou indirectement (effet combiné) (tableau VI) la structure des peuplements, seulement deux espèces, *Gemma gemma* et *Jaera marina*, présentent des variations d'abondances significativement reliées aux variations des facteurs du milieu (respectivement $R^2 = 25\%$, $F = 2,89$, $P = 0,025$ et $R^2 = 42\%$, $F = 6,03$, $P < 0,01$). L'abondance de *Gemma gemma* est surtout inversement reliée à la granulométrie des sédiments ($r = 0,47$; $P = 0,007$). À Penouille, cette espèce affectionne les sables fins (0,13-0,16 mm); ailleurs sur la côte est des États-Unis, on la retrouve avec la même densité dans la baie Delaware sur des sédiments de sables moyens (0,18-1,30 mm; Maurer & Aprill, 1979) ou sur des sédiments à granulométrie beaucoup plus variable (0,126-0,49 mm; Dexter, 1969); au Canada, elle est en densité beaucoup plus grande dans les sédiments de sable fin bien classé (0,26 mm) de la baie de la Grosse Île (Bourget & Messier, 1983). L'abondance de *Jaera marina* est plus élevée dans la zone écotone; elle dépend surtout du type de végétation (algues épilithiques: $r = 0,44$, $P = 0,014$).

Remerciements

Nous désirons remercier le Prof. Pierre Legendre pour ses judicieux conseils lors de l'analyse multidimensionnelle des tableaux de contingence. Cette étude a été réalisée à partir de données recueillies dans le cadre d'un contrat de recherche effectué en 1976 par le Centre de recherches écologiques de Montréal (CREM) pour Parcs Canada. Les algorithmes d'analyses informatiques du programme de logiciels R ont été programmés par M. Alain Vaudor, analyste au laboratoire du Prof. P. Legendre. Mlle Diane Bourgouin, secrétaire au Département de sciences biologiques, a dactylographié le texte et les tableaux et Mlle Claudette Blanchard, secrétaire au CREM, a réalisé les figures. À tous, nous adressons nos sincères remerciements.

Références

- BENZECRI, J. P. (éd.), 1973. L'analyse des données, Tome II: l'analyse des correspondances. — Paris, Dunod, 619 p.
- BLANC, F. P., CHARDY, A. LAUREC & J. P. REYS, 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. — *Mar. Biol.*, 35: 49-67.
- BOURGET, E. & D. MESSIER, 1983. Macrobenthic density, biomass and fauna of intertidal and subtidal sand in a Magdalen Island Lagoon, Gulf of St. Lawrence. — *Can. J. Zool.*, 61: 2509-2518.
- BUCHANAN, J. B. & J. M. KAIN, 1971. Measurement of the physical and chemical environment. — Pages 30-51 in N. A. Holme & A. D. McIntyre. IBP Handbook no. 16. Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publ., Oxford and Edinburgh, 334 p.
- BURTON, J., C. LAVERDIÈRE, M. TIPHANE, J.-P. BEAUMONT, P. MOUSSEAU, N. DAVID, B. PINEL-ALLOUL, G. MÉTHOT, D. TURCOTTE-PARÉ & G. PARÉ, 1976. Étude d'impact d'utilisation au parc national Forillon. — Rapport d'étape préparé pour Parcs Canada par le Centre de recherches écologiques de Montréal, Univ. Montréal, 104 p.
- BURTON, J., M. TIPHANE, C. LAVERDIÈRE, G. MILLETTE, J.-P. BEAUMONT, P. MOUSSEAU, N. DAVID, B. PINEL-ALLOUL, G. MÉTHOT, A. AHMAD, G. PARÉ & D. TURCOTTE-PARÉ, 1978. Étude d'impact d'utilisation au parc national Forillon. Tome I: Caractérisation du secteur de Penouille. — Rapport préparé pour Parcs Canada par le Centre de recherches écologiques de Montréal, Univ. Montréal, 687 p.
- DAUER, D. M., T. L. STOKES, H. R. BARKER, R. M. EWING & J. W. SOURBEER, 1984. Macrobenthic communities of the lower Chesapeake Bay. 4. Bay wide transects and the inner continental shelf. Benthic studies of the Lower Chesapeake Bay. — *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 69: 1-22.
- DAVIS, N. & G. R. VANBLARICOM, 1978. Spatial and temporal heterogeneity in a sand bottom epifaunal community of invertebrates in shallow water. — *Limnol. Oceanogr.*, 23: 417-427.
- DEXTER, R. W., 1947. The marine communities of a tidal inlet at Cape Ann, Massachusetts: a study in bio-ecology. — *Ecol. Monogr.*, 17: 262-294.
- DEXTER, R. W., 1969. Structure of an intertidal sandy-beach community in North Carolina. — *Chesapeake Sci.*, 10: 93-98.
- DIXON, W. J. (ed.), 1981. BMDP statistical software 1981. — University of California Press, Los Angeles, p. 143-208.
- DOWNING, J. A., 1979. Aggregation, transformation, and the design of benthos sampling programs. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 36: 1454-1463.
- DOYON, D., G. MÉTHOT, & R. McNEIL, 1976. Les îles-de-la-Madeleine: la faune d'invertébrés benthiques des lagunes et leur importance pour les oiseaux de rivage. — PIREDIM: Programme intégré de recherches en écologie dynamique aux îles-de-la-Madeleine. Rapport de recherche du Centre de recherches écologiques de Montréal (CREM) et du Centre de recherches en sciences de l'environnement (CERSE) pour l'Office de planification et de développement du Québec (OPDO), 181 p.
- GAUCH, H. G., R. G. WHITTAKER & T. R. WENTWORTH, 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. — *J. Ecol.*, 69: 135-152.
- GRANGE, K. R., 1977. Littoral benthos-sediment relationships in Manukaw Harbour, New Zealand. — *N.Z. J. mar. freshw. Res.*, 11: 111-123.
- GRAY, J. S., 1974. Animal-sediment relationships. — *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 12: 223-261.
- HILL, M. O., 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. — *J. Ecol.*, 61: 237-249.
- HUGHES, R. N. & M. L. H. THOMAS, 1971a. The classification and ordination of shallow-water benthic samples from Prince Edward Island, Canada. — *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 7: 1-39.
- HUGHES, R. N. & M. L. H. THOMAS, 1971b. Classification and ordination of benthic samples from Bedeque Bay, an estuary in Prince Edward Island, Canada. — *Mar. Biol.*, 10: 227-235.
- HUGHES, R. N., D. L. PEER & K. N. MANN, 1972. Use of multivariate analysis to identify functional components of the benthos in St. Margaret's Bay Nova Scotia. — *Limnol. Oceanogr.*, 17: 111-122.
- JUMARS, P. A. & J. E. ECKMAN, 1982. Spatial structure within deep-sea benthic communities. — Pages 399-451 in Rowe, G.T. (ed.). Deep-sea Biology, 560 p.
- KRAEUTER, J. N. & P. L. WOLF, 1974. The relationship of marine macroinvertebrates to salt marsh plants. Ecology of halophytes. — Reimold rueen, Academic Press, Inc., New York & London, p. 449-462.
- LANCE, G. N. & W. T. WILLIAMS, 1966. A generalized sorting strategy for computer classifications. — *Nature, Lond.*, 212: 218.
- LEDOYER, M., 1971. Le peuplement des sables térigènes dans la baie des Chaleurs (golfe du Saint-Laurent) comparé à celui de la Méditerranée occidentale. — *Naturaliste can.*, 98: 851-886.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques.

- Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, 276 p.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1983. Partitioning ordered variables into discrete states for discriminant analysis of ecological classifications. — *Can. J. Zool.*, 61: 1002-1010.
- LIE, U. & M. M. PAMATMAT, 1965. Digging characteristics and sampling efficiency of the 0,1 m² Van Veen grab. — *Limnol. Oceanogr.*, 10: 379-384.
- MAURER, D. & G. APRILL, 1979. Intertidal benthic invertebrates and sediments stability at the mouth of Delaware Bay. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 64: 379-403.
- NIE, N. H., C. H. HULL, J. C. JENKINS, K. STEINBRENNER & D. H. BENT, 1975. SPSS statistical package for the social sciences, 2nd edition. — McGraw Hill Book Co., 675 p.
- REISH, D. J., 1959. A discussion on the importance of screen size in washing of quantitative marine bottom samples. — *Ecology*, 40: 307-309.
- RHOADS, D. C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. — *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 12: 263-300.
- RHOADS, D. C. & D. K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. — *J. mar. Res.*, 28: 150-170.
- ROUX, M. & J. REYSSAC, 1975. Essai d'application au phytoplancton marin de méthodes statistiques utilisées en phytosociologie terrestre. — *Annls Inst. Océanogr.*, 51: 89-97.
- SANDERS, H. L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. — *Limnol. Oceanogr.*, 3: 245-258.
- SANDERS, H. L., E. M. GOUDSMITH, E. L. MILLS & G. E. HAMPSON, 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. — *Limnol. Oceanogr.*, 7: 63-79.
- SIEGEL, S., 1956. Non parametric statistics for the behavioral sciences. — McGraw Hill, New York, 312 p.
- STEPHENSON, W., W. T. WILLIAMS & G. N. LANCE, 1970. The macrobenthos of Moreton Bay. — *Ecol. Monogr.*, 40: 459-494.
- TAYLOR, L. R., 1961. Aggregation, variance, and the mean. — *Nature, Lond.*, 189: 732-735.
- THOMAS, M. L. H., 1970. Studies on the benthos of Bideford River, Prince Edward Island. — Ph.D. thesis, Dalhousie Univ., Halifax (Nova Scotia), 362 p.
- TOURTELOTTE, G. H. & D. M. DAUER, 1983. Macrobenthic communities of the lower Chesapeake Bay. II. Lynnhaven Roads, Lynnhaven Bay, Broad Bay et Linkhorn Bay. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 68: 59-72.
- YOUNG, D. K. & D. C. RHOADS, 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. I. A transect study. — *Mar. Biol.*, 11: 242-254.
- YOUNG, P. C. & V. A. WADLEY, 1979. Distribution of shallow-water epibenthic macrofauna in Moreton Bay Queensland, Australia. — *Mar. Biol.*, 53: 83-97.

LES DIATOMÉES (BACILLARIOPHYCEAE) BENTHIQUES DE SUBSTRATS
DURS DES EAUX MARINES ET SAUMÂTRES DU QUÉBEC. 6.
NAVICULALES: CYMBELLACEAE ET GOMPHONEMACEAE¹

L. BÉRARD-TERRIAULT, A. CARDINAL

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

et

M. POULIN

Musée national des sciences naturelles
Division de la botanique, Ottawa (Ontario) K1A 0M8

Résumé

Cet article porte sur deux familles des Naviculales: les Cymbellaceae représentés par 32 taxons appartenant aux genres *Amphora* Ehrenberg et *Cymbella* Agardh et les Gomphonemaceae avec 9 taxons du genre *Gomphonema* Ehrenberg. Une nouvelle espèce du genre *Amphora* est décrite. La description des taxons est accompagnée de références, d'illustrations en microscopie optique ou en microscopie électronique à balayage, de données biométriques et d'informations sur la répartition régionale.

Abstract

This paper deals with two families of the Naviculales: the Cymbellaceae represented by 32 taxa belonging to the genera *Amphora* Ehrenberg and *Cymbella* Agardh and the Gomphonemaceae represented by 9 taxa of the genus *Gomphonema* Ehrenberg. A new species of *Amphora* is described. Descriptions of taxa are supplemented with selected references, micrographs taken with the light or scanning electron microscope, biometric data and regional distributions.

Introduction

Les Cymbellaceae sont représentées sur les côtes marines et estuariennes du Québec (fig. 1) par 32 taxons, soit 27 pour le genre *Amphora* et 5 pour le genre *Cymbella*, alors que les Gomphonemaceae le sont par 9 taxons appartenant au genre *Gomphonema*.

Déjà en 1897, Peragallo écrivait: «Les *Amphora* sont actuellement le cauchemar du diatomiste et il est à craindre qu'il n'en soit longtemps ainsi.» Plusieurs travaux ont porté sur la classification de ces espèces et leur distinction générique. En 1895, Cleve a proposé pour le genre *Amphora* l'utilisation de sous-genres caractérisés surtout par la forme du frustule et des valves, l'ornementation des bandes connectives, la position du raphé et le type de stries. Par la suite, la

plupart des auteurs ont adopté cette terminologie. Patrick & Reimer (1975) ont étudié surtout des espèces dulcicoles appartenant aux sous-genres *Amphora* et *Halamphora*, et ont suggéré l'addition de critères nouveaux dont ceux reliés au type de raphé et aux structures connexes pour distinguer *Amphora* de *Cymbella*.

L'utilisation intensive de la microscopie électronique a permis de mieux définir la structure de ces espèces. Archibald & Barlow (1983) de même que Schoeman & Archibald (1979) fournissent des explications détaillées à propos du frustule d'*Amphora* et Gotoh (1980) traite en profondeur des bandes connectives. Krammer (1980), dans une révision importante du sous-genre *Amphora*, illustre bien la structure complexe de ce genre et définit clairement les distinctions entre *Amphora* et *Cymbella*. Quant au genre *Cymbella*, Cox (1977) a montré des variations considérables de structure entre des espèces appartenant aux trois sous-genres d'alors, et les travaux intensifs

¹ Contribution au programme du GIROQ (Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec).

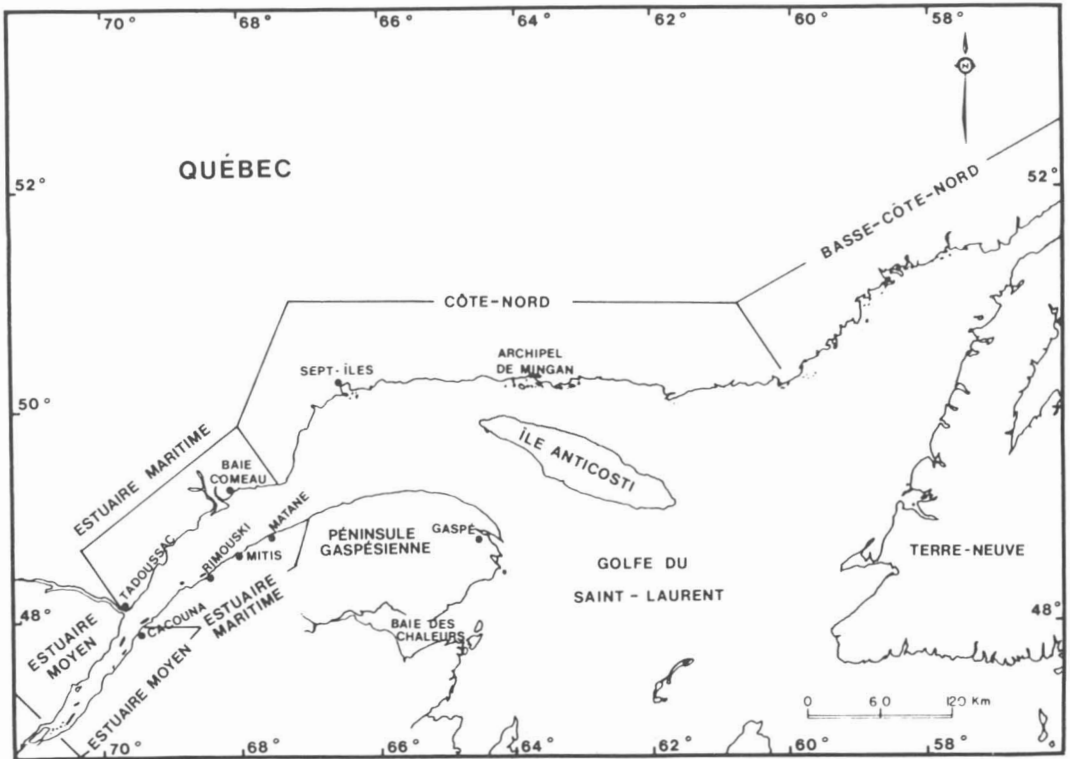


Figure 1. Carte présentant les limites des régions maritimes du Québec.

de Krammer (1979, 1981, 1982a et b) sur la morphologie de *Cymbella* ont permis de redéfinir les sous-genres *Cymbella* et *Encyonema* et d'en inclure un nouveau, *Cymbopleura* (Krammer, 1982c). John (1982) discute des affinités entre certaines espèces du sous-genre *Cymbella*.

Plusieurs espèces ont été bien documentées; mentionnons entre autres les travaux de Archibald & Schoeman (1984, 1985), John (1981, 1983), Kingston *et al.* (1980), Schoeman & Archibald (1978, 1984a et b), Schoeman *et al.* (1986) et Sullivan (1979), relatifs à des espèces appartenant en majorité aux sous-genres *Amphora* et *Halamphora*. Toutefois, faute de données nouvelles sur les autres sous-genres, plus particulièrement sur les espèces marines, la classification de Cleve est toujours utilisée. Récemment, Karayeva *et al.* (1984) faisaient le point des connaissances acquises sur la morphologie du frustule d'*Amphora*, ainsi que sur les critères utilisés pour distinguer *Amphora* de *Cymbella*. Il en ressort clairement la nécessité de standardiser la terminologie et de poursuivre les travaux de microscopie électronique essentiels à une bonne compréhension de ces genres.

Quant au Gomphonemaceae, les travaux de Cleve (1894), Hustedt (1930), Cleve-Euler (1955), Patrick & Reimer (1975) ont toujours cours. De nombreux auteurs ont toutefois apporté des précisions sur plusieurs taxons de cette famille; mentionnons entre autres les travaux de Dawson (1972, 1973, 1974), Lange-Bertalot (1980), Germain & Le Cohu (1981), Compère (1981), Stoermer & Ladewski (1982), Booth (1984), Kociolek & Rosen (1984), Krammer & Lange-Bertalot (1985).

Matériel et méthodes

L'aire échantillonnée et la méthodologie expérimentale sont explicitées dans Poulin *et al.* (1984). L'information taxonomique est présentée pour 41 espèces et variétés à l'aide de descriptions complètes et illustrées. La synonymie a été le plus souvent vérifiée dans VanLandingham (1967-1979). L'ensemble des collections et des préparations microscopiques est pour l'instant conservé au laboratoire d'A. Cardinal à l'Université Laval. Les données biométriques qui apparaissent sous chacun des taxons reposent sur le nombre

d'individus mesurés. L'abréviation MEB signifie microscope électronique à balayage.

Taxonomie

Ordre Naviculales

Famille Cymbellaceae

Valves asymétriques selon l'axe apical.

Genre *Amphora* Ehrenberg ex Kützing

Frustules dont les deux valves réunies selon un angle variable, ne sont pas parallèles. Ceinture du côté ventral du frustule moins développée que celle du côté dorsal. Bandes connectives présentes ou absentes, ornementées ou non. Valves asymétriques dont le plan du raphé et celui du résiduum sont séparés par une aire hyaline très étroite, mais distincte. Raphé excentrique, plus près de la marge ventrale, et reposant généralement sur une « crête axiale siliceuse » [*siliceous flap*, Schoeman & Archibald (1978); *ledge*, Krammer (1980); Archibald & Barlow (1983); *axial fold*, Karayeva et al. (1984)] plus ou moins large. Extrémités distales et proximales du raphé généralement courbées du côté dorsal. Présence ou absence de bandeau ou de stauros. Stries de nature très variable.

Sous-genre *Amphora*

Frustules elliptiques; extrémités tronquées. Absence de bandes connectives. Valves à apex indistinctement capités. Raphé droit ou biarqué, reposant sur une crête siliceuse. Aire axiale étroite. Stries généralement constituées de segments ou de ponctuations distinctes.

Amphora libyca Ehrenberg
(fig. 2-4)

Krammer (1980), p. 209, fig. 4, 12-20. *Amphora ovalis* var. *libyca* (Ehrenberg) Cleve (Cleve, 1895, p. 104). *A. ovalis* var. *affinis* (Kützing) Van Heurck ex De Toni (Patrick & Reimer, 1975, p. 69, pl. 13, fig. 3,4).

Frustules plus ou moins largement elliptiques. Valves à faces dorsale régulièrement convexe, et ventrale droite ou très faiblement concave; extrémités plutôt obtuses. Raphé biarqué. Aire centrale rectangulaire et uniquement présente sur la face ventrale. Stries dorsales segmentées, parallèles au centre devenant radiant vers les extrémités, interrompues au centre de la valve créant ainsi une aire hyaline étroitement allongée. Stries ventrales courtes, absentes au niveau de l'aire centrale, parallèles puis convergentes aux extrémités.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur		Stries en 10 μ m	
			Valve	Dorsales	Ventrales	
53	12-52 μ m	8-16 μ m	3-10,5 μ m	13-18	12-16	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; Anticosti; péninsule gaspésienne; baie des Chaleurs (très commun).

Amphora pediculus (Kützing) Grunow
(fig. 7)

Schoeman & Archibald (1978), fig. 1-39. Krammer (1980), p. 214, fig. 38-40, 42, 47, 48. *Amphora ovalis* var. *pediculus* (Kützing) Van Heurck (Van Heurck, 1880-1885, p. 59, pl. 1, fig. 6,7). *A. perpusilla* (Grunow) Grunow (Patrick & Reimer, 1975, p. 70, pl. 13, fig. 8-11).

Frustules elliptiques. Valves à faces dorsale régulièrement convexe et ventrale droite ou légèrement concave; extrémités obtuses. Raphé biarqué. Aire centrale rectangulaire s'étendant presque jusqu'à la marge du côté dorsal. Stries dorsales parallèles au centre de la valve et progressivement radiant vers les extrémités; présence d'une ou deux stries écourtées au centre. Stries ventrales courtes et radiant, absentes au niveau de l'aire centrale et devenant convergentes aux extrémités.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur		Stries en 10 μ m	
			Valve	Dorsales	Ventrales	
2	16-18 μ m	10 μ m	5 μ m	15-17	16-19	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud (très rare).

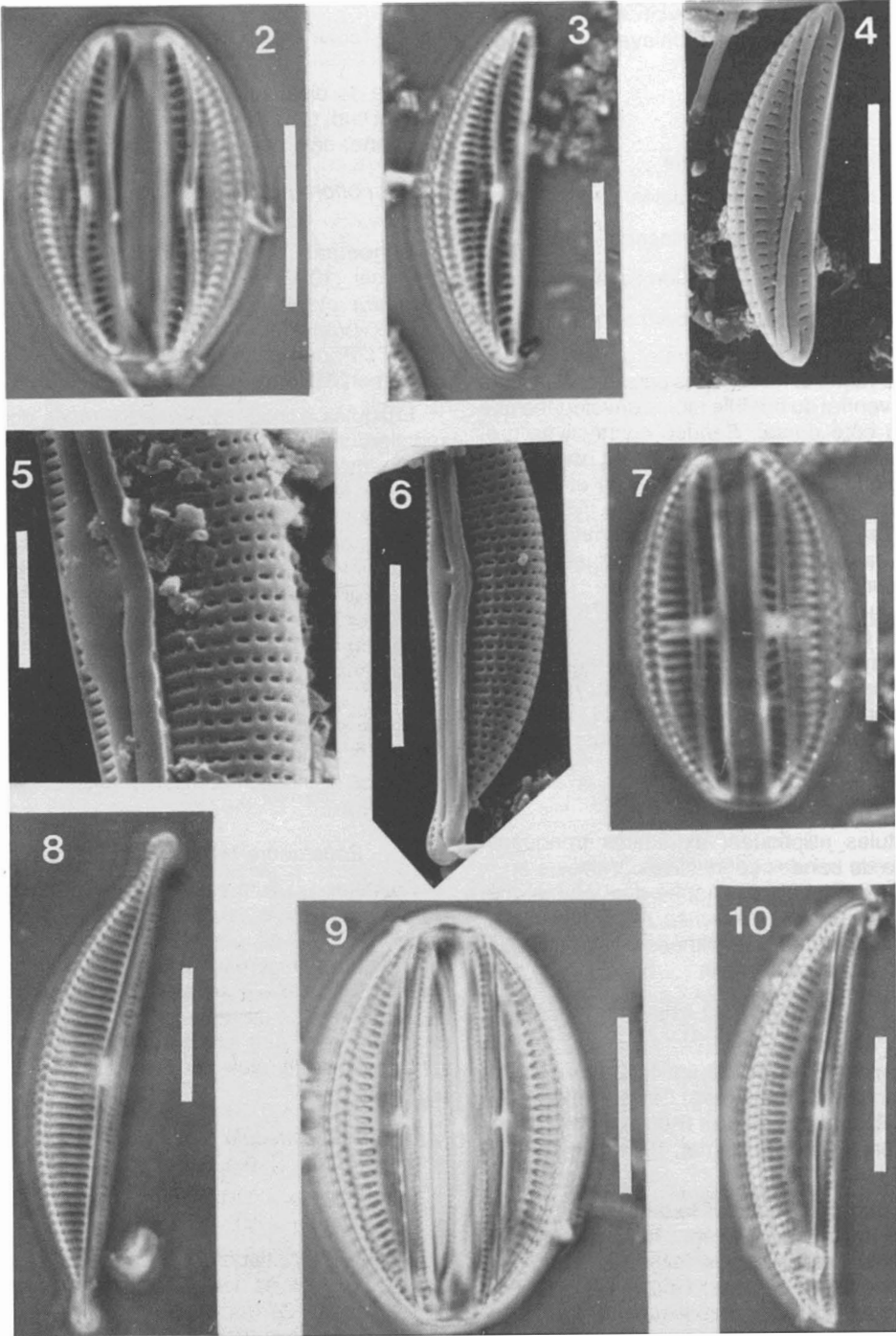
Sous-genre *Halamphora* Cleve

Frustules de forme elliptique ou lancéolée. Bandes connectives nombreuses et distinctement ponctuées. Valves possédant des apex proéminents et souvent rostrés. Raphé droit reposant sur une crête axiale siliceuse bien développée de part et d'autre du raphé et souvent plus large du côté dorsal. Aire axiale étroite. Stries dorsales et ventrales plus ou moins distinctement ponctuées.

Amphora acutiuscula Kützing var. *acutiuscula*
(fig. 5,6,8)

Cleve (1895), p. 121. Patrick & Reimer (1975), p. 77, pl. 14, fig. 9,10.

Frustules elliptiques; extrémités tronquées. Bandes connectives nombreuses et distinctement ponctuées (18-24 ponctuations/10 μ m). Valves étroites à marge dorsale régulièrement convexe, et à marge ventrale très légèrement renflée en son centre. Apex capités. Aire centrale présente uniquement sur la face ventrale. Crête axiale siliceuse s'élargissant de part et d'autre du nodule central. Stries dorsales plus ou moins distinctement ponctuées (16-20 ponctuations/10 μ m), pa-



Figures 2-10. Figures 2-4. *Amphora libyca* (fig. 2, frustule; fig. 3, valve; fig. 4 MEB, vue externe, valve). Figures 5, 6, 8. *Amphora acutiuscula* (fig. 5 MEB, vue externe, centre; fig. 6 MEB, vue externe, demi-valve; fig. 8, valve). Figure 7. *Amphora pediculus*, frustule. Figures 9, 10. *Amphora australiensis* (fig. 9, frustule; fig. 10, valve). Échelles: 5 μ m (fig. 5), 10 μ m (fig. 2-4, 6-10).

rallèles au centre de la valve et progressivement radiant vers les extrémités. Stries ventrales plus denses et interrompues au centre de la valve.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur		Stries en 10 μ m	
			Valve	Dorsales	Ventrales	
17	23-56 μ m	13-15 μ m	5-7,5 μ m	13-16	21-24	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord (rare).

Amphora australiensis John
(fig. 9-11)

John (1981), p. 41, fig. 1-18. John (1983), p. 148, pl. 61, fig. 4-6.

Frustules elliptiques; extrémités aplaties. Nombreuses bandes connectives finement ponctuées (25-27 ponctuations/10 μ m). Valves à face dorsale régulièrement convexe et à face ventrale droite sauf aux apex qui sont légèrement courbés ventralement. Raphé droit ou légèrement biarqué. Présence d'une « pellicule siliceuse » (*siliceous flange*) qui recouvre une partie des stries dorsales à la marge de la valve. Aire centrale réduite à une très petite zone dépourvue de stries sur la face ventrale. Stries dorsales ponctuées, radiant, n'occupant que la partie externe de la valve, laissant vers l'intérieur une aire hyaline semi-lancéolée. Stries ventrales courtes, absentes du centre de la valve et légèrement plus denses que les dorsales.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur		Stries en 10 μ m	
			Valve	Dorsales	Ventrales	
17	17-59 μ m	14-22 μ m	6-11 μ m	13-20	17-22	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord (rare).

Discussion: Malgré des variations biométriques sensibles, nous associons ce taxon au *A. australiensis*. Le fait qu'il n'ait été observé qu'à une seule station réduit considérablement la variabilité morphologique chez cette espèce.

Amphora coffeiformis (Agardh) Kützing var.
coffeiformis
(fig. 12-14)

Cleve (1895), p. 120. Patrick & Reimer (1975), p. 78, pl. 14, fig. 11, 12. Archibald & Schoeman (1984), p. 86, fig. 1-34, 45, 46, 49, 50, 61-66, 100-152, 160-162.

Frustules étroitement lancéolés; extrémités rostrées. Nombreuses bandes connectives finement ponctuées (30 ponctuations et plus/10 μ m). Valves étroites, à marge dorsale convexe ou faiblement concave au centre, et à marge ventrale droite ou faiblement arquée. Apex nettement capités. Aire axiale très étroite; aire centrale développée du côté ventral seulement. Raphé droit s'éloignant graduellement de la marge ventrale, des extrémités vers le centre. Stries dorsales

indistinctement ponctuées, parallèles au centre et légèrement radiant vers les extrémités; stries ventrales plus denses et interrompues au centre. Au MEB, les stries dorsales sont constituées d'une double rangée de ponctuations disposées en quinconce, alors que les ventrales sont formées soit d'une rangée simple de ponctuations soit d'une double rangée comme les stries dorsales.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur		Stries en 10 μ m	
			Valve	Dorsales	Ventrales	
66	17-50 μ m	9-13 μ m	4-7 μ m	14-21	22-27	

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rives sud et nord; Côte-Nord; Basse-Côte-Nord; Anticosti; baie des Chaleurs (très commun).

Amphora coffeiformis var. *borealis*
(Kützing) Cleve
(fig. 15-19)

Cleve (1895), p. 121.

Se distingue de la variété nominale par des frustules de taille nettement plus réduite, des bandes connectives moins finement ponctuées (23-30 ponctuations/10 μ m), des valves très étroites, des apex légèrement rostrés ainsi que des stries ventrales plus denses, indistinctes en microscopie optique. Ce taxon présentait également à l'occasion une strie centrale écourtée.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur		Stries en 10 μ m	
			Valve	Dorsales	Ventrales	
25	8-21 μ m	5-7 μ m	2-3 μ m	17-20	32	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; Basse-Côte-Nord; Anticosti; péninsule gaspésienne; baie des Chaleurs (rare).

Amphora eunotia var. *gigantea* (Grunow) Cleve
(fig. 39, 44)

Cleve (1895), p. 122. John (1983), p. 150, pl. 62, fig. 1, 2.

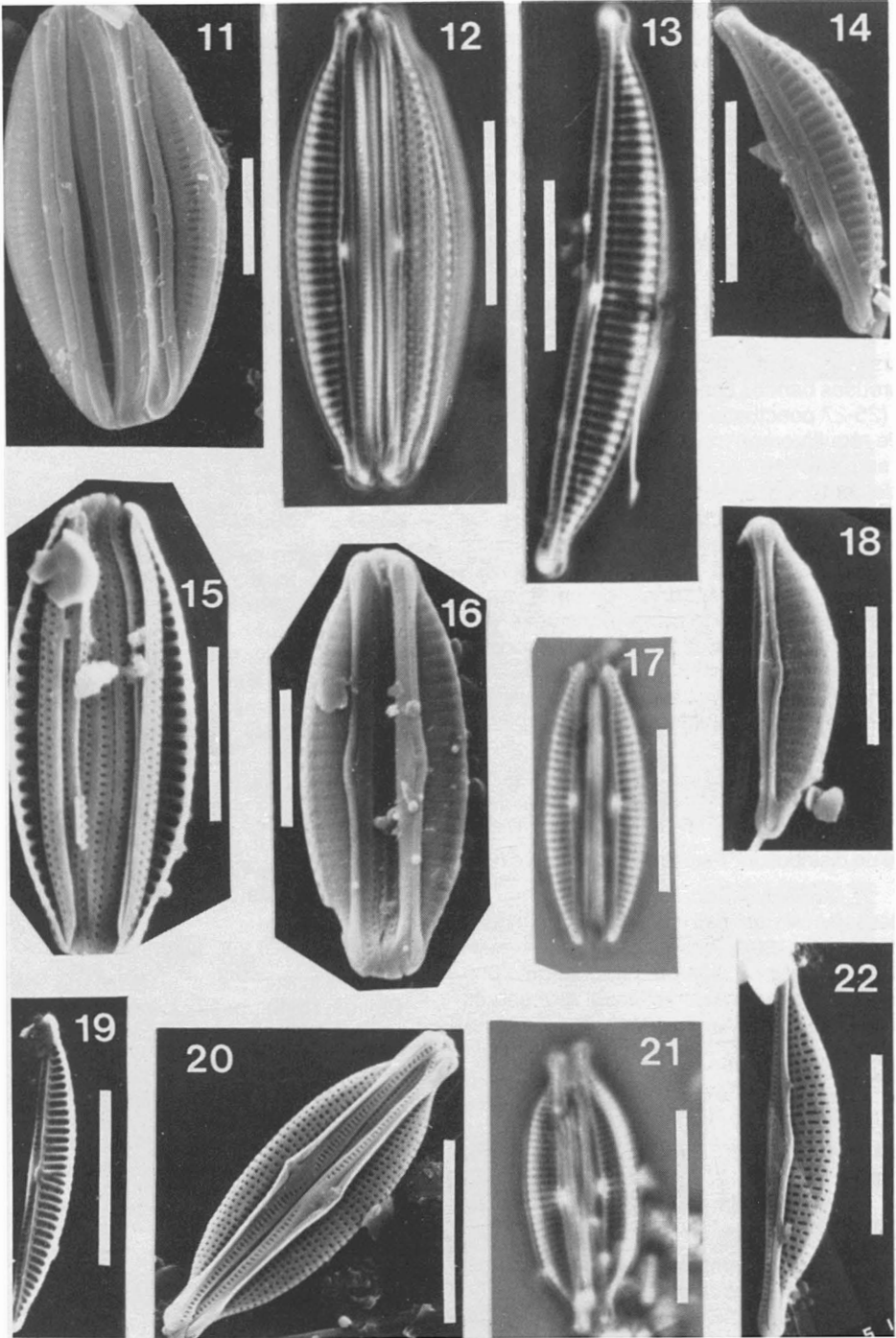
Valves semi-lancéolées, apex légèrement rostrés et courbés ventralement. Raphé droit. Aire centrale réduite, plus large du côté dorsal. Stries ventrales et dorsales grossièrement ponctuées (8-10 ponctuations/10 μ m), parallèles au centre et radiant aux extrémités.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10 μ m	
			Dorsales	Ventrales
5	74-90 μ m	10-14 μ m	8-10	10-12

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (très rare).

Amphora exigua Gregory
(fig. 43)

Cleve (1895), p. 123. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 230, pl. 50, fig. 30, 31. Cleve-Euler (1953), p. 99, fig. 686e.



Figures 11-22. Figure 11. *Amphora australiensis*, MEB, vue externe, frustule. Figures 12-14. *Amphora coffeiformis* (fig. 12, frustule; fig. 13, valve; fig. 14 MEB, vue externe, valve). Figures 15-19. *Amphora coffeiformis* var. *borealis* (fig. 15 MEB, vue interne, frustule; fig. 16 MEB, vue externe, frustule; fig. 17, frustule; fig. 18 MEB, vue externe, valve; fig. 19 MEB, vue interne, valve). Figures 20-22. *Amphora tenerrima* (fig. 20 MEB, vue externe, frustule; fig. 21, frustule; fig. 22 MEB, vue externe, valve). Échelles: 5 μ m (fig. 16, 18), 10 μ m (fig. 15, 17, 19-22).

Frustules lancéolés; extrémités très faiblement rostrées. Bandes connectives nombreuses et finement ponctuées (17-21 ponctuations/10 μ m). Valves étroites à marges dorsale régulièrement convexe et ventrale droite. Apex plus ou moins distinctement capités. Aire centrale petite et rectangulaire. Stries dorsales indistinctement ponctuées, parallèles au centre et légèrement radiant aux extrémités. Stries ventrales plus denses, parallèles, absentes au centre, devenant radiant aux apex.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
22	15-37 μ m	9-11 μ m	4-6 μ m	11-15	18-22

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; Côte-Nord; Anticosti; baie des Chaleurs (rare).

Amphora holsatica Hustedt var. *holsatica*
(fig. 23-32)

Hustedt (1930), p. 345, fig. 633. Cleve-Euler (1953), p. 99, fig. 688. Gotoh (1978), p. 30, pl. 5, fig. 60,61. John (1983), p. 151, pl. 62, fig. 6.

Frustules plus ou moins largement elliptiques; extrémités larges et aplaties. Bandes connectives nombreuses et distinctement ponctuées (14-16 ponctuations/10 μ m). Valves de forme semi-lancéolée à semi-elliptique dont la marge dorsale peut présenter une légère concavité au centre; apex distinctement rostrés et légèrement courbés ventralement. Aire axiale nettement plus large sur la face ventrale de la valve. Aire centrale petite, se prolongeant parfois en une aire hyaline rectangulaire du côté dorsal. Stries dorsales grossièrement ponctuées (9-11 ponctuations/10 μ m), parallèles au centre et radiant aux extrémités. Stries ventrales courtes, radiant, interrompues au niveau de l'aire centrale et plus denses que les dorsales.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
54	28-69 μ m	13-20 μ m	8-12 μ m	10-16	14-20

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (commun).

Discussion: Les spécimens observés montrent une forte variabilité quant à la morphologie de la valve; ils diffèrent également par la présence d'une petite aire centrale bien définie sur la face dorsale de la valve et un nombre de stries légèrement supérieur sur la face ventrale. La variabilité de ces caractères n'a pas été mise en évidence par Hustedt (1930), mais il nous apparaît que nos spécimens s'apparentent davantage à ce taxon qu'à *Amphora costata* W. Smith qui possède entre autres une taille beaucoup plus grande et un nombre de stries nettement inférieur.

Amphora interrupta Heiden & Kolbe
(fig. 33-36)

Heiden & Kolbe (1928), p. 638, pl. 1, fig. 6.

Frustules petits et elliptiques; extrémités très faiblement tronquées. Bandes connectives ornées de grosses ponctuations (8-10 ponctuations/10 μ m). Valves très étroites et semi-elliptiques, à marge ventrale généralement droite. Apex sub-rostrés et recourbés ventralement. Aire axiale rectiligne apparaissant plus large du côté ventral. Aire centrale dilatée du côté dorsal en un étroit stauros. Stries dorsales grossièrement ponctuées, de parallèles à légèrement radiant, recouvertes en majeure partie par une pellicule siliceuse qui laisse voir seulement la première rangée de ponctuations près du raphé. Aucune strie du côté ventral.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
23	12-27 μ m	8-13 μ m	4-5 μ m	12-16	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; Anticosti; péninsule gaspésienne (rare).

Amphora tenerrima Aleem & Hustedt
(fig. 20-22)

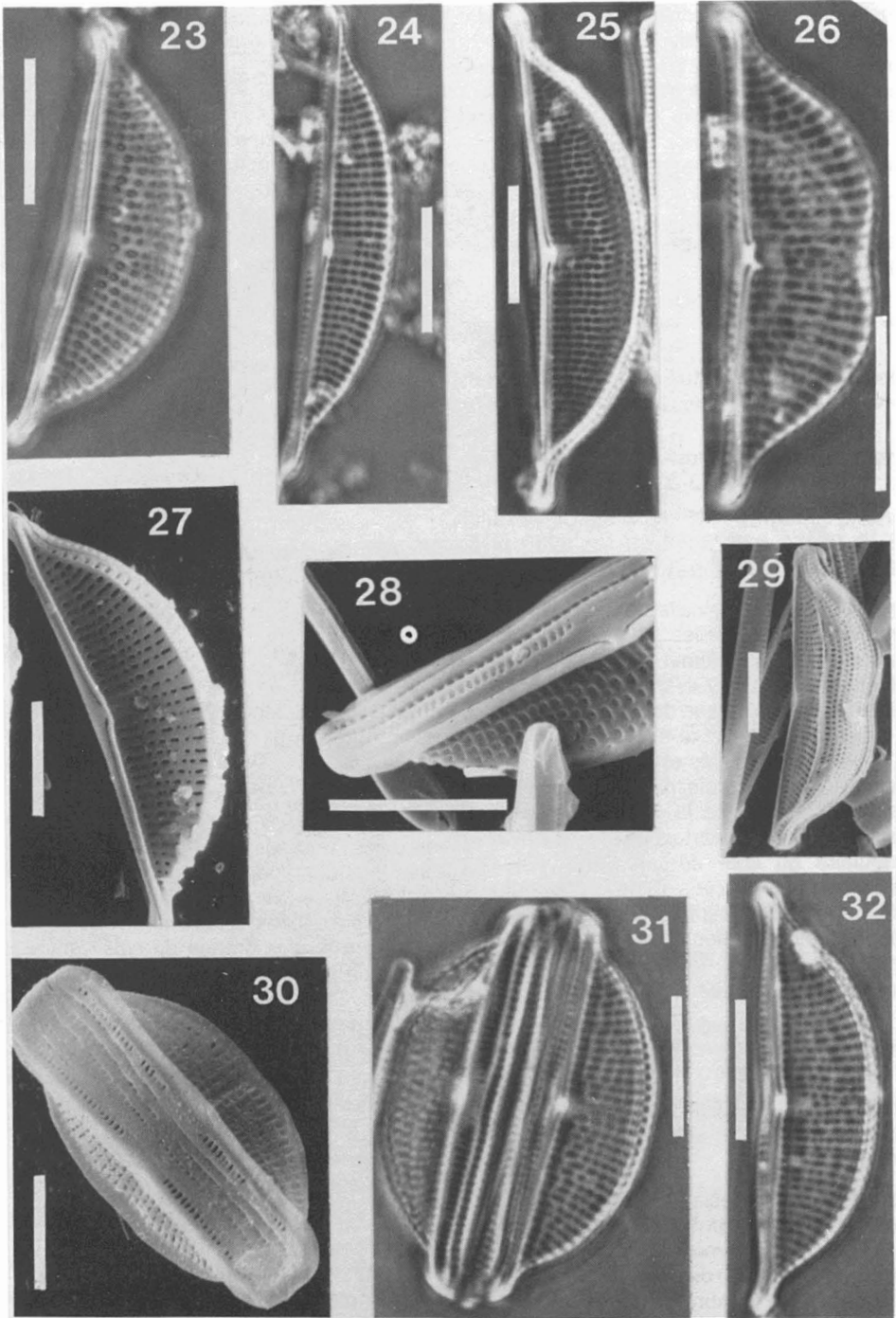
Aleem & Hustedt (1951), p. 16, fig. 3. Hustedt (1955), p. 39, pl. 14, fig. 15. Schoeman (1972), p. 241, fig. 8-10. Tynni (1978), p. 22, pl. 8, fig. 56a, 56b. Kennett & Hargraves (1984), p. 170, fig. 3.

Frustules petits et étroitement lancéolés; extrémités largement rostrées. Bandes connectives très finement ponctuées (35-40 ponctuations/10 μ m). Valves étroitement semi-lancéolées. Apex nettement capités. Aire centrale très petite, semi-elliptique et plus grande du côté ventral. Stries dorsales finement ponctuées et légèrement radiant. Stries ventrales plus denses, constituées d'une seule rangée de ponctuations généralement interrompues au niveau de l'aire centrale.

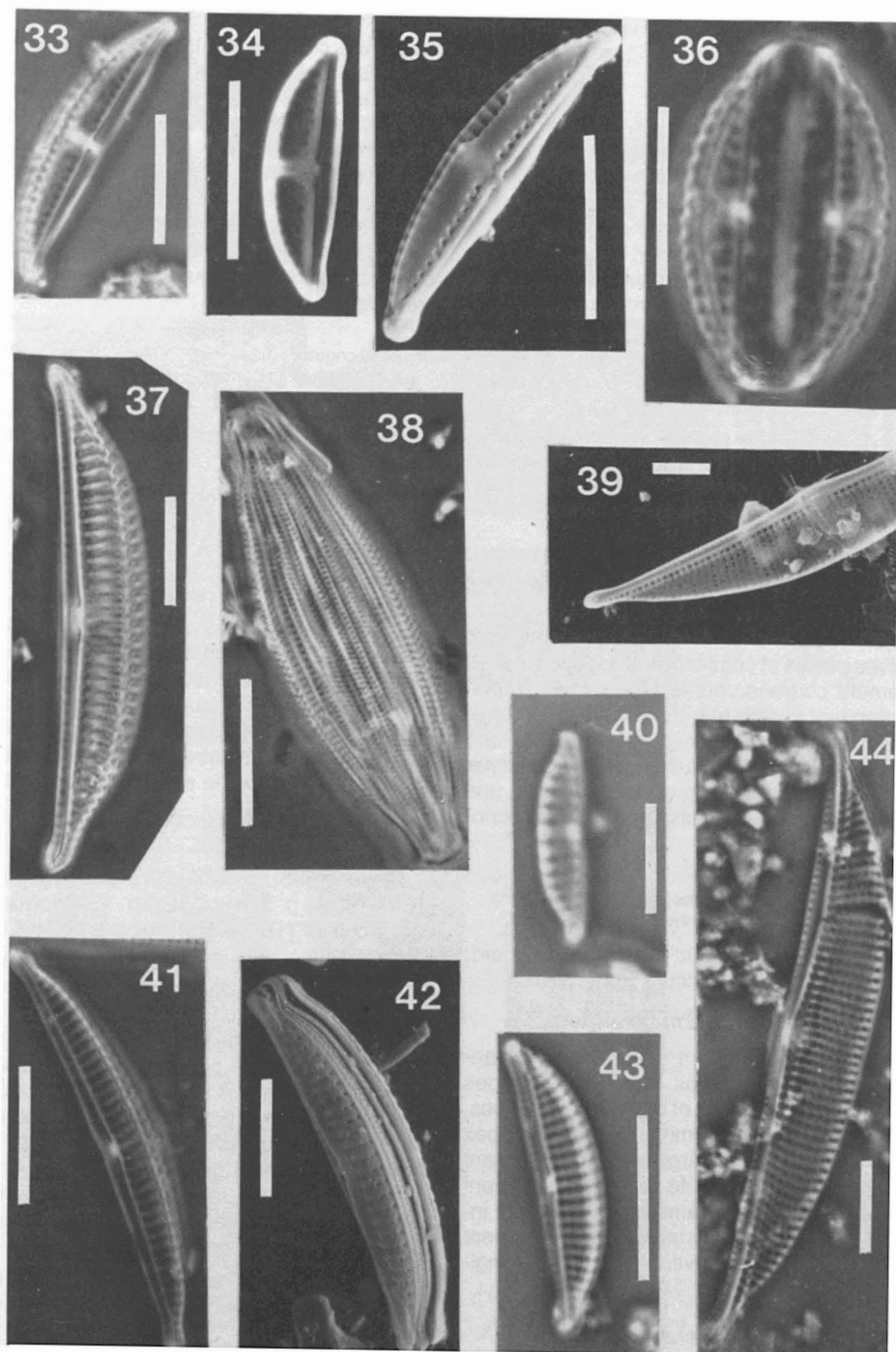
Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
22	14-22 μ m	6-8 μ m	3-4 μ m	22-26	27-36

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (rare).

Discussion: La description originale de *A. tenerrima* ne comporte aucune mention de stries ventrales; nous avons toutefois observé au MEB des stries ventrales courtes et très denses. De telles stries ventrales ont également été observées par Sullivan (1979) pour *A. tenuissima* Hustedt. Ce taxon, morphologiquement identique qu'à *A. tenerrima* n'en diffère que par une taille plus petite, des stries dorsales et ventrales plus denses, ainsi que par un plus grand nombre de ponctuations sur les bandes connectives.



Figures 23-32. *Amphora holsatica* (fig. 23-26, 32, valves, variations morphologiques; fig. 27 MEB, vue interne, valve; fig. 28 MEB, vue externe, demi-valve; fig. 29 MEB, valve; fig. 30 MEB, vue externe, frustule; fig. 31, frustule). Échelles: 10 μ m.



Figures 33-44. Figures 33-36. *Amphora interrupta* (fig. 33, valve; fig. 34 MEB, vue interne, valve; fig. 35 MEB, vue externe, valve; fig. 36, frustule). Figures 37, 38, 41, 42. *Amphora terroris* (fig. 37, 41, valve; fig. 38, frustule; fig. 42 MEB, vue externe, valve). Figures 39, 44. *Amphora eunotia* var. *gigantea* (fig. 39 MEB, vue interne, demi-valve; fig. 44, valve). Figure 40. *Amphora wisei*, valve. Figure 43. *Amphora exigua*, valve. Échelles: 5 μ m (fig. 40), 10 μ m (fig. 33-39, 41-43).

Amphora terroris Ehrenberg
(fig. 37,38,41,42)

Cleve (1895), p. 122. Cleve-Euler (1953), p. 99, fig. 689. Lortie (1983), p. 291, pl. 9, fig. 18,19.

Frustules lancéolés; extrémités tronquées. Bandes connectives nombreuses et distinctement ponctuées (10-17 ponctuations/10 μ m). Valves semi-lancéolées. Apex légèrement rostrés. Aire centrale petite. Stries dorsales légèrement radiantes, larges et plus ou moins distinctement ponctuées. Stries ventrales interrompues au centre de la valve.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
12	28-48 μ m	14-15 μ m	4-7 μ m	7-10	7-12

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord (très rare).

Amphora wisei (Salah) Simonsen
(fig. 40,45,46)

Simonsen (1962), p. 94, pl. 3, fig. 2. *Amphora turgida* var. *wisei* Salah (1955), p. 101, pl. 2, fig. 11.

Valves petites et semi-lancéolées; apex rostrés légèrement courbés vers le côté dorsal. Raphé se confondant avec la marge ventrale de la valve. Aire centrale arrondie. Stries observées du côté dorsal seulement, ponctuées, légèrement radiantes, recouvertes en grande partie par une pellicule siliceuse qui ne laisse voir que les ponctuations marginales.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10 μ m	
			Dorsales	Ventrales
6	12-14 μ m	3-4 μ m	14-16	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord; Côte-Nord; baie des Chaleurs (très rare).

Sous-genre *Oxyamphora* Cleve

Frustules de largement elliptiques à rectangulaires; extrémités larges et aplaties. Bandes connectives nombreuses et finement ponctuées. Valves généralement semi-lancéolées, à apex aigus. Raphé près de la marge ventrale et reposant généralement sur une crête siliceuse faiblement développée. Aire axiale étroite; aire centrale indistincte ou dilatée en un stauros. Stries finement ponctuées, formant souvent des lignes longitudinales.

Amphora abludens Simonsen
(fig. 50-52, 55)

Simonsen (1960), p. 129, pl. 2, fig. 10-12. Rao & Lewin (1976), p. 209, fig. 331, 332.

Frustules largement lancéolés; extrémités larges et arrondies. Bandes connectives finement striées (30 ponctuations/10 μ m). Valves semi-

lancéolées; apex aigus. Raphé plus ou moins droit. Aire centrale se prolongeant dorsalement en un stauros interrompu au niveau des stries dorsales. Stries dorsales visibles à la marge seulement, délimitant ainsi une aire latérale hyaline semi-lancéolée divisée par le stauros. En vue interne (MEB), les stries couvrent toute la surface de la valve et se présentent en 2 patrons, l'un marginal et l'autre plus finement ponctué. Stries ventrales constituées par une seule rangée de ponctuations interrompues au niveau de l'aire centrale.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
37	24-42 μ m	11-20 μ m	4-9 μ m	26-40	40-50

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; péninsule gaspésienne (commun).

Discussion: Ce taxon diffère de *Amphora sublaevis* Hustedt par la présence de stries perceptibles uniquement à la marge dorsale de la valve ainsi que par un stauros qui n'atteint pas cette marge. Hustedt (1955) mentionne des stries dorsales très délicates de l'ordre de 40/10 μ m! D'autre part, la striation des bandes connectives est indistincte chez l'un (*abludens*) et très finement ponctuée chez l'autre (*sublaevis*). Les spécimens observés dans l'Estuaire présentent des caractères intermédiaires entre ces deux espèces, une étude plus approfondie serait donc souhaitable.

Amphora arcus var. *sulcata* (A. Schmidt) Cleve
(fig. 63-65)

Cleve (1895), p. 127. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 225, pl. 50, fig. 5. *Amphora sulcata* Schmidt (1874-1959), pl. 26, fig. 46, 47.

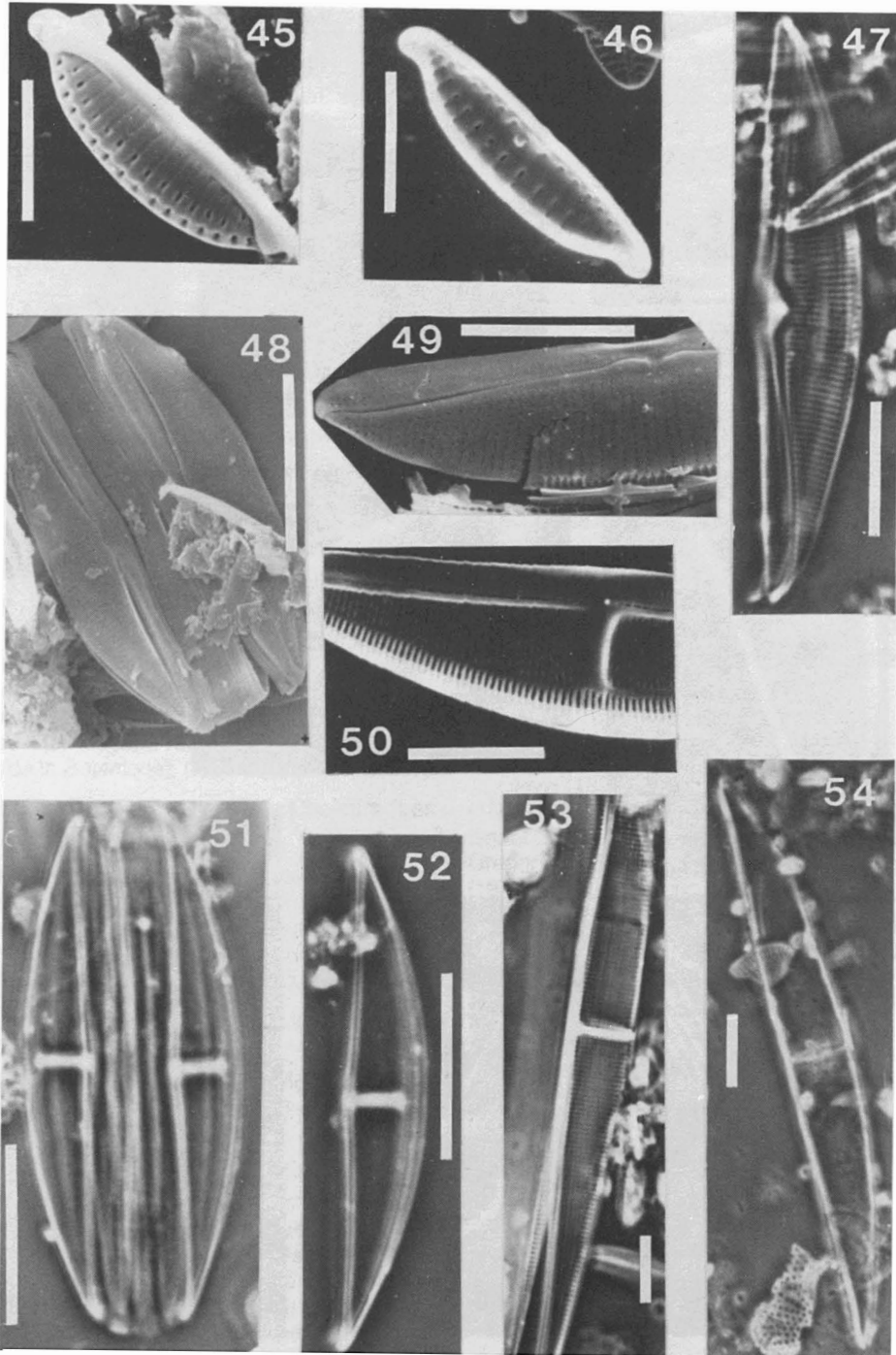
Frustules quasi rectangulaires à extrémités larges et tronquées. Bandes connectives finement striées (20-23 ponctuations/10 μ m). Valves semi-lancéolées à marges dorsale régulièrement convexe et ventrale plutôt droite et légèrement bombée au centre. Apex effilés. Raphé biarqué avec les extrémités proximales très rapprochées l'une de l'autre. Aire centrale petite du côté dorsal. Stries distinctement ponctuées (12-16 ponctuations allongées/10 μ m) et progressivement radiantes du centre vers les extrémités du côté dorsal, ininterrompues du côté ventral.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
32	44-63 μ m	15-27 μ m	9-12,5 μ m	14-19	17,5-20

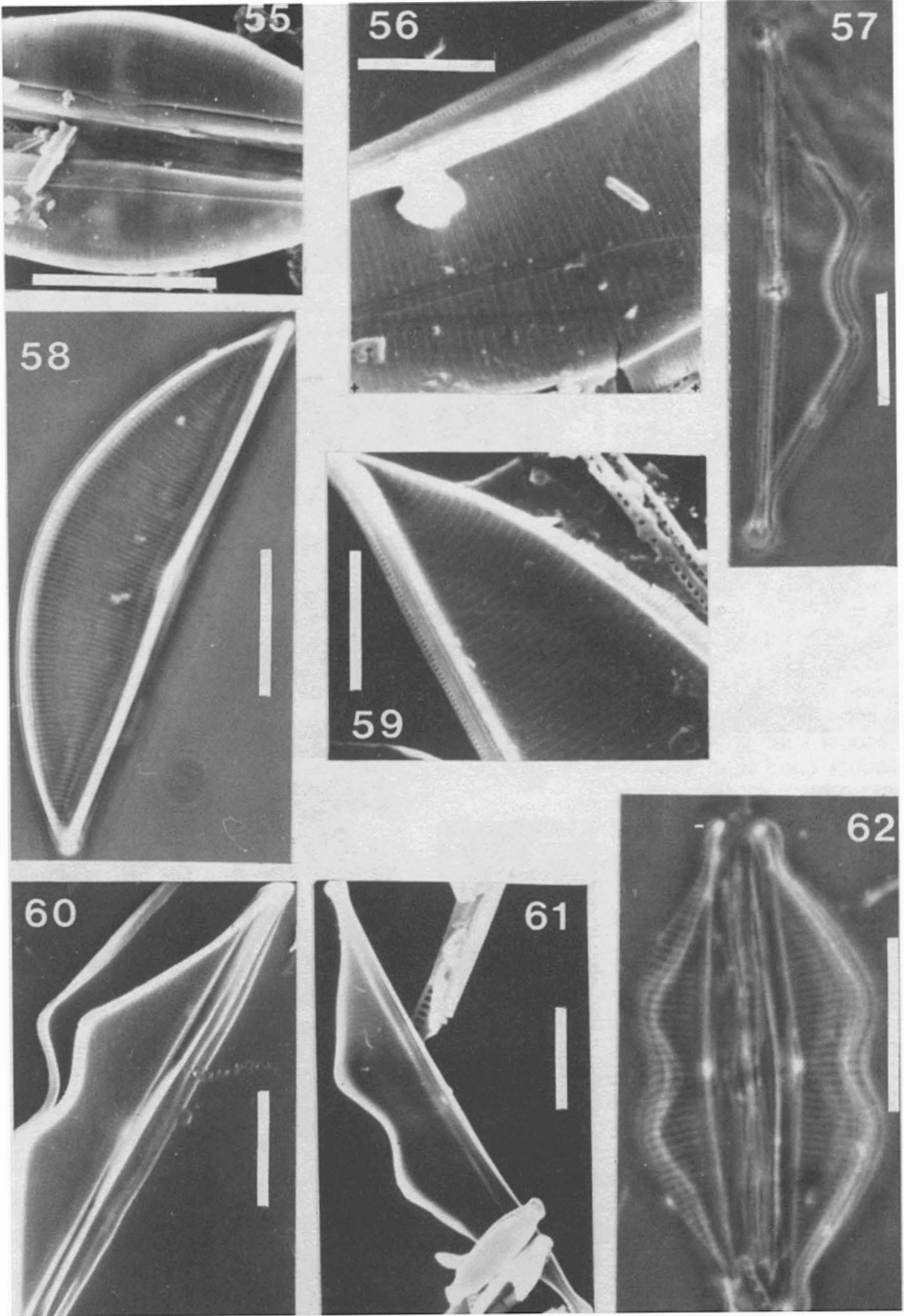
Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud (commun).

Amphora biundulata sp. nov.
(fig. 57, 60-62)

Frustula panduriformia vel *lanceolata*, *margibus biundulatis*; *extremities capitatae*.



Figures 45-54. Figures 45, 46. *Amphora wisei* (fig. 45 MEB, vue externe, valve; fig. 46 MEB, vue interne, valve). Figures 47-49. *Amphora* sp. (aff. *praelata* Hendey) (fig. 47, valve; fig. 48 MEB, vue externe, frustule; fig. 49 MEB, vue externe, demi-valve). Figures 50-52. *Amphora abludens* (fig. 50 MEB, vue interne, centre; fig. 51, frustule; fig. 52, valve). Figures 53, 54. *Amphora longa* (fig. 53, détail des stries; fig. 54, valve). Échelles: 5 μ m (fig. 45, 46, 50), 10 μ m (fig. 47-49, 51-54).



Figures 55-62. Figure 55. *Amphora abludens*, MEB, vue externe, centre. Figures 56, 58, 59. *Amphora hyalina* (fig. 56 MEB, vue interne, centre; fig. 58, valve; fig. 59 MEB, vue interne, détail des stries, apex). Figures 57, 60-62. *Amphora biundulata* (fig. 57, valve; fig. 60 MEB, vue interne, valve; fig. 61 MEB, vue externe, valve; fig. 62, frustule). Échelles: 5µm (fig. 56, 59), 10µm (fig. 55, 57, 58, 60-62).

Pleurae subtiliter punctatae (40 puncta/10 μ m). *Valvae semirhombicae, marginibus* dorsali biundulato et ventrali recto. *Apices distinctissime capitati*. *Raphe recta, ad marginem ventralem posita*. *Areae axialis et centralis indistinctae*. *Striae dorsales persubtiliter punctatae, parallelae in valvae centro et radiatae prope apices*. *Striae ventrales non observatae*.

Numerus	Longitudo	Frustuli	Latitudo	
			Valvae	Striae dorsales in 10 μ m
12	29-61	14-16 μ m	6-10,5 μ m	17-24

Frustules panduriformes ou lancéolés à marges biondulées; extrémités capitées. Bandes connectives finement ponctuées (40 ponctuations/10 μ m). Valves semi-rhombiques à marges dorsale biondulée et ventrale droite. Apex très distinctement capités. Raphé droit et apposé à la marge ventrale. Aires axiale et centrale indistinctes. Stries dorsales très finement ponctuées, de parallèles au centre de la valve à radiantes vers les extrémités. Stries ventrales non observées.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur	
			Valve	Stries en 10 μ m Dorsales
12	29-61 μ m	14-16 μ m	6-10,5 μ m	17-24

Holotype: épiphyte sur *Ruppia*, Carleton, Québec. Coll. A. Cardinal, 21/07/83. Département de biologie, Université Laval, Québec, lame n° 634, déposé aux Musées nationaux du Canada (Division de la Botanique), Ottawa (CANADA n° 24667).

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).

Discussion: Ce taxon se distingue de *A. bigibba* Grunow par l'absence d'un stauros bien développé, une marge ventrale toujours droite, des apex longuement capités et droits ainsi qu'une courbure différente de la marge dorsale.

Amphora hyalina Kützinger
(fig. 56, 58, 59)

Cleve (1895), p. 127. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 226, pl. 50, fig. 7, Hendey (1964), p. 265, pl. 37, fig. 10. Karayeva et al. (1984), p. 492, pl. 1, fig. 1,5.

Frustules largement elliptiques, faiblement silicifiés. Valves à faces dorsale convexe et ventrale rectiligne. Apex faiblement effilés sub-rostrés. Raphé droit, très près de la marge ventrale. Aire centrale présente uniquement du côté ventral, petite et légèrement allongée. Stries dorsales légèrement radiantes aux extrémités, très finement ponctuées et constituées d'une double rangée de ponctuations disposées en quinconce (MEB). Stries ventrales, indistinctes en microscopie optique, nettement plus denses que les dorsales et constituées d'une seule rangée de fines ponctuations.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur	
			Valve	Stries en 10 μ m Dorsales Ventrals
22	30-65 μ m	21-23 μ m	8-14 μ m	23-28 50

Aire de distribution: péninsule gaspésienne; baie des Chaleurs (commun).

Amphora laevis Gregory var. *laevis*
(fig. 73, 74)

Schmidt (1874-1959), pl. 26, fig. 10. Cleve (1895), p. 130. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 221, pl. 49, fig. 12. Hendey (1964), p. 267.

Frustules rectangulaires et légèrement étranglés au centre. Bandes connectives nombreuses et finement striées (28 ponctuations/10 μ m). Valves allongées à marges dorsale convexe légèrement déprimée au centre, et ventrale légèrement convexe au centre. Apex faiblement rostrés. Raphé biarqué. Aire centrale se prolongeant latéralement en un étroit stauros. Stries dorsales et ventrales finement ponctuées et parallèles.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur	
			Valve	Stries en 10 μ m Dorsales Ventrals
4	46-55 μ m	22 μ m	8 μ m	23-25 23-25

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord; Côte-Nord (très rare).

Amphora laevis var. *laevissima* (Gregory) Cleve
(fig. 72, 75)

Cleve (1895), p. 130. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 221, pl. 49, fig. 11. Poulin & Cardinal (1983), p. 108, fig. 9. *Amphora laevissima* Gregory (1857), p. 513, pl. 12, fig. 72. Schmidt (1874-1959), pl. 26, fig. 3, 13, 14.

Se distingue de la variété nominale par des valves plus faiblement silicifiées et plus longues, mais surtout par des stries plus denses.

Nombre	Longueur	Frustule	Largeur	
			Valve	Stries en 10 μ m Dorsales Ventrals
10	41-71 μ m	21-25 μ m	6-9 μ m	27-33 27-33

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (rare).

Amphora laevis var. *minuta* Cleve
(fig. 76)

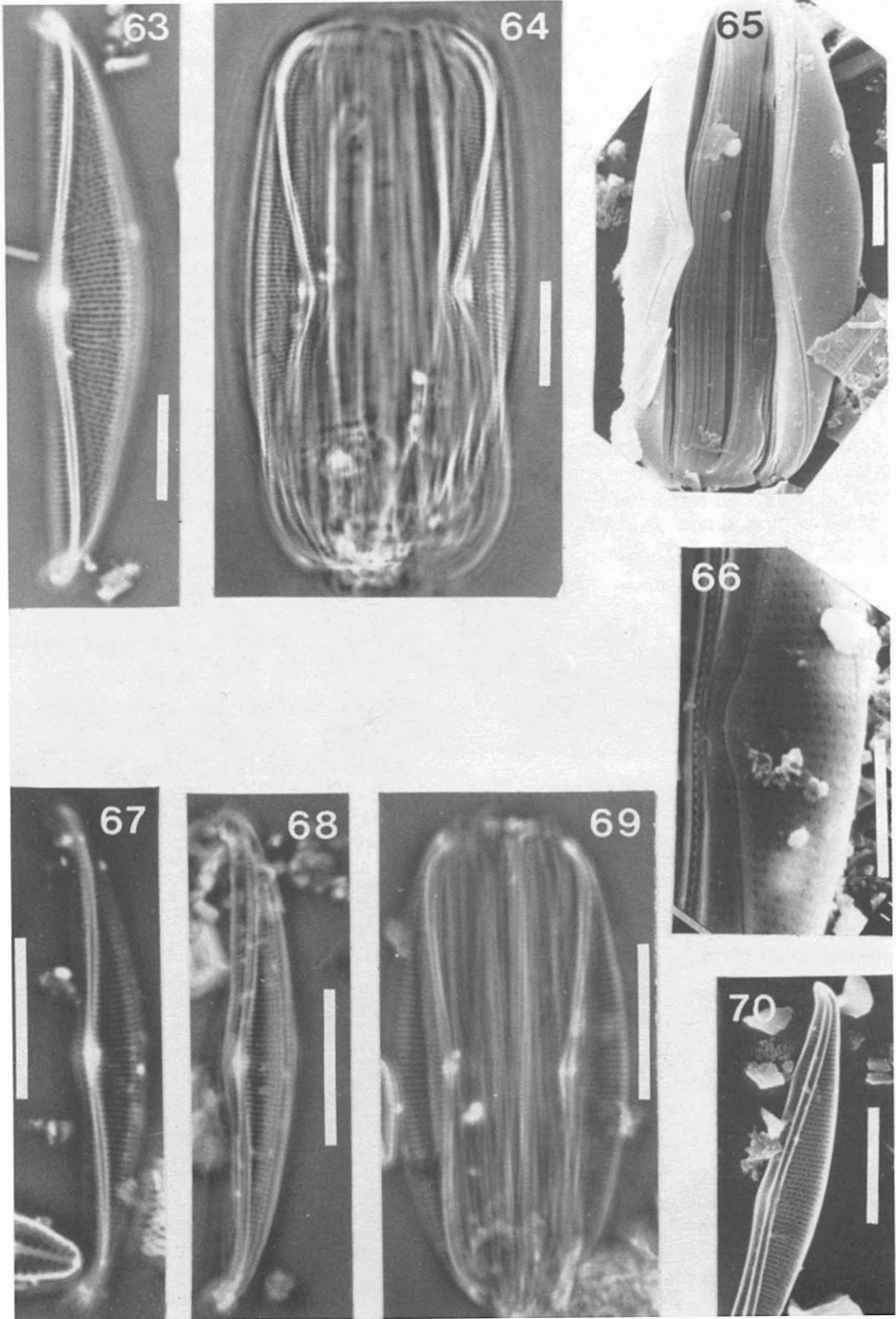
Cleve (1895), p. 130.

Diffère de la variété nominale par une taille beaucoup plus réduite et des stries imperceptibles en microscopie optique.

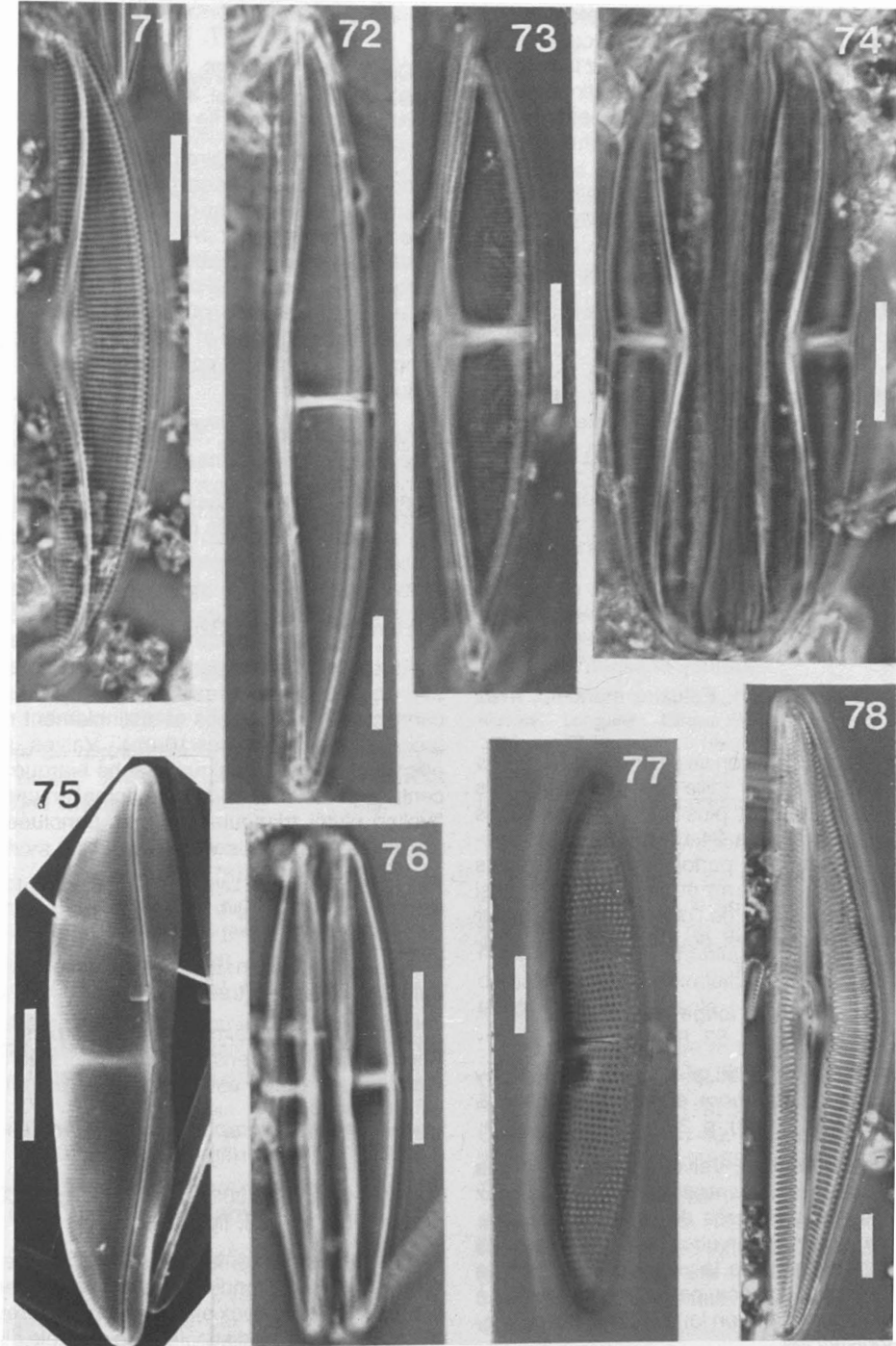
Nombre	Longueur	Frustule	Largeur	
			Valve	Stries en 10 μ m
12	13-42 μ m	7-20 μ m	3-8 μ m	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; Basse-Côte-Nord (rare).

Discussion: Ce taxon et *Amphora laevis* var. *perminuta* Grunow ne représentent très proba-



Figures 63-70. Figures 63-65. *Amphora arcus* var. *sulcata* (fig. 63, valve; fig. 64, frustule; fig. 65 MEB, vue externe, frustule). Figures 66-70. *Amphora lineolata* (fig. 66 MEB, vue externe, centre; fig. 67, 68, valve; fig. 69, frustule; fig. 70 MEB, vue interne, demi-valve). Échelles: 5 μ m (fig. 66), 10 μ m (fig. 63-65, 67-70).



Figures 71-78. Figure 71. *Amphora lineolata*, valve. Figures 72, 75. *Amphora laevis* var. *laeivissima* (fig. 72, valve; fig. 75 MEB, vue externe, valve). Figures 73, 74. *Amphora laevis* (fig. 73, valve; fig. 74, frustule). Figure 76. *Amphora laevis* var. *minuta*, frustule. Figure 77. *Amphora ostrearia* var. *lineata*, valve. Figure 78. *Amphora angusta* var. *ventricosa*, valve. Échelles: 10µm

blement qu'une seule et même variété. Nos observations montrent une gradation continue de taille, jusqu'à celles rencontrées chez la var. *perminuta*. D'autre part, ce taxon se distingue de *A. laevis* var. *laevis* par des stries encore plus fines, même si les dimensions se chevauchent quelque peu.

Amphora lineolata Ehrenberg
(fig. 66-71)

Cleve (1895), p. 126. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 225, pl. 50, fig. 10-12. Hendey (1973), p. 321. John (1983), p. 158, pl. 66, fig. 9, 10.

Frustules largement elliptiques et faiblement silicifiés; extrémités larges et arrondies. Bandes connectives nombreuses et finement ponctuées (26 ponctuations/10 μ m). Valves semi-elliptiques; apex aigu et courbés ventralement. Raphé biarqué. Absence d'aire centrale. Stries dorsales et ventrales très finement ponctuées et légèrement radiantées.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
18	22-56 μ m	15-16 μ m	4-9 μ m	17-20	17-27

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud (rare).

Discussion: Ce taxon se distingue de *A. arcus* var. *sulcata* par une taille plus réduite et des stries plus denses et plus finement ponctuées (ponctuations plus de 24/10 μ m). Certains spécimens présentaient parfois des stries moins denses (15 stries/10 μ m) et plus distinctes ainsi que des ponctuations de l'ordre de 18/10 μ m sur les bandes connectives, nous les associons également au *A. lineolata*.

Amphora longa Hustedt
(fig. 53, 54)

Hustedt (1955), p. 38, pl. 13, fig. 4, 5. Hendey (1973), p. 322. *Amphora elegans* Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 223, pl. 49, fig. 29.

Frustules allongés. Valves étroites à marges dorsale convexe et ventrale plutôt droite. Apex effilés. Raphé droit, près de la marge ventrale. Aire centrale formant un étroit bandeau ou staurus sur la face dorsale de la valve. Stries dorsales très finement ponctuées, parallèles et croisées à angle droit par un patron longitudinal. Stries ventrales indistinctes.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10 μ m	
			Paral.	Longit.
4	80-90 μ m	6-9 μ m	20-22	22-25

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud (très rare).

Amphora ostrearia var. *lineata* Cleve
(fig. 77, 79-81)

Cleve (1895), p. 130. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 220, pl. 49, fig. 17, 18. Hendey (1964), p. 266, pl. 37, fig. 18.

Frustules rectangulaires. Bandes connectives distinctement ponctuées (13-15 ponctuations/10 μ m). Valves à marges dorsale convexe et ventrale légèrement concave au centre. Apex légèrement rostrés et courbés ventralement. Raphé biarqué. Aire centrale se prolongeant latéralement en un étroit bandeau ou staurus atteignant la marge. Stries dorsales et ventrales distinctement ponctuées et plus ou moins parallèles sur toute la surface de la valve.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
5	47-65 μ m	30 μ m	11-12 μ m	11-12	11-12

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (très rare).

Amphora sp. (aff. *praelata* Hendey)
(fig. 47-49)

Hendey (1973), p. 320, fig. 25-30.

Frustules de étroitement elliptiques à largement elliptiques; extrémités tronquées. Bandes connectives nombreuses et distinctement ponctuées (20 ponctuations/10 μ m). Valves semi-elliptiques; apex sub-aigus. Raphé biarqué. Aire centrale petite, dilatée du côté dorsal en une aire hyaline plutôt triangulaire. Stries ponctuées de parallèles à radiantées vers les apex.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10 μ m	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
9	26-44 μ m	17 μ m	6-9 μ m	17-21	23-27

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (très rare).

Discussion: Ce taxon possède un plus grand nombre de stries ventrales que celui décrit par Hendey, et sa taille est également plus petite.

Amphora staurophora Juhlin-Dannfelt
(fig. 85)

Juhlin-Dannfelt (1882), p. 20, pl. 1, fig. 9. Cleve-Euler (1953), p. 103, fig. 704 A.

Frustules petits et lancéolés avec des extrémités largement arrondies. Valves très étroitement semi-lancéolées; apex effilés. Raphé légèrement arqué. Aire axiale indistincte. Aire centrale dilatée dorsalement en un mince bandeau ou staurus s'interrompant près de la marge sans toutefois l'atteindre. Stries indistinctes.

Nombre	Longueur	Largeur	
		Frustule	Valve
7	9-14 μ m	5-8 μ m	2-3 μ m

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud (très rare).

Sous-genre *Cymbamphora* Cleve

Frustules linéaires-elliptiques. Absence de bandes connectives. Valves semi-lancéolées se rétrécissant graduellement jusqu'aux apex aigus. Raphé droit, près de la marge ventrale. Stries indistinctement ponctuées.

Amphora angusta Gregory var. *angusta*
(fig. 82-84)

Gregory (1857), p. 510, pl. 12, fig. 66. Cleve (1895), p. 135. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 231, pl. 50, fig. 37. John (1983), p. 147, pl. 61, fig. 1-3.

Frustules lancéolés; extrémités arrondies. Valves régulièrement semi-lancéolées aux apex aigus. Raphé droit. Aire axiale étroite et lancéolée, présente uniquement sur le côté dorsal de la valve; aire centrale réduite. Présence d'une étroite aire hyaline lancéolée du côté dorsal de l'aire axiale. Stries dorsales et ventrales finement linéées (MEB), de parallèles au centre à légèrement convergentes vers les apex.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10µm	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
25	24-48µm	8-15µm	5-8µm	14-20	14-19

Aire de distribution: Estuaire maritime, rives nord et sud; Anticosti; péninsule gaspésienne; baie des Chaleurs (commun).

Amphora angusta var. *ventricosa* (Gregory) Cleve
(fig. 78)

Cleve (1895), p. 135. Peragallo & Peragallo (1897-1908), p. 232, pl. 50, fig. 38, 39. Hustedt (1955), p. 42, pl. 16, fig. 26. *Amphora ventricosa* Gregory (1857), p. 511, pl. 12, fig. 68.

Diffère de la variété nominale par la taille nettement plus grande des valves ainsi que par des stries denses et plus radiantes.

Nombre	Longueur	Largeur		Stries en 10µm	
		Frustule	Valve	Dorsales	Ventrales
6	83-128µm	24-31µm	12-18µm	8-12	8-12

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord; baie des Chaleurs (très rare).

Genre *Cymbella* Agardh

Frustule composé de 2 valves parallèles, asymétriques selon l'axe apical. Bandes connectives au nombre de deux ou trois (Krammer, 1982c). Valves plus ou moins courbées, ne possédant ni le résidu, ni l'aire hyaline séparant le résidu du côté du raphé. Raphé latéral ou filiforme dont les extrémités distales et proximales sont toujours recourbées dans des directions opposées. Présence d'un héliotoglosse. Souvent présence d'un

punctum isolé ou d'un stigma. Stries ponctuées ou linéées.

Sous-genre *Cymbella*

Espèces présentes à l'extrémité de stipes mucilagineux sécrétés par des champs apicaux, un à chacune des extrémités. Raphé dont les extrémités distales sont recourbées dorsalement; intermissio absent. Présence d'un ou plusieurs puncta au centre de la valve, généralement du côté ventral.

Cymbella affinis Kützing var. *affinis*
(fig. 87, 88)

Patrick & Reimer (1975), p. 57, pl. 10, fig. 7. Cox (1977), fig. 11, 29, 32, 35, 36. Krammer (1982c), p. 35, fig. 1090, 1091.

Valves modérément courbées, à marges dorsale convexe et ventrale droite avec toutefois un léger renflement au centre de la valve. Apex rostrés. Raphé latéral faiblement dévié ventralement aux apex, et plus fortement au centre. Aire axiale distincte et étroite; aire centrale petite et elliptiquement allongée. Stries finement linéées et radiantes. Présence d'un stigma à l'extrémité de la strie médiane ventrale.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10µm	
			Dorsales	Ventrales
16	27-39µm	8-10µm	8-10	9-11

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive sud; baie des Chaleurs (commun).

Sous-genre *Cymboplectra* Krammer

Espèces solitaires de forme naviculoïde ou cymbelloïde; présence ou absence de champs apicaux. Présence ou absence d'intermissio. Raphé avec les extrémités distales recourbées dorsalement ou ventralement. Présence ou absence de punctum isolé.

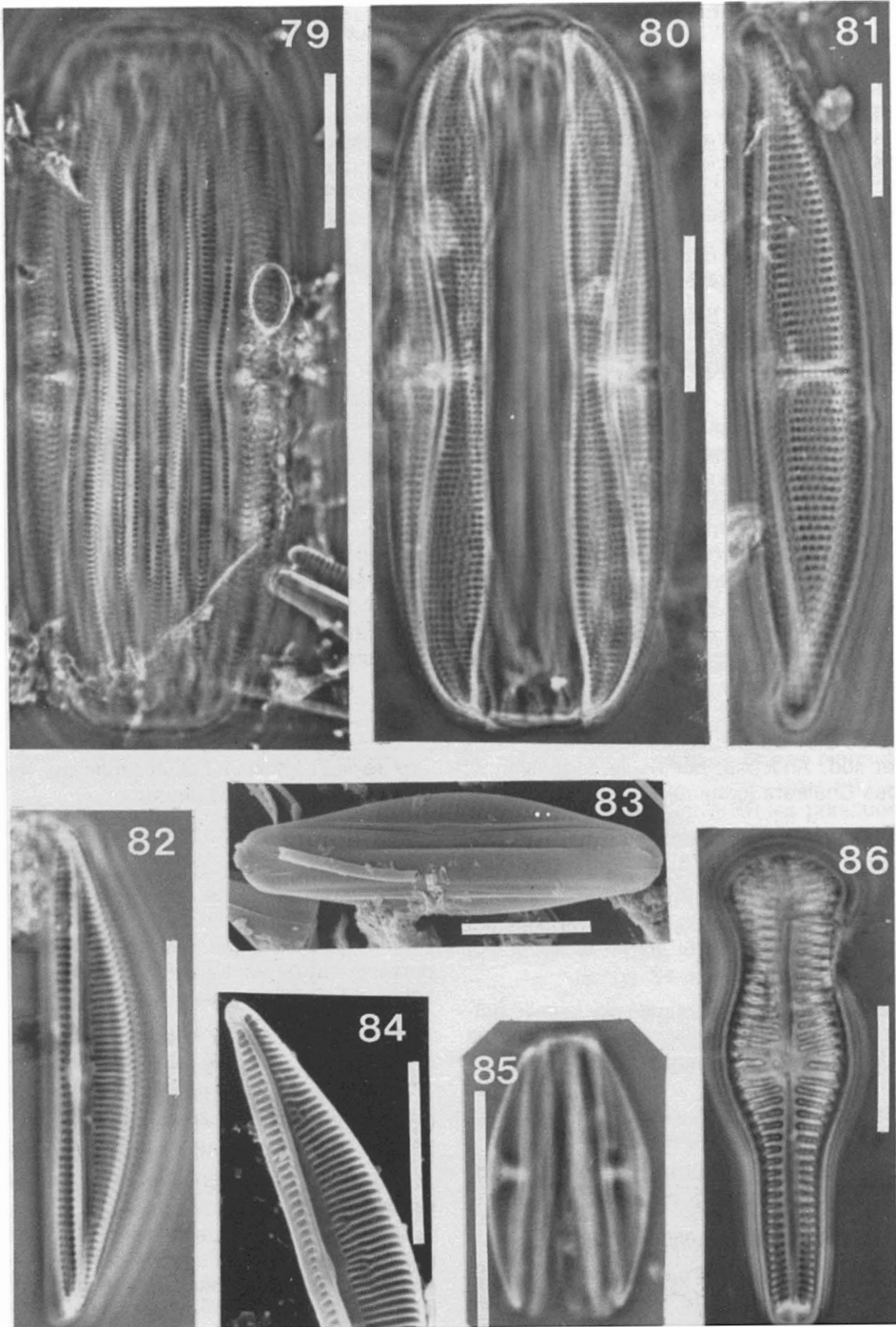
Cymbella delicatula Kützing var. *delicatula*
(fig. 95)

Patrick & Reimer (1975), p. 28, pl. 4, fig. 4, 5. Cox (1977), fig. 10, 41-43. Kingston (1978), fig. 2, 26, 43, 44. Le Cohu (1985), p. 5, fig. 44-46.

Valves étroites et semi-lancéolées. Apex très faiblement sub-rostrés. Raphé latéral qui s'inverse ventralement près des extrémités proximales du raphé. Aire axiale étroite et linéaire. Aire centrale indistincte. Stries radiantes. Absence de punctum isolé.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10µm	
			Dorsales	Ventrales
3	29-32µm	5-6µm	15-16	17-18

Aire de distribution: baie des Chaleurs (très rare).



Figures 79-86. Figures 79-81. *Amphora ostrearia* var. *lineata* (fig. 79, frustule, détail des bandes connectives; fig. 80, frustule; fig. 81, valve). Figures 82-84. *Amphora angusta* (fig. 82, valve; fig. 83 MEB, vue externe, frustule; fig. 84 MEB, vue interne, demi-valve). Figure 85. *Amphora staurophora*, frustule. Figure 86. *Gomphonema truncatum*, valve. Échelles: 10 μ m.

Sous-genre *Encyonema* (Kützing) Krammer

Espèces vivant dans des tubes mucilagineux; absence de champs apicaux. Raphé droit, plus près de la marge ventrale, avec les extrémités distales recourbées ventralement et les extrémités proximales dorsalement. Intermissio présent. Stigma absent ou présent et alors généralement situé à l'extrémité de la strie médiane dorsale. Le défaut de Voigt se retrouve du côté ventral de la valve.

Cymbella gracilis (Ehrenberg) Kützing
(fig. 94)

Krammer (1982c), p. 28, fig. 1050-1055. *Cymbella lunata* W. Smith (Patrick & Reimer, 1975, p. 46, pl. 7, fig. 11-14; Krammer, 1979, pl. 3, fig. 25, pl. 7, fig. 80, 84).

Valves à marges dorsale faiblement courbée et ventrale droite ou légèrement renflée au centre. Apex sub-aigus. Raphé latéral. Aire axiale très étroite et linéaire. Aire centrale très réduite. Stries très finement linéées et légèrement radiantes, les ventrales devenant quelque peu convergentes aux extrémités. Présence d'un stigma, à peine distinct, à l'extrémité de la strie médiane dorsale.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10µm	
			Dorsales	Ventrales
3	27-38µm	5-7µm	10-13	11-13

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord; Côte-Nord (très rare).

Cymbella minuta Hilse ex Rabenhorst var. *minuta*
(fig. 89, 90)

Patrick & Reimer (1975), p. 47, pl. 8, fig. 1-4. Krammer (1982c), p. 22, fig. 1026-1030. *Cymbella ventricosa* Kützing (Hustedt, 1930, p. 359, fig. 661; Okuno, 1974, p. 32, fig. 901-903; Cox, 1977, fig. 3-18).

Valves à marges dorsale fortement convexe, et ventrale droite ou légèrement concave avec un faible renflement au centre. Apex arrondis, parfois légèrement sub-rostrés. Aire axiale étroite et linéaire dilatée en une petite aire centrale elliptiquement allongée. Raphé filiforme. Stries très finement linéées et radiantes, les ventrales devenant convergentes aux apex. Présence d'un stigma à peine distinct, à l'extrémité de la strie médiane dorsale.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10µm	
			Dorsales	Ventrales
37	11-27µm	5-8µm	9,5-15	10-18

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; baie des Chaleurs (très commun).

Cymbella prostrata (Berkeley) Cleve var. *prostrata*
(fig. 91-93)

Patrick & Reimer (1975), p. 40, pl. 6, fig. 4. Cox (1977), fig. 2, 5, 6, 17, 19-21, 24, 50. Krammer (1982c), p. 27, fig. 1045-1049.

Valves larges, à marge dorsale régulièrement convexe et à marge ventrale légèrement renflée. Apex obtus et sub-rostrés. Raphé plutôt droit avec les extrémités proximales faiblement courbées dorsalement et distales fortement courbées ventralement. Aire axiale linéaire et légèrement plus large du côté ventral de la valve. Aire centrale elliptique. Stries linéées et radiantes, les ventrales devenant convergentes vers les apex, puis rayonnantes autour des nodules terminaux. Absence de stigma.

Nombre	Longueur	Largeur valve	Stries en 10µm	
			Dorsales	Ventrales
6	49-62µm	17-19µm	7-8,5	8-10

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord (très rare).

Famille Gomphonemaceae

Valves asymétriques selon l'axe transapical.

Genre *Gomphonema* Ehrenberg

Frustules cunéiformes. Bandes intercalaires absentes. Valves hétéropolaires, plus ou moins allongées. Raphé droit en deux branches d'inégale longueur. Stries généralement ponctuées. Souvent, présence de un ou plusieurs puncta ou stigma au centre de la valve.

Gomphonema abbreviatum (Agardh)
Kützing var. *abbreviatum*
(fig. 98)

Cleve (1895), p. 189. Hustedt (1930), p. 379, fig. 722. Patrick & Reimer (1975), p. 143, pl. 18, fig. 10, 11. Lange-Bertalot (1980), fig. 1n-1q, 5e-5g.

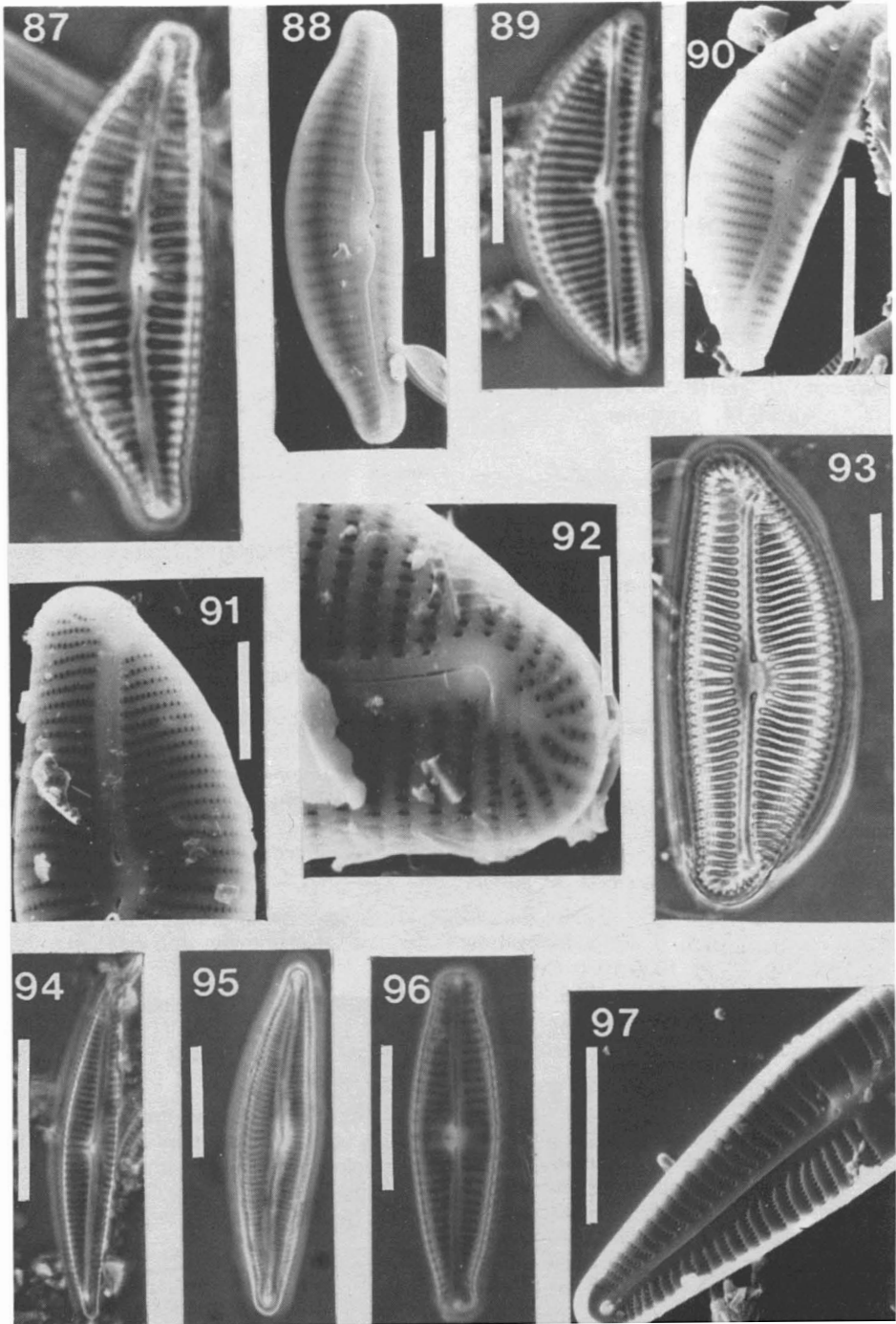
Valves étroites et claviformes. Apex supérieur arrondi, et base légèrement aiguë. Raphé droit. Aire axiale élargie formant une aire hyaline semi-lancéolée de part et d'autre du raphé. Stries marginales, ponctuées. Absence de punctum isolé.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm	
			Dorsales	Ventrales
5	17-21µm	3-4µm	15-17	

Aire de distribution: Estuaire maritime, rive nord (très rare).

Gomphonema angustatum (Kützing)
Rabenhorst var. *angustatum*
(fig. 96, 97)

Cleve (1894), p. 181. Hustedt (1930), p. 373, fig. 690. Patrick & Reimer (1975), p. 125, pl. 17,



Figures 87-97. Figures 87, 88. *Cymbella affinis* (fig. 87, valve; fig. 88 MEB, vue externe, valve). Figures 89, 90. *Cymbella minuta* (fig. 89, valve; fig. 90 MEB, vue externe, valve). Figures 91-93. *Cymbella prostrata* (fig. 91 MEB, vue externe, demi-valve; fig. 92 MEB, vue externe, apex; fig. 93, valve). Figure 94. *Cymbella gracilis*, valve. Figure 95. *Cymbella delicatula*, valve. Figures 96, 97. *Gomphonema angustatum* (fig. 96, valve; fig. 97 MEB, vue interne, demi-valve). Échelles: 5 μ m (fig. 92), 10 μ m (fig. 87-91, 93-97).

fig. 17-19. Germain & Le Cohu (1981), pl. 1, fig. 2, 3, 6, pl. 4, fig. 64.

Valves étroites et lancéolées. Apex sub-rostrés et arrondis. Raphé droit. Aire axiale étroite et linéaire. Aire centrale dilatée en un bandeau unilatéral qui peut ou non atteindre la marge de la valve. Stries finement ponctuées et radiant, plus denses vers les apex. Présence d'une strie médiane plus distante des autres et terminée par un punctum.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 μ m
10	19-37 μ m	6-9 μ m	9-15

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Côte-Nord; baie des Chaleurs (rare).

Discussion: Nous avons observé une seule rangée de ponctuations contrairement à Germain & Le Cohu (1981): les stries bifurquent vers l'aire axiale mais ne s'élargissent pas. Selon les mêmes auteurs, le nombre de stries sur les deux valves serait très différent.

Gomphonema exiguum Kützing var. *xiguum*
(fig. 99, 100)

Kützing (1844), p. 84, pl. 30, fig. 58. Cleve (1894), p. 188. Hendey (1977), p. 367, tableau 2.

Valves petites, très étroites et claviformes. Apex arrondis. Raphé droit. Aire axiale très étroite et rectiligne. Absence d'aire centrale. Stries parallèles au centre de la valve, devenant légèrement radiant vers les apex.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 μ m
26	7-24 μ m	2,5-4 μ m	16-21

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rives sud et nord; Côte-Nord (rare).

Gomphonema gracile Ehrenberg var. *gracile*
(fig. 103)

Patrick & Reimer (1975), p. 131, pl. 17, fig. 1-3. *Gomphonema gracile-parvulum* complex (Schoeman et al., 1984, p. 196, fig. 27-48).

Valves étroitement lancéolées; apex aigus et arrondis. Raphé droit. Aire axiale étroite et linéaire; aire centrale unilatérale. Stries ponctuées et radiant. Présence d'un punctum à l'extrémité de la strie médiane d'un côté; de l'autre, strie très courte.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 μ m
3	19-33 μ m	5-6 μ m	10-11

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord (très rare).

Gomphonema kamtschaticum Grunow
var. *kamtschaticum*
(fig. 104-107)

Cleve (1894), p. 188. Cleve-Euler (1955), p. 196, fig. 1302a. Hendey (1977), p. 367, tableau 2.

Valves plus ou moins longuement cunéiformes avec les extrémités basales arrondies et nettement plus petites que les extrémités apicales. Raphé droit. Aire axiale étroite et linéaire. Aire centrale distinctement orbiculaire. Stries finement linéées et fortement radiant, plus denses à l'apex. Absence de punctum isolé.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 μ m
65	15-53 μ m	4-10 μ m	12-22,5

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rives sud et nord; Côte-Nord; Basse-Côte-Nord; Anticosti; péninsule gaspésienne; baie des Chaleurs (très commun).

Gomphonema olivaceum (Lyngbye)
Kützing var. *olivaceum*
(fig. 102)

Hustedt (1930), p. 378, fig. 719. Patrick & Reimer (1975), p. 139, pl. 18, fig. 13.

Valves cunéiformes avec apex largement arrondi et base plus aiguë. Raphé droit. Aire axiale très étroite. Aire centrale transversalement allongée, bordée par des stries plus courtes de chaque côté. Absence de punctum isolé. Stries ponctuées et fortement radiant.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 μ m
2	34-41 μ m	10 μ m	9-10

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rive nord (très rare).

Gomphonema parvulum Kützing var. *parvulum*
(fig. 101)

Dawson (1972), p. 258, fig. 1-6, 8-17, 18-27. Patrick & Reimer (1975), p. 122, pl. 17, fig. 7-12.

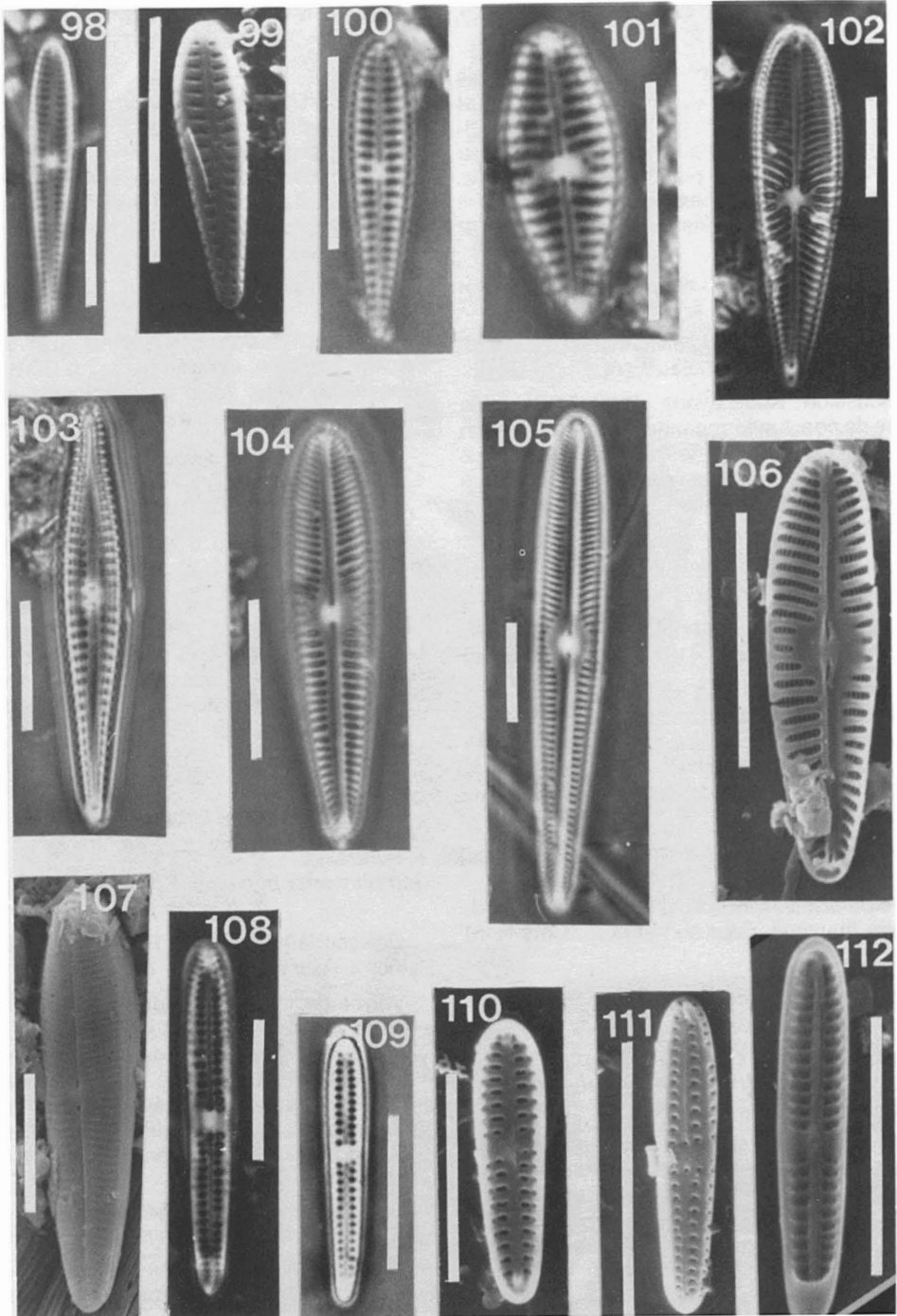
Valves petites et fortement cunéiformes. Extrémités basales et apicales légèrement sub-rostrées. Raphé droit. Aire axiale étroite et linéaire. Aire centrale quadrangulaire. Stries de parallèles à radiant vers les apex, écourtées au centre, parfois absentes d'un côté de la valve. Présence d'un punctum isolé à l'extrémité de la strie médiane.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10 μ m
6	18-27 μ m	6-7 μ m	12-15

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rive sud (très rare).

Gomphonema truncatum Ehrenberg
var. *truncatum*
(fig. 86)

Patrick & Reimer (1975), p. 118, pl. 16, fig. 3. *Gomphonema constrictum* Ehrenberg (Hustedt, 1930, p. 377, fig. 714).



Figures 98-112. Figure 98. *Gomphonema abbreviatum*, valve. Figures 99, 100. *Gomphonema exiguum* (fig. 99 MEB, vue externe, valve; fig. 100, valve). Figure 101. *Gomphonema parvulum*, valve. Figure 102. *Gomphonema olivaceum*, valve. Figure 103. *Gomphonema gracile*, valve. Figures 104-107. *Gomphonema kamtschaticum* (fig. 104, 105, valves, variations morphologiques; fig. 106 MEB, vue interne, valve; fig. 107 MEB, vue externe, valve). Figures 108-112. *Gomphonema valentinica* (fig. 108, 109, valves; fig. 110 MEB, vue interne, valve; fig. 111 MEB, vue externe, valve; fig. 112 MEB, vue interne, présence du septum). Échelles: 10 μ m.

Valve cunéiforme avec un renflement au centre. Apex supérieur très largement arrondi; base plus étroite. Aire axiale étroite; aire centrale arrondie, bordée de part et d'autre par des stries alternativement longues et courtes. Stries ponctuées et radiant. Présence d'un punctum d'un côté au centre de la valve.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm
2	34-41µm	10µm	9-10

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; baie des Chaleurs (très rare).

Gomphonema valentinica Nikolajev
(fig. 108-112)

Nikolajev (1969), p. 33, pl. 1, fig. 9-11; pl. 2, fig. 1-4. Medlin (1980), p. 412, fig. 2, John (1983), p. 144, pl. 60, fig. 3-6. Holmes & Croll (1984), p. 269, fig. 28-37.

Valves petites, très étroites, généralement linéaires, parfois légèrement claviformes. Apex étroitement arrondis. Présence d'un court septum à l'extrémité basale de la valve. Raphé droit. Aire axiale étroite et linéaire. Aire centrale dilatée transversalement en un mince bandeau. Stries ponctuées et parallèles sur toute la surface de la valve.

Nombre	Longueur	Largeur	Stries en 10µm
37	10-27µm	2-4µm	15-20

Aire de distribution: Estuaire moyen, rive nord; Estuaire maritime, rives nord et sud; Côte-Nord; Basse-Côte-Nord; Anticosti; baie des Chaleurs (rare).

Discussion: Les petits *Gomphonema* du littoral marin sont sujets à de nombreuses variations de forme, de taille et de densité de stries (Hendey, 1977, p. 367). La présence ou l'absence du fascia et des septa (qui ne sont pas toujours évidents) est un caractère déterminant pour la distinction entre ces espèces. Ainsi les espèces avec septa, *G. aestuarii* Cleve, *G. pseudoseptatum* Giffen, *G. valentinica*, et celles sans septa *G. littorale* Hendey, *G. pseudo-exiquum* Simonsen et *G. novo-zelandicum* Booth forment un complexe où les similitudes sont très grandes. *G. novo-zelandicum* en particulier se distingue seulement de *G. valentinica* par la morphologie de son frustule et l'absence de septum.

Remerciements

Nous adressons nos sincères remerciements au Conseil des recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, de même qu'au Fonds F.C.A.R. du Québec, pour leur appui financier à A. C. et au GIROQ dans le cadre duquel ce travail a été réalisé. Nous sommes également redevables au ministère des Approvisionnements et Services du Canada, qui avec

l'appui du Musée national des sciences naturelles, acceptait de financer une partie importante de ce projet. Merci également au Dr. C. W. Reimer pour le prêt d'échantillons provenant des collections de l'Academy of Natural Sciences de Philadelphie. Nos remerciements s'adressent enfin au Département de mines et métallurgie de l'Université Laval, et plus particulièrement à M. J.-P. Tremblay, qui a mis à notre disposition un microscope électronique à balayage, de même qu'à M. G. Plante pour l'excellent travail d'impression de multiples photomicrographies. Enfin, nous sommes reconnaissants au Drs. C. W. Reimer et M. J. Sullivan pour leur évaluation critique de ce manuscrit.

Références

- ALEEM, A. A. & F. HUSTEDT, 1951. Einige neue Diatomeen von der Südküste Englands. — Bot. Notiser, 1951: 13-20.
- ARCHIBALD, R. E. M. & D. J. BARLOW, 1983. On the raphe ledge in the genus *Amphora* (Bacillariophyta). — Bacillaria, 6: 257-266.
- ARCHIBALD, R. E. M. & F. R. SCHOEMAN, 1984. *Amphora coffeaeformis* (Agardh) Kützing: a revision of the species under light and electron microscopy. — S. Afr. J. Bot., 3: 83-102.
- ARCHIBALD, R. E. M. & F. R. SCHOEMAN, 1985. *Amphora hybrida* Grunow (Bacillariophyceae) — its identity and taxonomy. — Nova Hedwigia, 41: 159-166.
- BOOTH, W. E., 1984. *Gomphonema novo-zelandicum* sp. nov., an epiphytic diatom with a specific host preference. — N.Z.J. mar. Freshwat. Res., 18: 425-430.
- CLEVE, P. T., 1894. Synopsis of the naviculoid diatoms. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 26: 1-194.
- CLEVE, P. T., 1895. Synopsis of the naviculoid diatoms. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 27: 1-219.
- CLEVE-EULER, A., 1953. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. — K. svenska VetenskAkad. Handl., Fjärde Ser., 4: 1-255, figs. 484-970.
- CLEVE-EULER, A., 1955. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. — K. svenska VetenskAkad. Handl., Fjärde Ser., 5: 1-232, figs. 971-1306.
- COMPERE, P., 1981. Ultrastructural aspects of the frustule of some forms of *Cymbella hustedtii* Krasske. — Pages 155-165 in R. Ross (ed.). Proceedings of the sixth symposium on recent and fossil diatoms. Otto Koeltz, Koenigstein, 487 p.
- COX, E. J., 1977. Variation in valve structure between species of the diatom genus *Cymbella* C.A. Ag. — Nova Hedwigia, 28: 427-449.
- DAWSON, P. A., 1972. Observations on the structure of some forms of *Gomphonema parvulum* Kütz. 1. Morphology based on light microscopy, and transmission and scanning electron microscopy. — Br. phycol. J., 7: 255-271.
- DAWSON, P. A., 1973. Observations on some species of the diatom genus *Gomphonema* C.A. Agardh. — Br. phycol. J., 8: 413-423.

- DAWSON, P. A., 1974. Observations on diatom species transferred from *Gomphonema* C.A. Agardh to *Gomphoneis* Cleve. — Br. phycol. J., 9: 75-82.
- GERMAIN, H. & R. LE COHU, 1981. Variability of some features in a few species of *Gomphonema* from France and the Kerguelen Islands (South Indian Ocean). — Pages 167-178 in R. Ross (ed.). Proceedings of the sixth symposium on recent and fossil diatoms. Otto Koeltz, Koenigstein, 487 p.
- GOTOH, T., 1978. On the sessile diatoms in the brackish water area of the River Yodo.1. — Res. Bull. Fac. Gen. Ed. Kinki Univ., 9: 15-47.
- GOTOH, T., 1980. Observations on the girdle of the genus *Amphora* (Diatoms). — Jap. J. Phycol. (Sôriui), 28: 151-155.
- GREGORY, W., 1857. On new forms of marine Diatomaceae found in the Firth of Clyde and in Loch Fyne. — Trans. R. Soc. Edinb., 21: 473-542.
- HEIDEN, H. & R. W. KOLBE, 1928. Die marinen Diatomeen der deutschen Südpolar-Expedition, 1901-1903. — Pages 447-715 in E. Drygalski (ed.). Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903. Band 8, Heft 5, Walter de Gruyter & Co., Berlin und Leipzig.
- HENDEY, N. I., 1964. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). — Her Majesty's Stationery Office, London, 317 p., 45 pl.
- HENDEY, N. I., 1973. Some benthic diatoms from the coast of Cornwall in the neighbourhood of Porthleven. — Nova Hedwigia, Beih., 45: 291-330.
- HENDEY, N. I., 1977. The species diversity index of some in-shore diatom communities and its use in assessing the degree of pollution insult on parts of the North Coast of Cornwall. — Nova Hedwigia, Beih., 54: 355-378.
- HOLMES, R. W. & D. A. CROLL, 1984. Initial observations on the composition of dense diatom growths on the body feathers of three species of diving seabirds. — Pages 265-277 in D. G. Mann (ed.). Proceedings of the seventh international diatom symposium. Otto Koeltz, Koenigstein, 541 p.
- HUSTEDT, F., 1930. Bacillariophyta (Diatomaceae). — Pages 1-466 in A. Pascher (ed.). Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. G. Fischer, Jena, 466 p.
- HUSTEDT, F., 1955. Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. — Bull. Duke Univ. mar. Stn., no. 6, 67 p.
- JOHN, J., 1981. *Amphora australiensis* sp. nov. — Nova Hedwigia, 35: 39-53.
- JOHN, J., 1982. Valve structure of *Cymbella sumatrensis* Hust. from Northern Australia. — Bacillaria, 5: 117-126.
- JOHN, J., 1983. The diatom flora of the Swan River Estuary, Western Australia. — Bibliothca Phycologica, 64: 1-359.
- JUHLIN-DANNFELT, H., 1882. On the diatoms of the Baltic Sea. — K. svenska VetenskAkad. Handl., 21: 1-56.
- KARAYEVA, N. I., N. R. MAGERRAMOVA & S. G. RHZAEVA, 1984. Morphology of the diatom frustule of the genus *Amphora* (Bacillariophyta) based on the data of electron microscopy. — Bot. Zh. SSSR, 69: 492-497.
- KENNETT, D. M. & P. E. HARGRAVES, 1984. Subtidal benthic diatoms from a stratified estuarine basin. — Bot. mar., 27: 169-183.
- KINGSTON, J. C., 1978. Morphological variation of *Cymbella delicatula* and *C. hustedtii* from northern Lake Michigan. — Trans. Am. microsc. Soc., 97: 311-319.
- KINGSTON, J. C., R. L. LOWE & E. F. STOERMER, 1980. The frustular morphology of *Amphora thumensis* (Mayer) A. Cl. from northern Lake Michigan and consideration of its systematic position. — Trans. Am. microsc. Soc., 99: 276-283.
- KOCIOLEK, J. P. & B. H. ROSEN, 1984. Observations on North American *Gomphoneis* (Bacillariophyceae). 1. Valve ultrastructure of *G. mammilla* with comment on the taxonomic status of the genus. — J. Phycol., 20: 361-368.
- KRAMMER, K., 1979. Zur Morphologie der Raphe bei der Gattung *Cymbella*. — Nova Hedwigia, 31: 993-1029.
- KRAMMER, K., 1980. Morphologic and taxonomic investigations of some fresh water species of the diatom genus *Amphora* Ehr. — Bacillaria, 3: 197-225.
- KRAMMER, K., 1981. Morphologic investigations of the valve and girdle of the diatom genus *Cymbella* Agardh. — Bacillaria, 4: 125-146.
- KRAMMER, K., 1982a. Observations on the alveoli and areolae of some Naviculaceae. — Nova Hedwigia, Beih., 73: 55-79.
- KRAMMER, K., 1982b. Observations on the raphe slit of some Bacillariophyceae and ideas on its function. — Arch. Hydrobiol. Suppl., 63: 177-188.
- KRAMMER, K., 1982c. Valve morphology in the genus *Cymbella* C. A. Agardh. — J.-G. Helmcke & K. Krammer (eds.). Micromorphology of diatom valves. J. Cramer, Vaduz, vol. 11, 299 p.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT, 1985. Naviculaceae. — Bibliotheca Diatomologica, vol. 9. J. Cramer, Stuttgart, 230 p.
- KÜTZING, F. T., 1844. Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. — F. Fritsch, Nordhausen, 152 p., 30 pl.
- LANGE-BERTALOT, H., 1980. Ein Beitrag zur Revision der Gattungen *Rhoicosphenia* Grun., *Gomphonema* C. Ag., *Gomphoneis* Cl. — Bot. Notiser, 133: 585-594.
- LE COHU, R., 1985. Ultrastructure des diatomées de Nouvelle-Calédonie. Première partie. — Anns. Limnol., 21: 3-12.
- LORTIE, G., 1983. Les diatomées de la mer de Goldthwait dans la région de Rivière-du-Loup, Québec. — Géogr. phys. Quatern., 37: 279-296.
- MEDLIN, L. K., 1981. Effects of grazers on epiphytic diatom communities. — Pages 399-412 in R. Ross (ed.). Proceedings of the sixth symposium on recent and fossil diatoms. Otto Koeltz, Koenigstein, 487 p.
- NIKOLAJEV, V. A., 1969. Species novae Bacillariophytorum epiphyticorum marinorum. — Novitates Systematicae Plantarum non Vascularum, 6: 29-34.

- OKUNO, H., 1974. Freshwater diatoms. — J.-G. Helmcke, W. Krieger & J. Gerloff (eds.). Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. J. Cramer, Vaduz, vol. 9, 45 p., pl. 825-923.
- PATRICK, R. & C. W. REIMER, 1975. The diatoms of the United States, exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 2, part 1. — Monogr. Acad. nat. Sci., Philad., no. 13, 213 p.
- PERAGALLO, H. & M. PERAGALLO, 1897-1908. Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. — M. J. Tempère, Grez-sur-Loing, 492 p., 137 pl.
- POULIN, M. & A. CARDINAL, 1983. Sea ice diatoms from Manitounuk Sound, southeastern Hudson Bay (Québec, Canada). III. Family Cymbellaceae, Entomoneidaceae, Gomphonemataceae, and Nitzschaceae. — Can. J. Bot., 61: 107-118.
- POULIN, M., L. BÉRARD-TERRIAULT & A. CARDINAL, 1984. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 1. Cocconeioideae (Achnanthes, Achnanthaceae). — Naturaliste can., 111: 45-61.
- RAO, V. N. R. & J. LEWIN, 1976. Benthic marine diatom flora of False Bay, San Juan Island, Washington. — Syesis, 9: 173-213.
- SALAH, M. M., 1955. Some new diatoms from Blakeney Point (Norfolk). — Hydrobiologia, 7: 88-102.
- SCHMIDT, A., 1874-1959. Atlas der Diatomaceenkunde. — O. R. Reiland, Leipzig, 4 vols., 480 pl.
- SCHOEMAN, F. R., 1972. A further contribution to the diatom flora of sewage enriched waters in southern Africa. — Phycologia, 11: 239-245.
- SCHOEMAN, F. R. & R. E. M. ARCHIBALD, 1978. The diatom flora of southern Africa. No. 4. — CSIR Special Report WAT 50. Graphic Arts Division of the CSIR, Pretoria, 68 p.
- SCHOEMAN, F. R. & R. E. M. ARCHIBALD, 1979. The diatom flora of southern Africa. No. 5. — CSIR Special Report WAT 50. Graphic Arts Division of the CSIR, Pretoria, 65 p.
- SCHOEMAN, F. R. & R. E. M. ARCHIBALD, 1984a. *Amphora delphinea* L. W. Bailey: a light microscopical study of the type and other authenticated material. — Bacillaria, 7: 91-109.
- SCHOEMAN, F. R. & R. E. M. ARCHIBALD, 1984b. *Amphora castellata* Giffen as observed with the light and electron microscopes. — Bacillaria, 7: 111-134.
- SCHOEMAN, F. R., R. E. M. ARCHIBALD & P. J. ASHTON, 1984. The diatom flora in the vicinity of the Pretoria Salt Pan, Transvaal, Republic of South Africa. Part 3 (final). — S. Afr. J. Bot., 3: 191-207.
- SCHOEMAN, F. R., R. E. M. ARCHIBALD & P. A. SIMS, 1986. Observations on *Amphora* species (Bacillariophyceae) in the British Museum (National History). IV. Some species from the subgenus *Diplamphora* Cleve. — Cryptogamie, Algologie, 7: 9-21.
- SIMONSEN, R., 1960. Neue Diatomeen aus der Ostsee. 2. — Kieler Meeresforschungen, 16: 126-130.
- SIMONSEN, R., 1962. Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1: 1-144.
- STOERMER, E. F. & T. B. LADEWSKI, 1982. Quantitative analysis of shape variation in type and modern populations of *Gomphoneis herculeana*. — Nova Hedwigia, Beih., 73: 347-386.
- SULLIVAN, M. J., 1979. Taxonomic notes on epiphytic diatoms of Mississippi Sound, U.S.A. — Nova Hedwigia, Beih., 64: 237-249.
- TYNNI, R., 1978. Über Finnlands rezente und subfossile Diatomeen. 10. — Bull. Geol. Surv. Finland, 296: 1-55, 17 pl.
- VAN HEURCK, H., 1880-1885. Synopsis des diatomées de Belgique. — H. Van Heurck, Anvers, 235 p., 135 pl.
- VANLANDINGHAM, S. L., 1967-1979. Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Parts I-VIII. — J. Cramer, Vaduz.

LIVRES REÇUS*

ALCOCK, J., 1985. **Sonoran desert spring**. — The University of Chicago Press, Chicago, 194 p., 160 × 220 mm. Relié.

Chronique d'histoire naturelle présentant de façon vivante et colorée, les habitats, les plantes et les animaux du désert de Sonoran. Ce désert, dont la superficie est d'environ 260 000 kilomètres carrés, s'étend du Mexique à l'Arizona. La plus grande partie se trouve dans le sud de cet État. Le texte est agrémenté de nombreuses photographies, dont quelques-unes en couleurs.

ANDERSSON, F. & B. OLSSON (édit.), 1985. **An acid forest lake and its catchment**. — Publishing House of the Swedish Research Councils, Stockholm, 336 p., 195 × 270 mm. Relié, 49 \$ US.

Ce volume, le 37^e de la collection «Ecological Bulletins», regroupe 37 articles concernant le lac Gardsjon, en Suède, autour du thème de l'acidification. Un certain nombre de ces articles sont de nature plutôt descriptive — préalables nécessaires —, mais plusieurs autres touchent directement la dynamique des modifications apportées au lac par les processus d'acidification ou font l'examen même de ces processus, en particulier de ceux qui impliquent les sédiments comme l'intervention de l'aluminium comme tampon. Au plan écologique, la composition, la biomasse et la production du phytoplancton, des macrophytes, des épiphytes, du zooplancton et des insectes retiennent spécifiquement l'attention.

BOYD, R. & P. J. RICHERSON, 1985. **Culture and the evolutionary processes**. — The University of Chicago Press, Chicago, 331 p., 175 × 250 mm. Relié, 29,95 \$ US.

L'objet de cet ouvrage est l'évolution des cultures, au sens anthropologique du terme (selon l'une des 164 définitions dont parlent les auteurs): «Culture is information capable of affecting individuals' phenotypes which they acquire from other conspecifics by teaching or imitation». Sa perspective est celle de l'interaction entre la biologie et la culture. Plus précisément, les auteurs, l'un du domaine des sciences humaines, le second de celui des sciences naturelles, s'interrogent sur les liens qui existent entre les changements sociaux et les facteurs génétiques, psychologiques et sociologiques dans la mesure où leur action conjointe fait évoluer les sociétés et les cultures. Ils proposent des modèles mathématiques pour décrire les relations entre le comportement au jour le jour des individus (v.g. l'apprentissage) et celui des sociétés, à des échelles évidemment plus longues. De telles analyses ne pouvaient ignorer les débats de la sociobiologie, quand elle vise à expliquer les comportements humains.

BROWN, R. G. B., 1986. **Atlas révisé des oiseaux de mer de l'est du Canada**. — Service canadien de la faune, 115 p., 215 × 280 mm. Couverture souple.

Données quantitatives sur la répartition des oiseaux de mer au large de la côte est du Canada. Il s'agit d'une mise à jour des données publiées en 1975 par le Service canadien de la faune. En plus des renseignements sur les aires de reproduction et des cartes de répartition de chacune des espèces, le document présente un aperçu de l'océanographie de la région et des commentaires sur la prédation, sur la mortalité liée à la pêche commerciale et sur la pollution.

CAIRNS, J., Jr. (édit.), 1985. **Multispecies toxicity testing**. — Pergamon Press, New York, 261 p., 160 × 240 mm. Relié, 37,50 \$ US.

Comment vérifier par des épreuves biologiques les effets toxicologiques de diverses substances chimiques sur les populations végétales et animales? En procédant avec une seule espèce? En procédant avec plusieurs espèces? Les épreuves monospécifiques, qui permettent d'estimer les effets des contaminants sur la survie, la croissance, la reproduction et le comportement des organismes vivants, fournissent des réponses moins ambiguës que les épreuves multisécifiques, mais elles ignorent d'importants paramètres des populations, comme la prédation, la compétition, les flux énergétiques, etc. C'est l'objet de ce livre que de mettre en évidence l'intérêt, voire la nécessité, des épreuves multisécifiques pour une évaluation toxicologique plus complète et plus satisfaisante, d'en faire ressortir les difficultés, d'en préciser les exigences et d'en évaluer les coûts et la validité. Une part importante de cet ouvrage collectif porte sur la toxicologie aquatique, un seul chapitre traitant de la toxicité en milieux terrestres.

CAIRNS, J. Jr. & A. L. BUIKEMA, Jr. (édit.), 1984. **Restoration of habitats impacted by oil spills**. — Butterworth Publishers, Boston, 182 p., 160 × 240 mm. Relié.

Bien qu'il ne s'agisse pas d'une parution récente, ce petit livre, dont la publication nous avait échappé, mérite — même tardivement — d'être mentionné en raison de l'importance du sujet qui y est traité et de la rareté relative des analyses qui lui sont consacrées. La restauration (interventions correctives et réparatrices) et le rétablissement (processus de retour à la normale) des habitats qui ont été plus ou moins sévèrement endommagés ou détruits par les déversements de pétrole restent des questions très actuelles, principalement parce que l'on commence à disposer de données sur les effets à moyen terme des catastrophes antérieures. Les milieux côtiers qui ont retenu l'attention des auteurs des divers chapitres de ce livre sont les plus vulnérables: les zones rocheuses du littoral, les plages de sable, les marais salants et les récifs de coraux. Un chapitre traite spécifiquement des pêches commerciales. Un

* Notices préparées par Guy Lacroix

autre est consacré aux milieux terrestres de haute latitude.

DANSEREAU, P., 1985. **Essai de classification et de cartographie écologique des espaces.** — Études écologiques (Laboratoire d'écologie forestière, Université Laval, Québec), n° 10, 146 p., 174 × 247 mm. Cartonné, 15 \$.

Cet essai de classification écologique de Pierre Dansereau constitue la dixième parution de la collection «Études écologiques», dont l'objectif est de diffuser des monographies inédites dans le domaine de l'écologie fondamentale et appliquée. Ce qu'y propose l'auteur est un système permettant de répertorier les types d'occupation des espaces — expression que l'auteur préfère à «utilisation des espaces» —, en s'appuyant sur le mode de recyclage des ressources de chaque unité. Ce système, qui fait appel aux données des sciences naturelles et à celles des sciences humaines, utilise abondamment la cartographie pour en rendre compte d'une façon synthétique propice à l'élaboration des projets d'aménagement rationnel. Après en avoir présenté les fondements et en avoir précisé les concepts et les formules, l'auteur en démontre l'application à une aire imaginaire et à diverses aires réelles.

JOLIVET, P., 1986. **Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution.** — Éditions Boubée, Paris, 254 p., 165 × 245 mm. Relié.

Cet ouvrage de P. Jolivet porte sur les relations entre les plantes et les fourmis, principalement ces fourmis qui ne sauraient, pour plusieurs d'entre elles, vivre sans «leurs» plantes, puis qu'elles leur sont strictement inféodées, comme le souligne Pierre-Paul Grassé dans un avant-propos. La fonction myrmécophile est vraisemblablement une symbiose. L'auteur répertorie ces associations, les classe, en examine la structure et la solidité, en fait une analyse au plan morpho-évolutif et au plan physiologique. Dans un dernier chapitre, il discute de l'importance des fourmis en agriculture et de leur potentiel comme instrument de lutte biologique. Ce livre, imprimé sur papier glacé et rehaussé de 33 photographies en couleurs, souffre cependant — même l'auteur d'une notice se doit de le souligner — d'un certain manque de rigueur éditoriale par ses nombreuses coquilles, v.g. des fougères, des centimètres, des fourmillières, des espèces, des régles, etc.

KINGSLAND, S. E., 1985. **Modeling nature. Episodes in the history of population ecology.** — The University of Chicago Press, Chicago, 267 p., 155 × 235 mm. Relié, 27,50 \$ US.

L'écologie des populations s'intéresse aux interactions entre les populations et le milieu, particulièrement aux interactions qui débouchent sur l'organisation des individus en communautés ou en écosystèmes. L'écologie des populations s'intéresse aussi aux interactions entre organismes dans les réseaux trophiques, alors qu'ils sont en situation de compétition ou de coopération. Ce domaine très complexe de l'écologie s'est graduellement développé, et de façon plutôt classique, à partir d'observations, de mesures sur le terrain et à partir d'expérimentations en laboratoire. C'est assez

tardivement que la modélisation est intervenue pour tenter d'intégrer les concepts nés de l'analyse théorique et les valeurs produites par les observations et les expériences. Elle a rapidement suscité des polémiques, certains estimant que simplification extrême requise dans l'élaboration des modèles mathématiques était incompatible avec la haute complexité des interactions que ces modèles devaient permettre de mieux comprendre. Ce livre retrace le cheminement de la modélisation mathématique dans l'évolution des connaissances qui l'ont accompagné et en présente les principaux artisans.

LEVINE, N. D. & V. IVENS, 1986. **The coccidian parasites (Protozoa, Apicomplexa) of Artiodactyla.** — University of Illinois Press, Urbana, 265 p., 150 × 226 mm. Couverture souple.

Cette étude porte sur les coccidies, parasites des artiodactyles, ordre de mammifères, constitué de 9 familles, 79 genres, 192 espèces, parmi lesquelles l'on retrouve le porc domestique, le chameau, la girafe, l'antilope, le bison, le bœuf, etc. Elle fournit, en plus de la taxonomie, de la morphologie et des renseignements sur les hôtes, de nombreux détails sur la reproduction, la pathogénie et l'immunologie.

LIKENS, G. E. (édit.), 1985. **An ecosystem approach to aquatic ecology. Mirror Lake and its environment.** — Springer-Verlag, New York, 516 p., 200 × 272 mm. Relié, 49 \$ US.

Dans sa préface, Gene E. Likens pose la question que fait surgir le sous-titre de ce livre de plus de 500 pages : pourquoi étudier un petit lac du New Hampshire (superficie de 15 hectares; profondeur maximale de 11 mètres) et, surtout, pourquoi écrire un livre à son sujet? La réponse est sans doute dans l'ampleur des études qui y furent menées et dans la valeur en quelque sorte exemplaire qu'elles comportent. L'analyse y est poussée dans de multiples directions (physique, biogéochimique, écologique) et les interprétations touchant la structure et le fonctionnement de cet écosystème continental sont placées dans une perspective globale. Les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du lac Mirror sont exposées et discutées en détail dans les 300 premières pages; les considérations plus synthétiques et plus largement interprétatives occupent une part importante des pages qui restent.

OZENDA, P., 1985. **La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.** — Masson, Paris, 344 p., 179 × 246 mm. Relié, 250 F.

Cet ouvrage que son auteur préfère qualifier d'essai plutôt que de *traité*, tente de «dégager, écrit-il dans son avant-propos, un modèle biogéographique de portée générale et d'en montrer l'application possible, aussi bien d'ailleurs que les limites, dans le cadre encore plus large des montagnes européennes». Pour y parvenir, l'auteur s'appuie sur une documentation considérable (la bibliographie comprend plus de 450 titres), mais après avoir fait une sélection visant à éliminer les références périmées et les documents même récents ne comportant pas d'apport suffisamment original, au profit des ouvrages de nature synthétique. L'étude se

déploie en treize chapitres abondamment illustrés (219 figures). Plusieurs d'entre eux présentent le milieu naturel, la flore et ses origines, le manteau forestier, les grandes divisions biogéographiques, les différents étages (le Collinéen, le Montagnard, le Subalpin, l'Alpin et le Nival) ou analysent les rapports entre l'homme et la végétation. D'autres chapitres examinent les relations des Alpes avec les chaînes de montagnes adjacentes ou périphériques. Le dernier chapitre du livre propose un le «modèle alpin», cadre général d'interprétation de la végétation de l'ensemble des Alpes et des chaînes périphériques.

PENKA, M., M. VYSKOT, E. KLIMO & F. VASICEK, 1985. **Floodplain forest ecosystem. I. Before water management measures.** — Elsevier, Amsterdam, 466 p., 175 × 240 mm. Relié, 101,75 \$ US.

Les forêts des plaines d'inondation de l'Europe centrale ont une grande importance au plan commercial, quand elles se trouvent dans des conditions favorables à la production d'essences à bonne valeur économique, ou au plan récréatif, dans les autres cas. Ces forêts ont cependant une importance tout aussi grande au plan des conditions climatiques, notamment par leur rôle sur l'évaporation, l'absorption de chaleur ou à l'égard de la protection contre les vents. Les changements générés par l'activité passée et présente des humains (exploitation, amputations de surfaces plus ou moins grandes aux fins de l'agriculture, etc.) ne sont pas sans conséquences écologiques. Dans la foulée des programmes internationaux comme le Programme biologique international ou l'homme et la biosphère, un groupe de spécialistes de la Tchécoslovaquie a entrepris de mener une vaste étude dans les forêts situées le long des rivières Dyje et Morava, dans le but d'en mieux comprendre le fonctionnement comme écosystèmes, tant en conditions naturelles qu'en conditions de perturbations ou d'altérations par l'activité de l'homme. Ce sont les principaux résultats de cette étude qui sont présentés dans cet ouvrage par les auteurs en titre et quelques-uns de leurs collègues.

REISE, K., 1985. **Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions.** — Springer-Verlag, Berlin, 191 p., 170 × 248 mm. Relié.

Cinquante-quatrième de la collection «Ecological studies» de la réputée maison d'édition, ce volume est essentiellement consacré aux études expérimentales «in situ», portant sur les interactions biologiques provoquées par la suppression ou l'addition d'éléments biologiques à un milieu marin naturel et aux conséquences d'une telle suppression ou d'un tel ajout en référence aux conditions du même milieu naturel. En milieu marin, ces expériences ne sont possibles qu'en faible profondeur, dans les milieux fortement influencés par le rythme alternatif des marées, par exemple les lagunes, les marais salants ou les mangroves. L'auteur s'applique à présenter les conceptions, la méthodologie, les résultats et la signification de telles expériences dans la mer de Wadden, partie intégrante du système océanographique et écologique de la Mer du Nord. L'accent est fortement placé sur les relations prédateur-proie, mais on y met également en relief certains effets

positifs particuliers, comme ceux de l'irrigation ou de la fertilisation des sédiments, générées par l'activité de divers organismes.

RUDWICK, M. J. S., 1985. **The great Devonian controversy.** — University of Chicago Press, Chicago, 494 p., 185 × 265 mm. Relié.

Ce livre très dense qui a comme sous-titre «The shaping of scientific knowledge among gentlemanly specialists» relate, avec abondance de détails et en se fondant sur des sources documentaires très diversifiées (lettres personnelles, notes de terrain, comptes rendus de réunions, etc.), les grands moments de la célèbre polémique du Dévonien. Né de simples problèmes de datation de certains fossiles dans le Devon, en Angleterre, le débat s'est rapidement étendu à l'ensemble de la communauté des géologues et paléontologues. Après en avoir présenté le contexte intellectuel de l'époque (partie I), notamment le rôle des grandes sociétés savantes, l'auteur nous montre comment la controverse du Dévonien est rapidement devenue publique et quels en furent les tenants et les aboutissants (partie II). La troisième partie fait une analyse des implications plus profondes d'une telle agitation sur la vie scientifique. Un tel ouvrage écrit dans les meilleures traditions de l'histoire de la science ne pourra, par ses implications paléontologiques, laisser les biologistes — et en particulier les systématiciens — indifférents.

SCHALLER, G. B., H. JINCHU, P. WENSHI & Z. JING, 1985. **The giant pandas of Wolong.** — The University of Chicago Press, Chicago, 298 p., 180 × 250 mm. Relié.

Afin de sauver de l'extinction le panda géant (*Ailuropoda melanoleuca*), le gouvernement de la Chine et le «World Wildlife Fund» ont conclu, en 1980, une entente visant à réaliser une étude complète de l'histoire naturelle du panda géant de la Réserve naturelle de Wolong située dans les montagnes du Tibet. Ce livre constitue le premier compte rendu des travaux menés dans le cadre de cette entente. Il comporte une information inédite de première main sur l'alimentation du panda géant, ses déplacements, ses différentes activités, son comportement social et sur la dynamique des populations. L'un des derniers chapitres aborde la question de sa position systématique et fait état des controverses qu'elle a suscitées (ours ou raton-laveur?) et continent de susciter. Le dernier chapitre analyse les problèmes liés à la conservation de ce fascinant herbivore, qu'il s'agisse de l'influence des activités humaines, de la dynamique du bambou, sa principale nourriture, ou de la consanguinité qui réduit la diversité génétique.

SMITH, R. J. F., 1985. **The control of fish migration.** — Springer-Verlag, Berlin, 243 p., 170 × 248 mm. Relié, 49,50 \$ US.

Les migrations des poissons, si l'on s'en réfère au nombre de documents écrits qui en traitent, sont des phénomènes bien connus. Comme le souligne cependant l'auteur de l'étude présentée en rubrique, une part substantielle de la documentation disponible a trait aux poissons d'eau douce ou aux poissons des eaux littorales, laissant peu comprises les migrations des pois-

sons dans la Province océanique. De façon plus générale — peu importe le milieu —, la connaissance des facteurs et des mécanismes qui régissent les migrations des poissons est très inégale. Ce que propose l'auteur en se fondant sur les études expérimentales, c'est une analyse des principales coordonnées des migrations, des stimulus de tous ordres (mécaniques, physiques, chimiques, biologiques, etc.) qui interagissent pour déterminer la direction, la distance et le moment des migrations. Les divers chapitres du volume touchent le rôle de la lumière, des substances chimiques, des stimulus mécaniques (v.g. la pression, les courants, les marées, les sons, etc.), la température, les stimulus électriques et magnétiques et les composantes génétiques.

VAN ZYLL DE JONG, C. G., 1986. **A systematic study of recent bison, with particular consideration of the wood bison (*Bison bison athabasca* Rhoads 1898).** — Publications in Natural Sciences, National Museums of Canada, 67 p., 191 × 254 mm.

Études sur les problèmes relatifs à la variation géographique et à la sous-spéciation des bisons contemporains. Selon l'auteur, le bison actuel d'Amérique du Nord aurait eu comme ancêtre la forme bérigienne et la forme méridionale. Le *Bison bison athabasca* aurait conservé des caractéristiques ancestrales marquées.

WALTER, H., 1985. **Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere. Third English edition.** — Springer-Verlag, Berlin 318 p., 154 × 231 mm. Couverture souple.

La première édition de cet ouvrage date de 1973, sous le titre «Vegetation und Klimazonen». Elle fut suivie de 4 autres éditions en langue allemande et de plusieurs éditions en langue anglaise, dont celle que nous annonçons ici. L'auteur présente dans cet ouvrage sa

vision de la végétation mondiale, selon neuf zones climatiques, les *zonobiomes*. Il fait intervenir la notion de *zonoécotones*, définis comme des aires «of ecological tension over which one type of vegetation is gradually replaced by another» et des divisions tenant compte de la présente des montagnes — donc du plan vertical —, les *orobiomes*. Les premiers chapitres de l'ouvrage présentent les fondements généraux de cette classification; les neuf chapitres suivants constituent une analyse détaillée des divers zonobiomes et zonoécotones. Dans sa préface, l'auteur indique que cette édition comporte plusieurs additions et révisions par rapport aux éditions antérieures.

WALTER, H. & S. W. BRECKLE, 1985. **Ecological systems of the geobiosphere. 1. Ecological principles in global perspective.** — Springer-Verlag, Berlin, 242 p., 169 × 248 mm. Relié.

L'édition originale de cet ouvrage a paru en 1983, sous le titre «Ökologie der Erde. Band 1.». Il est le premier d'une série de trois études qui considèrent les écosystèmes terrestres dans une perspective globale. Le premier tome discute des problèmes écologiques en termes généraux. Il définit une zonation écologique de la géobiosphère, présente les notions de zonobiome, de zonoécotone, d'orobiome, de pédobiome et eubiome pour ensuite décrire les principales caractéristiques des écosystèmes terrestres. Les chapitres qui suivent sont consacrés à une discussion sur le rôle fondamental de la température et de l'humidité, des aspects écologiques de la production primaire en régions humides et en régions arides, de la compétition et de ses implications, des successions végétales et de la constance relative des habitats. En faisant cette synthèse et cet examen des événements écologiques à grande échelle, l'auteur dit vouloir rejoindre de façon particulière les besoins de l'enseignement universitaire en écologie végétale, sans doute de deuxième et troisième cycles.

LE
NATURALISTE
CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113
1986

UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

LE NATURALISTE CANADIEN

Revue d'écologie et de systématique

CN ISSN 0028-0798

RÉDACTEUR

GUY LACROIX

RÉDACTEUR-ADJOINT

PIERRE MORISSET

ADMINISTRATEUR

ANDRÉ CARDINAL

COMITÉ DE RÉDACTION

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

CYRILLE BARRETTE, *Département de biologie, Université Laval*

PIERRE BELLEFLEUR, *Département des sciences forestières, Université Laval*

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

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

EDWIN BOURGET, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

ROBERT GAUTHIER, *Herbier Louis-Marie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation, Université Laval*

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

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

JEREMY MCNEIL, *Département de biologie, Université Laval*

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

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

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

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

Toute correspondance touchant les abonnements doit être adressée aux Presses de l'Université Laval, Case postale 2447, Québec G1K 7R4. L'abonnement annuel est de \$19 (personnel), \$21 (personnel, étranger) et \$38 (collectif, multi-user). Le numéro régulier se vend \$6.

LE NATURALISTE CANADIEN
Revue d'écologie et de systématique

TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 113

Numéro 1

BARRON, J.R. A revision of the Nearctic species of <i>Rhorus</i> (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ctenopelmatinae)	1-37
LEVESQUE, C. & G.-Y. LEVESQUE Activité et succession saisonnière de coléoptères épigés d'une forêt décidue du sud du Québec	39-46
LÉVESQUE, H. & R. McNEIL Déplacements du pigeon biset (<i>Columba livia</i>) dans le Vieux-Port de Montréal	47-54
CHADWICK, E.M.P. & C.E. LÉGER Avalaison des tacons (<i>Salmo salar</i> L.) dans une petite rivière de Terre-Neuve	55-60
SERGEANT, D. Present status of white whales <i>Delphinapterus leucas</i> in the St. Lawrence Estuary	61-81
GILKINSON, K.D., J.M. GREEN & D.W. KEATS Shallow water marine benthic molluscs (Bivalvia, Gastropoda, Amphineura) collected in the vicinity of the Nuvuk Islands, Northwest Territories, Canada	83-89
OUELLET, Y. & D. MALTAIS Modélisation de la marée et des vagues de tempête dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent	91-101

COMMUNICATION BRÈVE

HUDSON, J.H. & V.L. HARMS <i>Carex rufo</i> to be withdrawn from the flora of Saskatchewan	103-104
---	---------

REVUE DES LIVRES

DIONNE, J.-C. Notions de géologie avec exemples de Québec (B. Landry & Mercier)	105
FITZGERALD, G.J. Sperm competition and the evolution of animal mating system (R.L. Smith, édit.)	105-106
GÉHU, J.-M. Plantes sauvages du bord de la mer (Fleurbec)	106

Numéro 2

VÉZINA, L., C.-J. BOUCHARD & H.-P. THERRIEN Croissance et développement de la petite oseille (<i>Rumex acetosella</i> L.)	107-114
DOYON, D., C.-J. BOUCHARD & R. NÉRON Répartition géographique et importance dans les cultures de quatre adventices du Québec: <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Amaranthus powellii</i> , <i>Acalypha rhomboïdea</i> et <i>Panicum dichotomiflorum</i>	115-123
BOUCHARD, A.R. La végétation, les sols et la productivité fruitière de <i>Vaccinium angustifolium</i> et <i>V. myrtilloïdes</i> dans les bleuétières du Saguenay — Lac-Saint-Jean	125-133

GIROUX, M.	
Effets des doses et des modes d'apport du magnésium en relation avec la fumure K de la pomme de terre	135-142
DESCHÈNES, J. & J.-B. SÉRODES	
Recyclage des métaux et du phosphore par <i>Sirpus americanus</i> et <i>Spartina alterniflora</i> dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent (Québec)	143-151
LUCEY, W.P., J. DENISEGER & A. AUSTIN	
A comparison of algal periphyton communities developed on artificial substrata in two dissimilar containment systems	153-165
CARDINAL, A., M. POULIN & L. BÉRARD-TERRIAULT	
Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec 5. Naviculales, Naviculaceae; les genres <i>Donkinia</i> , <i>Gyrosigma</i> et <i>Pleurosigma</i>	167-190
AITKEN, A. & R. GILBERT	
The biota of intertidal flats at Pangnirtung Fiord, Baffin Island, Northwest Territories	191-200
LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT	
Cycle de développement et distribution de <i>Sphaerium corneum</i> (Linné, 1758) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) dans le lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec)	201-210
REDDIN, D.G. & J.B. DEMPSON	
Origin of Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i> L.) caught at sea near Nain, Labrador	211-218
DE LAFONTAINE, Y.	
Useful morphometric index for the identification of northern blennioid larval fishes	219-222

Numéro 3

Études biologiques du comportement *Biological studies of behavior*

MAGNAN, P.	
Avant-propos	224
PITCHER, T.J.	
Predators and food are the keys to understanding fish shoals: a review of recent experiments	225-233
FITZGERALD, G.J., H. GUDERLEY & M. BLOUIN	
The effect of temperature upon the aggressive behavior of male sticklebacks (<i>Gasterosteidae</i>)	235-240
GODIN, J.-G.J.	
Antipredator function of schooling in teleost fishes: a selective review	241-250
LAROCHELLE, R. & G. BARON	
Discrimination des odeurs d'espèces différentes chez la musaraigne à queue courte <i>Blarina brevicauda</i> (Say)	251-256
COTNOIR, P.A., J.P. BEAUGRAND & C. GOULET	
Des différences liées au sexe dans les stratégies de répartition spatiale chez des poissons porte-épée (<i>Xiphophorus helleri</i>) maintenus en captivité	257-262
OUELLET, J.-P. & J. FERRON	
L'utilisation de l'espace par la marmotte commune (<i>Marmotta monax</i>)	263-273
PRÉVOST, L. & J.P. BEAUGRAND	
Effects of hypothermia on maternal responsiveness in mice (<i>Mus Musculus</i>)	275-280
MICHAUD, G. & J. FERRON	
Étude comparative des techniques de quête alimentaire de quatre espèces d'oiseaux limicoles	281-292

Numéro 4

BOUSQUET, Y.	
Observations on the life cycle of some species of <i>Pterostichus</i> (Coleoptera: Carabidae) occurring in northeastern North America	295-307
WESLEY, S.L., N.M. HILL & S.P. VANDER KLOET	
Seed bank of <i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton on managed and unmanaged barrens in Nova Scotia	309-316

BERNARD, J.-P. & R. GAUTHIER	
Observations sur le <i>Geum urbanum</i> L. dans la région de Québec et description de deux hybrides	317-324
DUBÉ, M.	
La répartition de <i>Festuca pratensis</i> Hudson et de <i>F. arundinacea</i> Schreber (Poaceae) dans l'est du Canada	325-330
CAYOUILLE, J.	
Innovations taxonomiques et observations sur la flore vasculaire du Nouveau-Québec	331-336
LALANDE, H., H. ANTOUN, T. PARÉ & P. JOYAL	
Effets de l'inoculation avec des souches du <i>Rhizobium leguminosarum</i> biovar <i>phaseoli</i> sur le rendement et la teneur en azote du haricot (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	337-346
MORIN, H	
La régénération de l'épinette blanche dans les étages montagnard, subalpin et alpin au mont Jacques-Cartier, Québec	347-354
DARBYSHIRE, S.J. & S.G. AIKEN	
<i>Zizania aquatica</i> var. <i>brevis</i> (Poaceae): a 1983 distribution survey and a scanning electron microscope study of epidermal features	355-360
SAYIGH, L. & R. MORIN	
Summer diet and daily consumption of periphyton of the longnose sucker, <i>Catostomus catostomus</i> , in the lower Matamek River, Québec	361-368
OUELLET, Y. & P. DUPUIS	
Effets de la coupure de la rivière Eastmain (Baie James) sur son régime hydrodynamique estuarien	369-381
CUNJAK, R.A., G. POWER & D.R. BARTON	
Reproductive habitat and behaviour of anadromous arctic char (<i>Salvelinus alpinus</i>) in the Koroc River, Québec,	383-387
PINEL-ALLOUL, B. & G. MÉTHOT	
Benthos intertidal de la baie de Penouille, Gaspé (Québec): relation entre la structure des peuplements et les facteurs du milieu	389-404
BÉRARD-TERRIAULT, L., A. CARDINAL & M. POULIN	
Les diatomées (Bacillariophyceae) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 6. Naviculales: Cymbellaceae et Gomphonemaceae	405-429
LIVRES REÇUS	431-434

INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

AIKEN, S.G. (voir DARBYSHIRE, S.J. & S.G. AIKEN)	355-360
AITKEN, A. & R. GILBERT. The biota of intertidal flats at Pangnirtung Fiord, Baffin Island, Northwest Territories	191-200
ANTOUN, H. (voir LALANDE, H., H. ANTOUN, T. PARÉ & P. JOYAL)	337-346
AUSTIN, A. (voir LUCEY, W.P., J. DENISEGER & A. AUSTIN)	153-165
BARON, G. (voir LAROCHELLE, R. & G. BARON)	251-256
BARRON, J.R. A revision of the Nearctic species of <i>Rhorus</i> (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ctenopelmatinae)	1-37
BARTON, D.R. (voir CUNJAK, R.A., G. POWER & D.R. BARTON)	383-387
BEAUGRAND, J.P. (voir COTNOIR, P.A., J.P. BEAUGRAND & C. GOULET)	257-262
BEAUGRAND, J.P. (voir PRÉVOST, L. & J.P. BEAUGRAND)	275-280
BÉRARD-TERRIAULT, L. (voir CARDINAL, A., M. POULIN & L. BÉRARD-TERRIAULT)	167-190
BÉRARD-TERRIAULT, L., A. CARDINAL & M. POULIN. Les diatomées (Bacillariophyceae) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 6. Naviculales: Cymbellaceae et Gomphonemaceae	405-429
BERNARD, J.-P. & R. GAUTHIER. Observations sur le <i>Geum urbanum</i> L. dans la région de Québec et description de deux hybrides	317-324
BLOUIN, M. (voir FITZGERALD, G.J., H. GUDERLEY & M. BLOUIN)	235-240
BOUCHARD, A.R. La végétation, les sols et la productivité fruitière de <i>Vaccinium angustifolium</i> et <i>V. myrtilloides</i> dans les bleuétières du Saguenay — Lac-Saint-Jean	125-133
BOUCHARD, C.-J. (voir VÉZINA, L., C.-J. BOUCHARD & H.-P. THERRIEN)	107-114
BOUCHARD, C.-J. (voir DOYON, D., C.-J. BOUCHARD & R. NÉRON)	115-123
BOUSQUET, Y. Observations on the life cycle of some species of <i>Pterostichus</i> (Coleoptera: Carabidae) occurring in northeastern North America	295-307
CARDINAL, A., M. POULIN & L. BÉRARD-TERRIAULT. Les diatomées benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec 5. Naviculales, Naviculaceae; les genres <i>Donkinia</i> , <i>Gyrosigma</i> et <i>Pleurosigma</i>	167-190
CARDINAL, A. (voir BÉRARD-TERRIAULT, L., A. CARDINAL & M. POULIN)	405-429
CAYOUILLE, J. Innovations taxonomiques et observations sur la flore vasculaire du Nouveau-Québec	331-336
CHADWICK, E.M.P. & C.E. LÉGER. Avalaison des tacons (<i>Salmo salar</i> L.) dans une petite rivière de Terre-Neuve	55-60
COTNOIR, P.A., J.P. BEAUGRAND & C. GOULET. Des différences liées au sexe dans les stratégies de répartition spatiale chez des poissons porte-épée (<i>Xiphophorus helleri</i>) maintenus en captivité	257-262
CUNJAK, R.A., G. POWER & D.R. BARTON. Reproduction habitat and behaviour of anadromous arctic char (<i>Salvelinus alpinus</i>) in the Koroc River, Québec	383-387
DARBYSHIRE, S.J. & S.G. AIKEN. <i>Zizania aquatica</i> var. <i>brevis</i> (Poaceae): a 1983 distribution survey and a scanning electron microscope study of epidermal features	355-360
DE LAFONTAINE, Y. Useful morphometric index for the identification of northern blennioid larval fishes	219-222
DEMPSON, J.B. (voir REDDIN, D.G. & J.B. DEMPSON)	211-218
DENISEGER, J. (voir LUCEY, W.P., J. DENISEGER & A. AUSTIN)	153-165
DESCHÊNES, J. & J.-B. SÉRODES. Recyclage des métaux et du phosphore par <i>Scirpus americanus</i> et <i>Spartina alterniflora</i> dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent (Québec)	143-151
DIONNE, J.-C. Notions de géologie avec exemples du Québec (B. Landry & M. Mercier)	105
DOYON, D., C.-J. BOUCHARD & R. NÉRON. Répartition géographique et importance dans les cultures de quatre adventices du Québec: <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Amaranthus powellii</i> , <i>Acalypha rhomboïdea</i> et <i>Panicum dichotomiflorum</i>	115-123
DUBÉ, M. La répartition de <i>Festuca pratensis</i> Hudson et de <i>F. arundinacea</i> Schreber (Poaceae) dans l'est du Canada	325-330
DUPUIS, P. (voir OUELLET, Y. & P. DUPUIS)	369-381
FERRON, J. (voir OUELLET, J.-P. & J. FERRON)	263-273
FERRON, J. (voir MICHAUD, G. & J. FERRON)	281-292
FITZGERALD, G.J. Sperm competition and the evolution of animal mating system (R.L. Smith, édit.)	105-106
FITZGERALD, G.J., H. GUDERLEY & M. BLOUIN. The effect of temperature upon the aggressive behavior of male sticklebacks (Gasterosteidae)	235-240
GAUTHIER, R. (voir BERNARD, J.-P. & R. GAUTHIER)	317-324
GEHU, J.-M. Plantes sauvages du bord de la mer (Fleurbec)	106

GILBERT, R. (voir AITKEN, A. & R. GILBERT)	191-200
GILKINSON, K.D., J.M. GREEN & D.W. KEATS. Shallow water marine benthic molluscs (Bivalvia, Gastropoda, Amphineura) collected in the vicinity of the Nuvuk Islands, Northwest Territories, Canada	83-89
GIROUX, M. Effets des doses et des modes d'apport du magnésium en relation avec la fumure K de la pomme de terre	135-142
GODIN, J.-G.J. Antipredator function of shoaling in teleost fishes: a selective review	241-250
GOULET, C. (voir COTNOIR, P.A., J.P. BEAUGRAND & C. GOULET)	257-262
GREEN, J.M. (voir GILKINSON, K.D., J.M. GREEN & D.W. KEATS)	83-89
GUDERLEY, H.J. (voir FITZGERALD, G.J., H. GUDERLEY & M. BLOUIN)	235-240
HARMS, V.L. (voir HUDSON, J.H. & V.L. HARMS)	103-104
HILL, N.M. (voir WESLEY, S.L., N.M. HILL & S.P. VANDER KLOET)	309-316
HUDSON, J.H. & V.L. HARMS. <i>Carex rufo</i> to be withdrawn from the flora of Saskatchewan ...	103-104
JOYAL, P. (voir LALANDE, H., H. ANTOUN, T. PARÉ & P. JOYAL)	337-346
KEATS, D.W. (voir GILKINSON, K.D., J.M. GREEN & D.W. KEATS)	83-89
LALANDE, H., H. ANTOUN, T. PARÉ & P. JOYAL. Effets de l'inoculation avec des souches du <i>Rhizobium leguminosarum</i> biovar <i>phaseoli</i> sur le rendement et la teneur en azote du haricot (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	337-346
LAROCHELLE, R. & G. BARON. Discrimination des odeurs d'espèces différentes chez la musaraigne à queue courte <i>Blarina brevicauda</i> (Say)	251-256
LÉGER, C.E. (voir CHADWICK, E.M.P. & C.E. LÉGER)	55-60
LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT. Cycle de développement et distribution de <i>Sphaerium corneum</i> (Linné, 1758) (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae) dans le lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec)	201-210
LEVESQUE, C. & G.-Y. LEVESQUE. Activité et succession saisonnière de coléoptères épigés d'une forêt décidue du sud du Québec	39-46
LEVESQUE, G.-Y. (voir LEVESQUE, C. & G.-Y. LEVESQUE)	39-46
LÉVESQUE, H. & R. McNEIL. Déplacements du pigeon biset (<i>Columba livia</i>) dans le Vieux-Port de Montréal	47-54
LUCEY, W.P., J. DENISEGER & A. AUSTIN. A comparison of algal periphyton communities developed on artificial substrata in two dissimilar containment systems	153-165
McNEIL, R. (voir LÉVESQUE, H. & R. McNEIL)	47-54
MALTAIS, D. (voir OUELLET, Y. & D. MALTAIS)	91-101
MÉTHOT, G. (voir PINEL-ALLOUL, B. & G. MÉTHOT)	389-404
MICHAUD, G. & J. FERRON. Étude comparative des techniques de quête alimentaire de quatre espèces d'oiseaux limicoles	281-292
MORIN, H. La régénération de l'épinette blanche dans les étages montagnard, subalpin et alpin au mont Jacques-Cartier, Québec	347-354
MORIN, R. (voir SAYIGH, L. & R. MORIN)	361-368
NÉRON, R. (voir DOYON, D., C.-J. BOUCHARD & R. NÉRON)	115-123
OUELLET, J.-P. & J. FERRON. L'utilisation de l'espace par la marmotte commune (<i>Marmota monax</i>)	263-273
OUELLET, Y. & D. MALTAIS. Modélisation de la marée et des vagues de tempête dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent	91-101
OUELLET, Y. & P. DUPUIS. Effets de la coupure de la rivière Eastmain (Baie James) sur son régime hydrodynamique estuarien	369-381
PARÉ, T. (voir LALANDE, H., H. ANTOUN, T. PARÉ & P. JOYAL)	337-346
PINEL-ALLOUL, B. & G. MÉTHOT. Benthos intertidal de la baie de Penouille, Gaspé (Québec): relation entre la structure des peuplements et les facteurs du milieu	389-404
PITCHER, T.J. Predators and food are the keys to understanding fish shoals: a review of recent experiments	225-233
POULIN, M. (voir CARDINAL, A., M. POULIN & L. BÉRARD-TERRIAULT)	167-190
POULIN, M. (voir BÉRARD-TERRIAULT, L., A. CARDINAL & M. POULIN)	405-429
POWER, G. (voir CUNJAK, R.A., G. POWER & D.R. BARTON)	383-387
PRÉVOST, L. & J.P. BEAUGRAND. Effects of hypothermia on maternal responsiveness in mice (<i>Mus Musculus</i>)	275-280
REDDIN, D.G. & J.B. DEMPSON. Origin of Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i> L.) caught at sea near Nain, Labrador	211-218
SAYIGH, L. & R. MORIN. Summer diet and daily consumption of periphyton of the longnose sucker, <i>Castostomus catostomus</i> , in the lower Matamek River, Québec	361-368
SERGEANT, D. Present status of white whales <i>Delphinapterus leucas</i> in the St. Lawrence Estuary	61-81
SÉRODES, J.-B. (voir DESCHÈNES, J. & J.-B. SÉRODES)	143-151
TERRIEN, H.-P. (voir VÉZINA, L., C.-J. BOUCHARD & H.-P. TERRIEN)	107-114
VAILLANCOURT, G. (voir LETARTE, Y. & G. VAILLANCOURT)	201-210

VANDER KLOET, S.P. (voir WESLEY, S.L., N.M. HILL & S.P. VANDER KLOET)	309-316
VÉZINA, L., C.-J. BOUCHARD & H.-P. THERRIEN. Croissance et développement de la petite oseille (<i>Rumex acetosella</i> L.)	107-114
WESLEY, S.L. N.M. HILL & S.P. VANDER KLOET. Seed banks of <i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton on managed and unmanaged barrens in Nova Scotia	309-316

DIRECTIVES AUX AUTEURS

ORIENTATION DE LA REVUE

Le *Naturaliste canadien* (*Revue d'écologie et de systématique*) publie des articles inédits, rédigés en français ou en anglais, découlant de travaux de recherche en écologie fondamentale et appliquée, en systématique et dans certains domaines apparentés. Tout manuscrit soumis est l'objet d'une évaluation externe par des pairs.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

Les manuscrits, dactylographiés à double interligne sur le recto de feuilles de 21,5 × 28 cm, seront expédiés en quatre exemplaires à l'adresse suivante: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

Les éléments du manuscrit sont les suivants: (1) le titre, le nom de l'auteur, le nom et l'adresse de l'institution à laquelle appartient l'auteur; (2) un titre courant d'un maximum de 60 lettres et espaces; (3) un résumé français et un résumé anglais; (4) le texte; (5) sur des feuilles séparées, les tableaux (numérotés en chiffres romains) et les légendes des figures (numérotées en chiffres arabes).

TEXTE

La Direction de la revue recommande le plan suivant: résumé, *abstract*, introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion, remerciements et références bibliographiques.

On tiendra compte des remarques suivantes: (1) les caractères soulignés d'un trait simple sont composés en italique; (2) les notes inframarginales doivent être réduites à un strict minimum et numérotées consécutivement; (3) pour les unités de mesure, on doit utiliser le SI (système international d'unités).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Elles sont indiquées dans le texte par le nom de l'auteur et l'année de publication. Dans la liste, à la fin du manuscrit, elles sont citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, en s'inspirant de la présentation suivante:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des don-

nées écologiques. — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Les titres des périodiques doivent être abrégés selon «World List of Scientific Periodicals».

ILLUSTRATIONS

Les photographies doivent être tirées sur papier glacé et fortement contrastées. On regroupe, autant que possible, les photographies sur une même planche, en les collant sur un carton rigide, sans oublier de les numéroter proprement et lisiblement au coin droit. Quatre séries sont requises.

Les dessins doivent être faits à l'encre de Chine sur papier à dessin blanc. Le lettrage doit être fait à l'aide d'un appareil à dessin ou l'équivalent (mais non à la machine à écrire ou par l'imprimante d'un ordinateur). Il doit être suffisamment grand pour avoir, après la réduction finale, au moins 2 mm de hauteur. En plus de l'original, on est prié de fournir trois copies de chacun des graphiques.

Dans le cas des dessins et des photographies, bien tenir compte de leur réduction à un format ne dépassant pas 12,5 × 20 cm, légende comprise.

On présentera la liste des légendes sur une page séparée. On indiquera cependant à l'endos des photographies et des dessins le nom de l'auteur et le numéro de figure.

FRAIS

La revue n'impose aucune charge aux auteurs, mais elle invite ceux qui le peuvent à contribuer aux frais de publication.

Par ailleurs, la Direction de la revue limite ses frais de clichage à trois clichés par article et ses frais de composition de tableaux à trois tableaux par article. Les clichés additionnels, les hors-textes, les tableaux démesurés ou trop denses, de même que les corrections d'auteur, sont entièrement à la charge des auteurs.

TIRÉS À PART

La revue offre gracieusement vingt-cinq tirés à part de chaque article.

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

EDITORIAL POLICY

Are considered for publication in "*Le Naturaliste canadien*" (Revue d'écologie et de systématique) manuscripts in French or in English, based on *original research* in basic and applied ecology, systematics, and related sciences. Every manuscript will be subjected to normal reviewing process by external referees.

GENERAL PRACTICES

Manuscripts should be typewritten in *double* spacing throughout, on one side of bond paper 21.5 × 28 cm, and submitted *in four copies* to: LE NATURALISTE CANADIEN, Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4 (Canada).

The sequence of material should be: (1) title, author's name, author's affiliation and address; (2) a running head of no more than 60 letters and spaces; (3) a French and an English abstract; (4) the manuscript proper; (5) on separate pages, Tables (numbered consecutively in Roman numerals) and Figure captions (numbered consecutively in Arabic numerals).

MANUSCRIPT DETAILS

The arrangement of the contents should generally be as follows: *Résumé*, Abstract, Introduction, Materials and methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References.

In preparing copy please take the following remarks into account: (1) underscore only where italics are intended; (2) footnotes are to be avoided as far as possible, but if they must be used they should be numbered consecutively; (3) SI units should be used.

REFERENCES

Literature references in the text should be by author, followed by year of publication. All papers referred to in the manuscript should be listed alphabetically by first author, according to the following examples:

BOUCHARD, A. & P. F. MAYCOCK, 1978. Les forêts décidues et mixtes de la région appalachienne du sud québécois. — *Naturaliste can.*, 105: 383-415.

LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1979. *Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques.* — Masson, Paris & Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 197 p.

LEVINS, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. — Pages 16-50 in M. L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge, Mass., 545 p.

Abbreviations for titles of periodicals should follow the "World List of Scientific Periodicals".

ILLUSTRATIONS

Prints of *photographs* should be made on glossy paper with a wide range in tone. They should be cropped, mounted with rubber cement on white cardboard, and clearly numbered at the right corner of each photograph. Four complete sets of photographs must be submitted.

Drawings should be made with black india ink on white drawing paper. All lettering should be made with a lettering system (but no part of it type-written nor computer-printed). All lettering must be sufficiently large to be at least 2 mm on final reproduction. One original and three clean copies of each drawing should be submitted.

Drawings and photographs must be made to a scale allowing reduction to an area not exceeding 12.5 × 20 cm inclusive of captions.

Captions should be typed in paragraph form on a separate page. Each illustration should be clearly labelled on the back, giving the name of the author and the figure number.

CHARGES

There is no systematic page charges, but any contribution toward cost of publication is welcomed.

The first three figures and the first three Tables of each paper are free of charge. However, additional Figures, Tables or Figures requiring a fold-out leaf, broad or unusually dense Tables, as well as alterations in proof are fully charged to the author.

REPRINTS

Twenty-five reprints are offered free of charge.

Études biologiques du comportement. –

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*)
vol. 113, n° 3, 1986, 69 pages, 15 \$

Expédier votre chèque ou mandat à :

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

Biological studies of behavior. –

Naturaliste canadien (*Revue d'écologie et de systématique*),
vol. 113, n° 3, 1986, 69 pages, 15 \$

Send your cheque or money order to :

Le Naturaliste canadien
Revue d'écologie et de systématique
Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon
Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4

LE NATURALISTE CANADIEN

REVUE D'ÉCOLOGIE ET DE SYSTÉMATIQUE

VOLUME 113

NUMÉRO 4

1986

BOUSQUET, Y.	Observations on the life cycle of some species of <i>Pterostichus</i> (Coleoptera: Carabidae) occurring in northeastern North America	295-307
WESLEY, S.L., N.M. HILL & S.P. VANDER KLOET	Seed banks of <i>Vaccinium angustifolium</i> Aiton on managed and unmanaged barrens in Nova Scotia	309-316
BERNARD, J.-P. & R. GAUTHIER	Observations sur le <i>Geum urbanum</i> L. dans la région de Québec et description de deux hybrides	317-324
DUBÉ, M.	La répartition de <i>Festuca pratensis</i> Hudson et de <i>F. arundinacea</i> Schreber (Poaceae) dans l'est du Canada	325-330
CAYOUILLE, J.	Innovations taxonomiques et observations sur la flore vasculaire du Nouveau-Québec	331-336
LALANDE, H., H. ANTOUN, T. PARÉ & P. JOYAL	Effets de l'inoculation avec des souches du <i>Rhizobium leguminosarum</i> biovar <i>phaseoli</i> sur le rendement et la teneur en azote du haricot (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	337-346
MORIN, H.	La régénération de l'épinette blanche dans les étages montagnard, subalpin et alpin au mont Jacques-Cartier, Québec	347-354
DARBYSHIRE, S.J. & S.G. AIKEN	<i>Zizania aquatica</i> var. <i>brevis</i> (Poaceae): a 1983 distribution survey and a scanning electron microscope study of epidermal features	355-360
SAYIGH, L. & R. MORIN	Summer diet and daily consumption of periphyton of the longnose sucker, <i>Catostomus catostomus</i> , in the lower Matamek River, Québec	361-368
OUELLET, Y. & P. DUPUIS	Effets de la coupure de la rivière Eastmain (Baie James) sur son régime hydrodynamique estuarien	369-381
CUNJAK, R.A., G. POWER & D.R. BARTON	Reproductive habitat and behaviour of anadromous arctic char (<i>Salvelinus alpinus</i>) in the Koroc River, Québec	383-387
PINEL-ALLOUL, B. & G. METHOT	Benthos intertidal de la baie de Penouille, Gaspé (Québec): relation entre la structure des peuplements et les facteurs du milieu	389-404
BÉRARD-TERRIAULT, L., A. CARDINAL & M. POULIN	Les diatomées (Bacillariophyceae) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 6. Naviculales: Cymbellaceae et Gomphonemaceae	405-429
LIVRES REÇUS		431-434
TABLE DES MATIÈRES DU VOLUME 113		
INDEX ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS		