

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

THÈSE PRÉSENTÉE À
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES (ENVIRONNEMENT)

PAR

YVES ALARIE

CARACTÉRISATION ÉCOLOGIQUE DE LA RÉPARTITION
DES COLÉOPTÈRES DYTISCIDAE EN BASSE-MAURICIE

AOÛT 1985

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

À mon père, Émilien,
à ma mère, Madeleine
de qui je tiens toute ma
persévérence.

"Si l'on ne savait reconnaître le discontinu dans le continu, il n'y aurait ni parole ni écriture."

J.P. Benzécri, 1973

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iv
REMERCIEMENTS	vi
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	ix
CHAPITRES	
1. INTRODUCTION	1
2. PRÉSENTATION DU GROUPE ÉTUDIÉ	5
3. MATÉRIEL ET MÉTHODE	13
3.1 Principe de la méthode	13
3.2 Choix des stations	14
3.2.1 Niveau à <u>Acer rubrum</u> et à <u>Abies balsamea</u> et <u>Sphagnum sp.</u>	14
3.2.2 Niveau à <u>Picea mariana</u>	15
3.2.3 Niveau à <u>Cassandra calyculata</u> et <u>Carex oligosperma</u>	16
3.2.4 Niveau à <u>Carex strictior</u> et à <u>Calamagrostis canadensis</u>	16
3.2.5 Niveau à <u>Typha latifolia</u> et <u>Typha angustifolia</u>	17
3.2.6 Niveau à <u>Salix discolor</u> et <u>Salix bebbiana</u>	17
3.3 Échantillonnage, identification et conservation des spécimens	18
3.4 Physico-chimie	21
3.5 Statistiques	22
4. RÉSULTATS ET DISCUSSION	28
4.1 Les composantes physico-chimiques du milieu	28
4.1.1 Résultats	28
4.1.2 Discussion	34

4.2 Inventaire des espèces récoltées	38
4.2.1 Espèces récoltées	38
4.2.2 Discussion	43
4.3 Sélectivité d'habitats	51
4.3.1 Résultats	51
4.3.1.1 Analyse factorielle des correspondances	54
4.3.1.2 La classification hiérarchique ascendante	59
4.3.2 Discussion	65
4.3.2.1 Considérations théoriques.....	65
4.3.2.2 Relations entre les échantillons.....	69
4.3.2.3 Relations entre les espèces.....	71
4.3.2.4 Sélection d'habitats	73
4.4 Structure des peuplements	80
4.4.1 Résultats	81
4.4.2 Discussion	90
4.4.2.1 Considérations théoriques.....	90
4.4.2.2 Variation spatiale de l'indice de diversité.....	101
4.4.2.3 Variation temporelle de l'indice de diversité.....	108
4.4.2.4 Distribution d'abondance.....	113
4.5 Phenologie.....	118
4.5.1 Résultats	118
4.5.1.1 Le complexe tourbière	127
4.5.1.2. Érablière rouge à sapin	128
4.5.1.3. Complexe Saulaie-Typhaie.....	129
4.5.2 Discussion	131
5. CONCLUSION.....	137
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	142

ANNEXE I	163
ANNEXE II	165

RÉSUMÉ

Tout en constituant une composante importante des écosystèmes d'eau douce de faible profondeur, les Dytiscidae du Québec demeurent peu connus. Nos travaux se présentaient comme un inventaire des espèces présentes en Basse-Mauricie de même qu'une caractérisation écologique de leur répartition.

L'échantillonnage hebdomadaire de 6 unités écologiques différentes (érablière rouge à sapin, saulaie, typhaie, pessière noire, lande à cassandre, et caricaie) au cours de l'été 1984 aura permis la récolte de 58 espèces différentes (1704 individus) parmi lesquelles nous pouvons signaler une nouvelle espèce mondiale, Hydroporus n. sp. cf. nigellus et une nouvelle mention canadienne, Hygrotus sylvanus.

Après avoir éliminé les espèces accidentnelles et les échantillons peu représentatifs de la pessière, nous avons soumis 31 espèces (1623 individus) et 51 échantillons à une analyse factorielle des correspondances ainsi qu'à une classification hiérarchique ascendante. Nos résultats mettent en relief des différences importantes dans la composition faunique des peuplements et permettent de relever le rôle de la végétation comme bioindicateur des conditions environnementales susceptibles de distinguer les habitats des Dytiscidae adultes. Qui plus est, ils amènent à constater l'évidence d'une sélection d'habitat chez ces organismes.

Chacun de ces habitats fit également l'objet d'une analyse écologique particulière. Les facteurs physico-chimiques, l'indice de diversité et les modèles

de distribution d'abondances de Motomura et de Preston permettent ici de constater que la structure du fond des mares, le type de végétation, le caractère ouvert ou fermé des habitats et, à un moindre degré, la conductivité et l'acidité instaurent des conditions locales qui influent sur la composition des peuplements de Dytiscidae. Sous un aspect temporel, l'assèchement progressif des étangs et le développement de la végétation herbacée aquatique ou semi-aquatique paraissent également agir sur les peuplements.

Enfin, tenant compte des espèces les plus abondantes, une analyse phénologique aura permis de distinguer des espèces précoce (Hydroporus tristis, Liodesmus fuscatus, Hygrotus impressopunctatus, Laccophilus maculosus), mi-saisonnier (Hydroporus badiellus, Agabus erichsoni, Agabus phaeopterus, Hydroporus fuscipennis, Hydroporus columbianus, Hydroporus niger, Hygrotus sayi et Acilius semisulcatus) et tardive (Hydroporus n. sp. cf. nigellus, Agabus gagates, Hydroporus levanderi et Liodesmus affinis).

REMERCIEMENTS

En guise d'introduction à cette thèse, je tiens à souligner ma gratitude à l'égard de ceux et celles qui m'ont assisté tout au long de ce travail. En ce sens, je remercie sincèrement le Docteur Raymond Leclair qui a bien voulu assumer la direction de cette thèse. Je le remercie pour son aide et ses précieux conseils ainsi que pour m'avoir permis de découvrir ce merveilleux groupe que constituent les coléoptères Dytiscidae.

J'aimerais également faire connaître au Docteur Alain Maire et à M. Christian Back à quel point j'apprécie les nombreux commentaires formulés dans le courant de la dernière année. Je ne suis pas sans ignorer que vous m'aurez aidé à respecter les échéances que je m'étais fixé il y a près de deux ans.

Mes remerciements s'adressent au Docteur Dave Larson de l'Université de Terre-Neuve pour m'avoir assisté lors de mon séjour à l'Institut de Biosystématique du ministère de l'Agriculture à Ottawa de même que pour la vérification de mes identifications.

Je remercie également M. Alain Challifour pour la préparation du programme de classification hiérarchique ascendante et pour m'avoir encouragé sur le plan informatique ainsi que Marie-Claude Dion pour son aide précieuse sur le terrain.

Et, pour terminer, merci à vous, mes proches, particulièrement Lucie, qui partagez mon quotidien et qui n'avez jamais cessé de m'encourager durant ces travaux.

La réalisation de ce projet a été facilitée grâce à la bourse d'études supérieures du Conseil National de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Classification phylogénique des Dytiscidae du Québec	6
Tableau 2: Séquences d'échantillonnage	20
Tableau 3: Publications ayant servi dans l'identification des espèces de Dytiscidae du Québec	22
Tableau 4: Valeurs moyennes des variables physico-chimiques pour l'été 1984	32
Tableau 5: Inventaire des espèces de Dytiscidae capturées en Basse-Mauricie en 1984	39-41
Tableau 6: Répartition des espèces retenues pour l'analyse des correspondances	52-53
Tableau 7: Différents indices utilisés pour caractériser les stations en période de complexité maximale	89

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Variation de la température maximale, de la température minimale et de la profondeur moyenne dans chacune des stations à l'exception de la pessière	29-30
Figure 2: Variation du potentiel hydrogène dans chacune des stations	33
Figure 3: Variation de la conductivité dans chacune des stations	34
Figure 4: Influence de la méthode d'échantillonnage sur le nombre de spécimens et d'espèces récoltés dans chacune des stations	44
Figure 5: Analyse factorielle des correspondances stations-espèces: facteurs 1 et 2	55
Figure 6: Analyse factorielle des correspondances stations-espèces: facteurs 1 et 3	56
Figure 7: Analyse factorielle des correspondances stations-espèces: facteurs 1 et 4	57
Figure 8: Classification hiérarchique ascendante appliquée aux espèces retenues pour l'analyse des correspondances	60
Figure 9: Classification hiérarchique ascendante appliquée aux échantillons retenus pour l'analyse des correspondances	61
Figure 10: Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité (E) et de la richesse spécifique (S) dans l'érablière rouge à sapin	82
Figure 11: Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité (E) et de la richesse spécifique (S) dans la typhaie	83
Figure 12: Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité (E) et de la richesse spécifique (S) dans la saulaie	84
Figure 13: Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité (E) et de la richesse spécifique (S) dans la lande à cassandre	85

Figure 14: Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité (E) et de la richesse spécifique (S) dans la caricaie à <u>Carex strictior</u>	86
Figure 15: Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes dans l'érablière rouge à sapin en phase de complexité maximale: modèle de Motomura.	91
Figure 16: Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes dans la typhaie en phase de complexité maximale: modèle de Motomura	92
Figure 17: Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes dans la saulaie en phase de complexité maximale: modèle de Motomura	93
Figure 18: Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes dans la lande à cassandre en phase de complexité maximale: modèle de Motomura.	94
Figure 19: Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans l'érablière rouge à sapin avec une transformation probit; les intervalles de confiance (*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov	95
Figure 20: Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans la typhaie avec une transformation probit; les intervalles de confiance (*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov	96
Figure 21: Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans la saulaie avec une transformation probit; les intervalles de confiance (*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov	97
Figure 22: Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans la lande à cassandre avec une transformation probit; les intervalles de confiance (*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov	98
Figure 23: Cycles d'abondances des principales espèces de Dytiscidae récoltées en Basse-Mauricie durant 1984.	119-126

CHAPITRE I

INTRODUCTION

On rencontre très fréquemment les coléoptères Dytiscidae dans les écosystèmes d'eau douce de faible profondeur. Très diversifiées, les espèces de ce groupe se présentent toutes comme des prédateurs invétérés. Elles constituent de fait, de grands consommateurs d'insectes d'importance économique tels les moustiques. Il semble également que cette famille de coléoptères puisse être utilisée comme indicateurs des conditions environnementales.

On ne connaît presque rien sur les Dytiscidae du Québec. Ce n'est d'ailleurs que par des considérations très larges, embrassant le plus souvent l'ensemble des coléoptères, que nous trouvons des informations quant à leur présence sur notre territoire: Wickham (1895 a,b,c); Brown (1930-1937); Chagnon (1940); Chagnon et Robert (1962); Larochelle (1979).

Chez les adultes, de nombreux travaux européens ont contribué à une meilleure connaissance de ce groupe. On pense évidemment à la révision mondiale de Sharp (1882) mais également aux nombreuses publications de A. Zimmermann (1919-1935), Guignot (1931-1945), Zaitsev (1953) et Bistrom (1979-1984). Ces travaux ont aussi le mérite d'avoir considérablement ajouté à la connaissance de la faune holarctique. En Amérique du Nord, les travaux de Fall (1917-1934), Hatch (1922-1953), Leech (1937-1964), Wallis (1924-1973), Young (1951-1984), Anderson

(1962-1983), J-R Zimmerman (1970, 1981) et de J-R Zimmerman et Smith (1975 a, 1975 b) tout en ayant largement contribué à la connaissance de ce groupe, ne permettent toujours pas de masquer l'existence de nombreux problèmes taxinomiques. Des genres aussi importants que Hydroporus et Agabus soulèvent toujours des interrogations quant au regroupement d'espèces en catégories supraspécifiques. Qui plus est, il est de nombreux genres ou groupes d'espèces qui mériteraient d'être complètement revus (Larson, 1975). Au Canada, en dehors des publications récentes de Larson (1974, 1975, 1985), de Larson et Nilsson (1985) et de Roughley et Pengelly (1981), il faut remonter à Wickham (1895, a, b, c), Carr (1920, 1930), et à Wallis (1915, 1973) afin d'obtenir des informations directement liées à la faune canadienne.

Tant en Europe qu'en Amérique du Nord, on constate une moins grande préoccupation à l'égard des larves de Dytiscidae. C'est toutefois sur le continent européen que se retrouve le plus grand nombre de publications sur la question comme en font foi les travaux de Bertrand (1925-1972), de De Marzo (1973-1979), de Galewski (1965-1984) et, ces dernières années, ceux de Nilsson (1979-1984). En Amérique du Nord, les recherches de Needham et Williamson (1907), de Wilson (1923), Chandler (in Leech et Chandler 1956), et, au Canada, de James (1960) et Watts (1970) n'auront permis la description que de 60 des 500 espèces nord-américaines (Barman, 1972) jusqu'à la publication du travail de Barman (1972) sur quelques espèces de la région de New-York.

C'est cependant l'aspect écologique qui se présente comme la dimension la plus négligée de l'étude des coléoptères Dytiscidae. Dans son évaluation des travaux européens ayant concerné les coléoptères aquatiques, Brancucci (1980) ne manque pas de déplorer le peu de travaux écologiques menés à bien. On pense ici à

ceux de: Hoch et Horn (1954), Hoch (1968), Matthey (1971), Gassmann (1974), Dettner (1976), Wesenberg-Lund (1943), Balduff (1935). En fait, dans toute la littérature européenne on ne relève que quelques travaux ayant concerné directement les Dytiscidae européens: Balduff (1935), Galewski (1971, 1974 b, 1976), Brancucci (1980), Cuppen (1983), Bameul et al (1982), Nilsson et Dannell (1981), Nilsson (1984) et Wesenberg-Lund (1913). En Amérique du Nord, seuls J-R Zimmerman (1960), Nicolai et al (1984) et Larson (1985), ont montré une certaine préoccupation écologique à l'égard de ce groupe.

Ayant constaté, par ces travaux, que les éléments structuraux de l'environnement pouvaient être envisagés comme autant de facteurs explicatifs de la réponse particulière des espèces dans leur répartition, il nous est apparu sensé de prétendre que la méthodologie mise au point et appliquée avec succès dans l'étude de la répartition des espèces larvaires de moustiques (Pautou et al, 1973; Pautou, 1975; Maire, 1980, 1982; Maire et Aubin, 1976, 1980) ainsi que des microcrustacés (Leblanc et al, 1981) pouvait permettre de caractériser la répartition des coléoptères Dytiscidae adultes. Cette méthodologie soutient de ce fait l'hypothèse principale de cette étude selon laquelle "un niveau écologique, caractérisé par une végétation homogène intrégratrice des conditions abiotiques du milieu (type de sol, conditions physico-chimiques) devrait l'être aussi des éléments biologiques (présence de certaines espèces, abondance de leur population, association des espèces)" (Baribeau, 1981; p. 5).

Constatant le peu de travaux dont firent l'objet les Dytiscidae du Québec, il devenait intéressant d'aborder l'analyse écologique de la répartition des coléoptères Dytiscidae de la Basse-Mauricie. Un autre élément ajoute cependant à l'originalité de cette hypothèse. Dans la mesure où cette étude ne tient compte que de la

composante adulte des divers peuplements analysés, nous allons à l'encontre de cet énoncé de principe de Galewski (1971) partagé du reste par bon nombre des travaux écologiques que nous avons relevé et selon lequel une analyse écologique des coléoptères Dytiscidae doit nécessairement considérer larves et adultes.

Notre étude se propose également d'analyser et de comparer la structure des divers peuplements inventoriés en relation avec les facteurs physico-chimiques de chacun de ces habitats. Nous nous attarderons finalement à quelques considérations phénologiques, conscients, cependant, des limites que prescrit ici la non-considération de la composante larvaire de nos peuplements.

CHAPITRE II

PRÉSENTATION DU GROUPE ÉTUDIÉ

Les coléoptères Dytiscidae constituent une famille dont tous les membres montrent des adaptations à la vie aquatique. Les espèces qui appartiennent à ce groupe se caractérisent par un corps au contour fusiforme et oval, des membres arrière aplatis ainsi que par des procès métacoxaux élargis. C'est par la division médiane du premier sternum abdominal visible qu'on peut séparer ce groupe des polyphages aquatiques, principalement les Hydrophilidae, avec lesquels ils sont très souvent confondus. Enfin, l'antenne filiforme de 11 segments, la paire d'yeux composés, l'absence d'une large plaque métacoxale recouvrant les métatrochanters et la présence de longues soies natatoires se veulent les principaux critères permettant de distinguer les Dytiscidae adultes des autres coléoptères adéphages aquatiques: les Amphizoïdæ, les Haliplidae et les Gyrinidae (Larson, 1975).

On estime entre 4 000 (Dali, 1978) et 5 000 (Galewski, 1971) le nombre mondial d'espèces de Dytiscidae. Pour le Canada, 285 espèces sont actuellement connues (Danks, 1978) parmi lesquelles 136 furent associées au territoire québécois (Larochelle, 1979). Le Québec compte ainsi 27 genres différents articulés en 16 tribus et 4 sous-familles. (Tableau 1).

Tableau 1

Classification phylogénique des Dytiscidae du Québec

Famille	Sous-famille	Tribu	Genre
Dytiscidae			
	Hydroporinae	Hydrovatini	<i>Hydrovatus</i> Motsh.
		Bidessini	<i>Liodessus</i> Guignot <i>Uvarus</i> <i>Desmopachria</i> Babington
		Hydroporini	<i>Hygrotus</i> Stephens <i>Hydroporus</i> Clairville <i>Laccornis</i> Des Gozis <i>Oreodytes</i> Seidl <i>Dero nectes</i> Sharp
		Celinini	<i>Celim</i>
	Laccophilinae	Laccophilini	<i>Laccophilus</i> Leach
		Copelatini	<i>Copelatus</i> Erichson
		Agabini	<i>Agabus</i> Leach <i>Ilybius</i> Erichson
		Colymbetini	<i>Colymbetes</i> Clairville <i>Rhantus</i> Dejean <i>Neoscutopterus</i> B.B.
	Colymbetinae	Coptotomi	<i>Coptotomus</i> Say
		Agabetini	<i>Agabetes</i>
		Matini	<i>Matus</i>
		Carrhydrini	<i>Carrhydrus</i> Fall
	Dytiscinae	Hydaticini	<i>Hydaticus</i> Leach
		Dytiscini	<i>Dytiscus</i> Linnaeus
		Cybisterini	<i>Cybister</i> Curtis
		Thermonectini	<i>Thermonectus</i> <i>Acilius</i> Leach <i>Graphoderus</i> Dejean

Les Dytiscidae se présentent comme une famille relativement cosmopolite. On les retrouve d'ailleurs à travers le monde, des deux régions polaires à l'équateur. Certaines espèces vont même jusqu'à s'étendre au-delà du cercle polaire (Galewski, 1971). Plusieurs groupes atteignent leur plus grande diversité dans les régions tempérées et boréales quoique certains genres se montrent principalement tropicaux. La majorité des genres de la zone tempérée proposent une distribution holarctique ainsi que plusieurs espèces (Larson, 1975). Zaitsev (1953) estime à 500 le nombre d'espèces mondiales holarctiques.

Les Dytiscidae se rencontrent fréquemment dans tous les milieux d'eau douce, le plus souvent de type lentique. Certaines espèces occupent cependant les milieux lotiques. Dans les lacs, les grands étangs et dans les habitats lotiques, ces coléoptères semblent cependant occuper de préférence les zones protégées de l'influence des courants ou des vagues. Ailleurs, les adultes se retrouvent généralement près de la rive mais les plus grosses espèces se déplacent habituellement plus loin que les petites (Barman, 1972).

Le cycle vital des coléoptères Dytiscidae inclut un stade oeuf, une phase larvaire qui présente trois stades, et enfin un stade nymphal suivi de la phase adulte (Barman, 1972; Balduff, 1935; Zaitsev, 1953). Trois types d'oviposition sont reconnus sur la base de la morphologie de l'ovipositeur (Boving, 1913 in Barman, 1972). On retrouve d'abord les espèces ayant un ovipositeur très allongé ce qui leur permet d'insérer leurs œufs sous l'écorce des brindilles et des branches qui gisent dans le fond de la mare ou encore dans la mousse et entre les racines des plantes. D'autres espèces possèdent plutôt un ovipositeur adapté pour percer le tissu des plantes aquatiques afin d'y insérer leurs œufs. Enfin, pour une majorité d'espèces, l'ovipositeur très court n'étant pas adapté pour l'une ou l'autre de ces

fonctions, les oeufs sont déposés à l'extérieur des plantes ou sur la surface des sédiments.

La période d'incubation demeure liée aux conditions environnementales ainsi qu'aux stratégies de développement. Barman (1972) observe dans une étude des espèces de la région de New-York des périodes d'incubation qui s'échelonnent entre 3 et 9 jours. Mais, dans la mesure où certaines espèces traversent l'hiver au stade oeuf (James, 1969; Jackson, 1958), le temps passé à ce stade peut donc atteindre plusieurs mois (Barman, 1972; Zaitsev, 1953). Le nombre d'oeufs pondus par une femelle peut s'élever jusqu'à 1000, particulièrement chez les grosses espèces (Zaitsev, 1953).

La période de reproduction des Dytiscidae demeure liée à la nature et à la constance de leur biotope. Galewski (1971) précise à ce sujet que, chez les espèces européennes, celles qui habitent des étangs étroits et éphémères pondent leurs oeufs deux à trois fois par année selon les conditions atmosphériques et l'abondance des précipitations durant l'été et l'automne. À l'opposé, les habitants des milieux plus profonds qui s'assèchent tard à l'été ou, même, persistent durant l'hiver, présentent une seule période de reproduction mais, cette fois, plus étendue que celle de leurs congénères des milieux éphémères. L'écologie particulière aux espèces européennes ne nous autorise toutefois pas à appliquer ces observations aux espèces nord-américaines. Pour Larson (1975) ces espèces présentent généralement une seule génération par année. C'est aussi le propre de la constatation formulée par Barman (1972) au sujet des espèces de la région de New-York, à l'exception de Laccophilus maculosus qui semble posséder plusieurs générations au cours de l'année (Barman, 1972).

Les larves de toutes les espèces demeurent inféodées au milieu aquatique. Elles possèdent des stigmates de chaque côté des segments abdominaux ainsi qu'à l'extrémité du corps. Elles doivent donc remonter à la surface pour respirer (Larson, 1975; Zaitsev, 1953). La durée de la phase larvaire demeure aussi fonction des facteurs environnementaux (Barman, 1972) dont principalement la température de l'eau et la nutrition (Zaitsev, 1953). La durée de chacun des stades montre une certaine flexibilité puisque certaines espèces, notamment dans le genre Ilybius, passent l'hiver sous forme larvaire. Le troisième stade peut ainsi s'échelonner sur plusieurs mois (Barman, 1972). Les larves présentent une forte spécialisation écologique si bien qu'elles se différencient considérablement les unes des autres tant sur le plan morphologique que comportemental. Ces différences ne sont pas seulement évidentes au niveau de la sous-famille, de la tribu ou du genre mais aussi, très souvent, chez les espèces. En excluant les Noteridae, Galewski (1971) propose 6 types morphologiques qu'il répartit dans 4 zones biotiques: (a) la couche supérieure des sédiments; (b) la surface du fond et végétation; (c) la zone couverte de végétation; (d) la zone couverte présentant tout au plus une végétation submergée. Ces 6 types morphologiques correspondent donc: (a) aux larves qui rampent principalement parmi les sédiments ou les masses denses de végétation (Hydroporinae); (b) aux larves qui rampent sur la surface du fond ou sur la végétation (Agabus Leach, Ilybius Er. et Copelatus Er.); (c) aux larves nageant ou rampant parmi la végétation (Rhantus Dej. et Colymbetes Clair.); (d) aux larves qui nagent parmi la végétation tout en étant incapables de flotter (Cybister Curtis); (e) aux larves qui nagent principalement parmi la végétation tout en étant cette fois capables de flotter (Dytiscus Linnaeus et Hydaticus Leach); (f) enfin, aux larves qui nagent à la fois parmi la végétation et dans la zone libre, excellents flotteurs et capables de mouvements par bonds (Acilius Leach et Graphoderus Thomson.)

Lorsque la larve a terminé sa croissance, elle nage jusqu'à l'extérieur de l'eau et entreprend à la surface du sol, la construction d'une cellule qui servira à la nymphose. Certaines espèces, telle Dytiscus verticalis, présente un comportement différent dans la mesure où elles préfèrent s'enfoncer dans le sol pour y construire leur cellule (Young, 1966). La distance parcourue sur la terre varie mais on indique chez certains individus des distances aussi importantes que 40 mètres (Wesenbergs-Lund, 1913 in Barman, 1972). Les cellules peuvent présenter des formes différentes variant d'ovales à sphérique jusqu'à pyriforme (Barman, 1972). Le stade nymphal est habituellement court soit d'une durée de 5 à 10 jours chez les petites espèces et de 24 à 35 chez les grosses espèces (Zaitsev, 1953). L'imago nouvellement émergé demeure dans la cellule de pupaison jusqu'à ce que sa cuticule soit durcie (Barman, 1972).

Le stade adulte dépasse rarement une année d'existence. On retrouve cependant parmi les grosses espèces du genre Dytiscus des individus qui pourront survivre plusieurs années en aquarium (Zaitsev, 1953; Chagnon et Robert, 1962). Balduff (1935) signale même le cas d'individus ayant survécu cinq ans et demi en laboratoire. Contrairement aux larves, très diversifiées, les adultes demeurent semblables sur le plan biotique et morphologique. Aussi est-il impossible de parler dans leur cas, d'une zone environnementale définie et habitée de façon permanente puisque la plupart des espèces, ne serait-ce que pour satisfaire leurs besoins respiratoires, pénètrent différents sites d'un habitat. On peut tout de même relever des constantes quant à leurs conditions d'existence. Ainsi, quelques espèces préfèrent, de toute évidence, le fond de la mare à la zone de végétation alors que d'autres privilégiennent l'inverse. On retrouve également un groupe d'espèces composé de bon nageurs qui acceptent de s'aventurer dans la zone dégagée du cours d'eau. Galewski (1971) distingue quatre types d'adultes. On retrouve d'abord les mauvais

nageurs qui caractérisent principalement les Hydroporinae. Ces espèces trouvent leur couvert parmi la végétation et ne sont que rarement rencontrées sur le fond alors que d'autres, tout au contraire, recherchent des abris sur le fond et sous les roches. On distingue ensuite les nageurs de médiocres à bons. La plupart de ces espèces se présentent comme plus actives et agiles que celles du groupe précédent. C'est ainsi qu'elles sont souvent rencontrées à la surface de l'eau. C'est dans ce groupe qu'on retrouve les Colymbetinae. Le troisième type d'adulte réfère aux bons nageurs présentant une habileté à sauter. Ces espèces nagent principalement dans le fond mais leurs besoins respiratoires sont apparemment très élevés ce qui peut expliquer qu'elles soient fréquemment rencontrées à la surface de l'eau. Les espèces du genre Laccophilus Leach sont caractéristiques de ce groupe. Enfin, les bons et excellents nageurs composent le dernier type d'adultes rencontré. Ces espèces se retrouvent principalement dans les eaux profondes et permanentes et très souvent à l'extérieur de la zone couverte par la végétation. Les genres Dytiscus Linnaeus, Hydaticus Leach, Cybister Curtis, Acilius Leach et Graphoderus Thom. sont souvent associés à ce groupe.

Les coléoptères Dytiscidae se distinguent notamment par leur caractère carnassier. Ces insectes sont en effet reconnus pour détruire d'énormes quantités d'organismes (larves d'insectes, têtards d'amphibiens, microcrustacés, annélides, etc.). Les mandibules cannelées se veulent le principal organe de nutrition des larves de la plupart des espèces de Dytiscidae. Chez les genres évolués comme Dytiscus, ce canal traverse la mandibule d'un bout à l'autre pour aboutir directement dans le tractus digestif. En plongeant ses mandibules dans le corps de la victime, la larve injecte dans la plaie un liquide ayant des propriétés digestives très actives de sorte que les aliments, bientôt réduits en bouillie, sont aspirés dans le canal mandibulaire par une pompe pharyngienne (Chagnon et Robert, 1962).

Certaines espèces ne présentent pas une mandibule cannelée: "Larvae of Acilius have more generalized mouth parts and lack caniculate mandibles (Wesenberg-lund, 1913 in Barman, 1972). Larvae of Copelatus also lack caniculate mandibles, and in contrast to larvae of most species of Dytiscidae which utilize a piercing-sucking type of feeding, they are capable of ingesting particulate matter" (Williams, 1936; Bertrand, 1948 a; Spangler, 1962 a; in Barman, 1971).

L'adulte montre aussi une grande voracité. Il ne digère cependant pas sa nourriture pré-oralement mais plutôt, arrache et mâche des morceaux solides qui seront avalés par la suite. L'éventail de nourriture animale qui compose le régime de l'adulte est très grand incluant tant les espèces mortes que vivantes de son habitat. C'est pourquoi les Dytiscidae adultes peuvent être reconnus à la fois comme détritivores et comme prédateurs (Balduff, 1935).

Les Dytiscidae comptent au nombre de leurs ennemis: les plantes et animaux microscopiques, les vers parasites, les insectes entomophages, les poissons, les amphibiens ainsi que certains oiseaux de rivage. Certaines influences inorganiques pourront aussi avoir un effet délétère. Parmi les microorganismes perçus comme hostiles on compte plusieurs espèces de protophytes et de protozoaires qui croissent sur le corps des larves et des adultes (Balduff, 1935).

CHAPITRE III

MATÉRIEL ET MÉTHODE

3.1 Principe de la méthode

C'est en 1972 que le Groupe de Recherche sur les Insectes Piqueurs de l'Université du Québec à Trois-Rivières devait amorcer une étude visant à mettre en évidence les relations biologiques qui existent entre les populations larvaires culicidiennes et les groupes végétaux (Maire et Aubin 1980). "Le principe de la méthode consiste à dégager des unités écologiques caractérisées par un ou quelques éléments biologiques intégrateurs des conditions y règnant; ensuite de repérer ces unités puis de les cartographier. Ces unités écologiques, ou "niveaux écologiques", sont caractérisées par une composition floristique homogène révélatrice des conditions écologiques, tant physico-chimiques que biotiques bien définies. C'est à Pautou et al (1973) que nous devons cette définition de la notion de niveau écologique et à Pautou (1975) d'avoir rendu cette méthode applicable" (Baribeau, 1981, p. 118).

Les résultats très intéressants obtenus au cours des dernières années (Maire et Aubin, 1976; Maire et al, 1979; Maire, 1982; Leblanc et al, 1981; Maire et Bussières, 1983; Baribeau et Maire, 1983) nous ont incité à appliquer pareille approche dans l'étude des populations adultes de coléoptères Dytiscidae. À l'instar des autres groupes concernés par les recherches du G.R.I.P. notre hypothèse visait

à vérifier si chaque niveau écologique, caractérisé par un type de sol, de végétation et de conditions physico-chimiques, l'était aussi par la présence de certaines espèces de Dytiscidae, par l'abondance de leurs populations et, éventuellement, par leurs associations.

3.2 Choix des stations

"La zone étudiée se situe aux alentours des villes de Trois-Rivières, Trois-Rivières-Ouest et de Cap-de-la-Madeleine, dans un rayon de 10 km autour de ces agglomérations. Elle s'intègre dans la vaste région de la Mauricie (41,794 km²) territoire drainé par la rivière St-Maurice (46° 20' latitude Nord, 72° 33' longitude ouest). Ces villes sont à mi-chemin entre la ville de Québec (128 km à l'est) et la ville de Montréal (135 km à l'ouest)" (Leblanc, 1979, p. 4).

Pour l'agglomération trifluvienne, Maire et al (1976) ont relevé 36 niveaux écologiques différents répartis en cinq groupes principaux en relation avec la nature du milieu et le mode de mise en eau. Ce sont les niveaux forestiers sur till, les niveaux de la plaine alluviale laurentienne, les niveaux sur tourbes, les niveaux ripariens et enfin, les gites particuliers et les gites artificiels. Six stations d'échantillonnages reparties au sein de trois de ces six groupes furent retenues pour les fins de cette étude.

3.2.1 Niveau à *Acer rubrum* et à *Abies balsamea* et *Sphagnum sp.*

Ce niveau est associé aux milieux forestiers sur till. Mis en eau essentiellement par la fonte des neiges, il appartient donc à l'*Aceretum rubri* caractérisé par l'Érable rouge, typique des forêts hygrophiles de la région (Maire et al, 1976).

Dans la région trifluvienne, ce type d'associations végétales se développent "sur des placages morainiques où le substrat, constitué d'une mince couche d'argile reposant sur une couche de sables colmatés, maintient la nappe phréatique en surface" (Savignac, 1981, p. 20). L'érablière rouge à sapin et sphaigne présente une eau légèrement acide. Le couvert végétal très dense, en plus de réduire considérablement la pénétration des radiations solaires, est la cause directe de l'accumulation de débris organiques composés principalement de feuilles. La strate arborescente est formée principalement d'Acer rubrum et Abies balsamea accompagnés de Thuja occidentalis, Picea mariana et Betula populifolia. Nemopanthus mucronatus et Viburnum cassinoides se révèlent par ailleurs caractéristiques de la strate arbustive. Enfin, la strate herbacée est représentée principalement par Aralia nudicaulis, Clintonia borealis, Osmunda cinnamomea, Dryopteris spinulosa (Maire et al, 1976).

3.2.2 Niveau à Picea mariana

Ce type d'habitat constitue l'un des trois milieux sur tourbe retenus pour cette étude. "La pessière est caractéristique des sols tourbeux d'humus faiblement décomposé reposant sur un horizon gleyifié de drainage déficient" (Leblanc, 1980, p. 30). Milieu très fermé, la neige y demeure longtemps au printemps. De fait l'eau reste froide tout l'été. Ce type d'habitat se caractérise par le nombre de microdépressions contribuant à l'accumulation d'eau durant une partie de l'été. "La strate arborescente est dominée par Picea mariana, accompagné par quelques individus d'Abies balsamea, la strate arbustive est représentée par Vaccinium corymbosum, Vaccinium angustifolium et Nemopanthus mucronatus, arrangés en bosquets enchevêtrés, rendant l'accès difficile. La strate herbacée est pauvre; elle comprend quelques Drosera rotundifolia disséminés parmi le Carex trisperma" (Leblanc, 1979, p. 31).

3.2.3 Niveau à *Cassandra calyculata* et *Carex oligosperma*

Cette formation se présente sous l'aspect d'une vaste lande comme le laisse entendre son appellation populaire de lande à cassandre. Milieu dénué de strate arborescente, l'eau y est marquée d'une forte acidité. La lande à cassandre se caractérise également par son tapis de tourbe dont l'épaisseur varie de un à plusieurs mètres (Maire, 1977). "L'accumulation de sphaignes entraîne par endroits la formation d'une microtopographie bosselée. Les buttes plus sèches sont dominées par *Cassandra calyculata* alors que dans les creux plus humides on retrouve *Carex oligosperma*" (Baribeau, 1981, p. 121). Les autres éléments de la strate arbustive regroupent *Kalmia angustifolia*, *Kalmia polifolia*, *Vaccinium oxycoccos* alors qu'au niveau de la strate herbacée, *Eriophorum spissum* et *Eriophorum angustifolium* viennent ajouter à la présence de *Carex oligosperma*.

3.2.4 Niveau à *Carex strictior* et à *Calamagrostis canadensis*

Avec la caricaie à *Carex strictior* nous retrouvons le troisième milieu sur tourbe concerné par cette étude. Comme les précédents, ce niveau se marque d'une forte acidité. La tourbe y est peu épaisse et repose en profondeur sur un lit d'origine alluviale (Leblanc, 1979, p. 32). Mise en eau par la fonte des neiges au printemps, la caricaie s'assèche rapidement au cours de l'été. Au centre où coule l'eau au printemps on retrouve *Carex strictior* alors que sur les buttes pousse principalement *Calamagrostis canadensis* (Baribeau, 1981, p. 119). Cette formation végétale ne présente ni strate arbustive, ni strate arborescente. Les autres éléments herbacés qui la composent se résument principalement à *Carex lasiocarpa*, *Carex canescens*, *Carex oligosperma* et *Eriophorum angustifolium*.

3.2.5 Niveau à Typha latifolia et Typha angustifolia

Avec la typhraie et le prochain niveau, (niveau à Salix discolor et Salix bebbiana) nos considérations se portent maintenant vers les milieux de la plaine alluviale laurentienne. Mis en eau par la fonte des neiges et par les pluies, ces habitats sont soumis très rapidement à un réchauffement des eaux (Maire et al, 1976). Notre typhaie localisée en bordure d'une route, se caractérisait par la très forte accumulation de débris organiques. Typha angustifolia et Typha latifolia, tout en dominant ce milieu, composent la strate haute alors que Equisetum palustre et Lemma minor se présentent comme les éléments caractéristiques de la strate basse (Baribeau, 1977).

3.2.6 Niveau à Salix discolor et Salix bebbiana

Cette formation, dénommée à juste titre saulaie, constitue la sixième et dernière station de notre étude. Contrairement au niveau précédent, la saulaie présentait une faible épaisseur d'eau libre ce qui constitue un élément caractéristique des niveaux associés à la plaine alluviale laurentienne (Maire et al, 1976). Localisé dans un enclave arborescent dominé principalement par Populus tremuloides, cet habitat peut se présenter comme un milieu semi-fermé. Outre Salix discolor et Salix bebbiana, le cortège arbustif se compose principalement de Salix petiolaris, Salix rigida, Spirea latifolia, Cornus stolonifera. Enfin, la strate herbacée se veut des plus diversifiée avec comme principales espèces Chelone glabra, Bidens cernua, Bidens comosa, Solidago canadensis, Onoclea sensibilis.

3.3 Échantillonnage, identification et conservation des spécimens

Les meilleures méthodes d'extraction et d'échantillonnage dans toutes les sortes d'études environnementales sont innefficaces et biaisées à différents degrés (Green, 1979). Chez les Dytiscidae, dans la mesure où l'habileté à éviter l'outil d'échantillonnage varie selon les espèces, nous avons choisi d'utiliser deux méthodes d'échantillonnage. L'une d'elles, le filet macrofaunique à ouverture rectangulaire (0,5 mm de maille) fut privilégiée dans l'ensemble des niveaux retenus pour cette étude. Chacun de nos coups de filet couvrait une distance d'un mètre et ce, tant dans la végétation aquatique que dans la zone d'eau libre. Le nombre de coups variait selon la complexité et la surface de mise en eau de l'habitat, mais règle générale, l'échantillonnage respectait une durée de 1.5 à 2.0 heures par habitat. Le tri était effectué directement sur le terrain sauf durant la phase d'assèchement alors que certains échantillons étaient rapportés et triés au laboratoire.

La complexité structurale de la typhaie, de la saulaie et de l'érablière rouge à sapin devait nous inciter par ailleurs à utiliser une deuxième technique d'échantillonnage. Suggérés par le docteur Henri Goulet de l'Institut de Recherche Biosystématique à Ottawa des pièges conçus en fonction de certaines particularités comportementales des Dytiscidae adultes furent donc utilisés. Ces pièges sont créés à l'aide de bouteille d'une capacité de 4 litres. La technique fort simple consiste à découper dans un filet de 0,5 mm d'ouverture de mailles, un cercle dont le diamètre dépasse d'au moins 6 centimètres celui de l'ouverture de la bouteille. Une partie de cette surface est ensuite coupée en pointe de tarte de manière à permettre la réalisation d'un cône par la couture des marges extérieures. On coupe alors la pointe du cône de façon à créer une ouverture de 8 à 10 centimètres. Cette structure est ensuite introduite dans l'ouverture de la bouteille et sa bordure

supérieure repliée vers l'extérieur du goulot. Le tout est fermé à l'aide d'un élastique. Reste à immerger le piège tout en ayant pris soin d'y laisser suffisamment d'air pour que les spécimens capturés puissent y respirer. Il semble que le succès de cette technique soit liée à cette tendance à longer les obstacles qu'on reconnaît aux Dytiscidae. Pour chacun des échantillonnages, les pièges étaient disposés durant 24 heures tant dans la zone couverte par la végétation que dans la zone ouverte. Signalons que l'utilisation des pièges suivait toujours de près l'échantillonnage au filet; une seule exception toutefois, soient les échantillons prélevés la semaine qui précédait l'assèchement alors que seuls les pièges furent utilisés pour caractériser ces habitats. Il faudra donc retenir que pour l'érablière rouge à sapin, la saulaie et la typhaie, chacun des échantillons refèrent au cumul des prélèvements effectués au piège et au filet pour une période précise de l'été. Les échantillons prélevés dans les milieux sur tourbe ne résultent quant à eux que de l'échantillonnage au filet.

Afin d'établir un patron qui permette de bien situer ces échantillons dans le temps nous avons divisé l'ensemble de la période couverte par l'échantillonnage en séquences (tableau 2). On constate ainsi que les échantillons se répartissent sur trois mois, du début mai à la fin juillet et, règle générale, qu'ils surviennent aux 7 jours. Pour des raisons logistiques, quelques écarts furent toutefois enregistrés durant le mois de mai. Notons également qu'un échantillon supplémentaire fut prélevé durant cette même période dans la caricaie à Carex strictior. Question de conserver l'information et de ne pas bouleverser toutes les autres séquences d'échantillonnage nous l'avons identifié par le symbole M2,5 pour signifier qu'il fut prélevé entre les deux séries hebdomadaires M2 et M3.

Tableau 2

Séquences d'échantillonnage

Séquences	Mai	Juin	Juillet
M 1	1 ^{er} au 12 mai		
M 2	13 au 21 mai		
M 2.5*	20 mai		
M 3	22 au 30 mai		
Jn 1		1 ^{er} au 7 juin	
Jn 2		8 au 14 juin	
Jn 3		15 au 20 juin	
Jn 4		21 au 30 juin	
Jt 1			1 ^{er} au 3 juillet
Jt 2			3 au 12 juillet
Jt 3			13 au 19 juillet
Jt 4			20 au 25 juillet
Jt 5			25 au 31 juillet

* Ne s'applique qu'à la caricaie

Les 1704 spécimens récoltés furent d'abord fixés et conservés dans une solution d'éthanol 70 % et d'acide acétique 10 % jusqu'à ce qu'ils soient épinglés en vue de leur identification. La majorité des individus fixés furent montés sur épingle. Il importe de souligner qu'après chaque cueillette, ces spécimens étaient nettoyés à l'aide d'une solution d'ammoniac. Cette étape, du reste, était essentielle compte tenu de l'utilisation très fréquente de microcaractères dans l'identification des espèces.

Nous avons dû recourir à de nombreuses clés pour l'identification des différentes espèces. Le tableau 3 présente, pour chacun des genres québécois, les principaux ouvrages qui nous ont assisté dans ce travail. Les exemplaires ayant soulevé quelques problèmes taxinomiques furent soumis au docteur Dave Larson de l'Université de Terre-Neuve pour leur vérification. Tous les spécimens sont conservés dans la collection de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

3.4 Physico-chimie

Des mesures de pH, de conductivité, de profondeur moyennes furent prélevées pour chacun des six niveaux concernés par cette étude. À l'exception de la pessière, les cinq autres habitats firent également l'objet d'enregistrement des températures minimales et maximales. Chacune de ces mesures fut prélevée dans la même séquence que les échantillons d'insectes dont nous venons de parler.

Nous notions les températures minimales et maximales aussi souvent que nous visitions un milieu. Ces mesures étaient effectuées à l'aide de thermomètre Taylor précis à $\pm 1^{\circ}$ celsius. Lors de chacun de nos échantillonnages au filet, entre 15 et 30 indices de profondeurs étaient relevés pour le calcul des profondeurs moyennes.

Tableau 3
Publications ayant servi dans l'identification des espèces
de Dytiscidae du Québec

Genre	Références
<i>Acilius</i>	Hilsenhoff(1975).
<i>Agabetes</i>	Aucune
<i>Agabus</i>	Fall(1922); Larson(1975).
<i>Carrhydrus</i>	Larson(1975).
<i>Celina</i>	Young(1979).
<i>Copelatus</i>	Young(1963a).
<i>Colymbetes</i>	Larson(1975); Zimmerman(1981).
<i>Coptotomus</i>	Aucune
<i>Cybister</i>	Aucune
<i>Deroecetes</i>	Fall(1923); Larson(1975); Zimmerman et Smith(1975b).
<i>Desmopachria</i>	Larson(1975); Young(1951).
<i>Dytiscus</i>	Larson(1975).
<i>Graphoderus</i>	Larson(1975); Tracy et Hilsenhoff(1981); Wallis(1939b).
<i>Hydaticus</i>	Larson(1975); Roughley et Pengelly(1981).
<i>Hydroporus</i>	Fall(1923); Larson(1975); Rochette(1983)
<i>Hydrovatus</i>	Young(1956,1963b).
<i>Hygrotus</i>	Anderson(1971,1976,1983); Fall(1919); Larson(1975).
<i>Ilybius</i>	Fall(1927b); Larson(1975); Wallis(1939c).
<i>Laccophilus</i>	Larson(1975); Zimmerman(1970).
<i>Laccornis</i>	Leech(1940).
<i>Liodessus</i>	Aucune
<i>Matus</i>	Aucune
<i>Neoscutopterus</i>	Fall(1922); Larson(1975).
<i>Oreodytes</i>	Fall(1923); Larson(1975).
<i>Uvarus</i>	Aucune
<i>Rhamnus</i>	Larson(1975); Zimmerman et Smith(1975a).
<i>Thermonectus</i>	Horner(1973).

Enfin, à l'intérieur d'une même journée, deux échantillons d'eau étaient prélevés dans chacun des habitats pour l'évaluation de la conductivité et du potentiel hydrogène. La conductivité était mesurée à l'aide d'un conductivimètre et le potentiel hydrogène par un pH mètre.

3.5 Statistiques

La problématique soulevée par la répartition des différentes espèces de dytiques au sein des niveaux de végétation fut envisagée par le biais de deux méthodes: l'analyse factorielle des correspondances qui constitue une ordination en espace réduit, et la classification hiérarchique ascendante qui se présente comme une méthode de groupement. Nous rejoignons ici l'opinion de divers auteurs (Sneath et Sokal, 1973; Benzécri, 1973; Legendre et Legendre, 1979; Frontier, 1982) qui suggèrent de toujours mener de concert groupement et ordination en espace réduit d'un complexe d'objets. Les données d'abondance que nous avons soumises à ces procédés analytiques furent préalablement normalisées par transformation logarithmique $\log(x+1)$ tel que suggéré par Elliott (1979). Un fichier comprenant l'ensemble des données transformées a donc été créé selon le procédé logiciel SPSS (Statistical Package for the Social Sciences).

La forme matricielle engendrée par nos données suggérait à elle seule l'emploi d'une analyse factorielle. Cinquante et un échantillons furent ainsi soumis à une analyse des correspondances telle que présentée par Benzécri (1973) et Hill (1973, 1974). "L'analyse des correspondances a pour but l'analyse des tableaux de contingence qui comparent les différentes descriptions d'un premier descripteur (les lignes du tableau) aux descriptions d'un second descripteur (les colonnes)" (Legendre et Legendre, 1979, p. 130). L'un des avantages de l'analyse des

correspondances est la représentation simultanée de deux ensembles, soient les espèces et les échantillons, ce qui aide considérablement l'interprétation (Benzécri, 1973; Hill, 1973). C'est donc une méthode d'ordination au même titre que l'analyse par composante principale mais qui offre la particularité "de préserver dans l'espace factoriel, la distance du χ^2 entre les lignes ou entre les colonnes du tableau de contingence" (Legendre et Legendre, 1979, p. 131). En d'autres mots, les n lignes de la matrice peuvent être envisagées comme n points d'un espace comptant p dimensions et les p colonnes comme p points d'un espace à n dimensions. Le système de référence qui illustre cette distribution est composé des premiers 2 ou 3 axes d'une ellipsoïde indiquant une distribution normale multidimensionnelle. Ainsi le premier axe peut être envisagé comme le meilleur résumé des relations linéaires exprimées par les données, le deuxième facteur comme la deuxième meilleure combinaison linéaire de variables à condition que le second axe soit orthogonal au premier (Maire, 1982).

Les différents diagrammes-plans qui résultent de la mise en relation des facteurs doivent être abordés principalement dans le sens des associations qui y apparaissent. L'analyse des correspondances permet en effet la formation de "nodum sociologique" (Benzécri, 1973; Hill, 1974) qui correspondent au rapprochement de certains éléments, lignes ou colonnes, dans l'espace factoriel. Ces ensembles devraient normalement correspondre à des groupes naturels. Chacun des facteurs se voit attribuer une "valeur propre" ainsi que sa contribution à l'inertie totale. C'est par la valeur propre de l'axe qu'on estime la validité de l'axe (Benzécri, 1973).

Les espèces et les échantillons furent également soumis à une classification hiérarchique ascendante telle que présentée par Benzécri (1973). Dans la mesure

où elle s'appuie sur la même métrique que l'analyse des correspondances, soit la distance du χ^2 , cette méthode de groupement offre l'avantage de permettre une classification qui, à la limite, pourra tenir compte de toutes les dimensions dégagées par l'analyse des correspondances. C'est ce qui contribue à en faire une méthode objective, rigoureuse et d'une grande précision mathématique (Benzécri, 1973). En ce qui nous concerne, les quatre premiers facteurs furent retenus dans l'application de cet algorithme de classification.

La classification hiérarchique procède par récurrence, la construction qui en résulte se résume à deux demi-axes de coordonnées: OX, horizontal orientée vers la droite; OY, vertical orientée vers le bas. L'axe OX se divise quant à lui en deux parties: "à gauche, une marge destinée à recevoir le nom des objets classés; à droite, la ligne proprement dite support des traits verticaux du graphique et dont la longueur correspond à la valeur maximale de l'indice de diamètre" (Benzecri, 1973, tome 1, p. 162). C'est la distance d'agrégation qui est prise pour valeur de l'indice de diamètre. La construction par récurrence commence donc par une ligne de longueur maximale située à la cote O. C'est ce qui constitue le sommet de l'arbre hiérarchique et il correspond à l'ensemble tout entier (espèces ou échantillons). À partir de lui on porte ses deux successeurs immédiats: le premier se retrouvera sur la même ligne que le sommet et aura un abscisse égal à son indice de diamètre; le second successeur sera atteint quant à lui par un trait coudé. Lorsqu'on parvient à un élément terminal, on retrouve son nom dans la marge. Pour chacun des sommets, ou noeuds, on retrouve donc une abscisse qui réfère à une distance d'agrégation et, par delà, à un indice de diamètre. Dans la mesure où l'inertie totale de l'ensemble des données demeure la somme des indices de diamètres de toutes les classes constituées, on pourra associer à n'importe quel noeud un taux d'inertie (Benzécri, 1973). On en déduit donc que l'inertie du nuage sera d'autant

plus grande qu'on avancera dans le tracé de l'arbre hiérarchique et, par conséquent, dans l'élaboration des classes. Comme pour l'analyse des correspondances, l'inertie du nuage revêt une valeur explicative. Tant pour les échantillons que pour les espèces, l'arbre hiérarchique fut coupé à un niveau proche de l'inertie totale du nuage.

Dans notre examen de la structure des communautés, nous nous sommes appliqués à analyser la distribution des individus parmi les espèces. Indices de diversité et modèles de distribution d'abondance furent utilisés à cet effet.

La diversité de chacun de nos peuplements fut abordée par le biais de l'indice de Shannon-Wiener (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

où p_i se présente comme la proportion de l'espèce dans la communauté. Plusieurs auteurs (Daget, 1976; Legendre et Legendre, 1979; Frontier, 1982; Ramade, 1984), reconnaissent que "l'entropie de Shannon est une mesure de diversité spécifique couramment employée en relation avec le vecteur des fréquences relatives" (Legendre et Legendre, 1979, p. 103). Comme le laisse sous-entendre l'utilisation de pareille statistique (Pielou, 1975; Legendre et Legendre, 1979; Roy et Harper, 1981) il est assumé que les échantillons dont on a mesuré la diversité étaient représentatifs d'une population suffisamment grande pour ne pas être modifiée par l'échantillonnage et, d'autre part, que la richesse spécifique globale (s') est connue. L'unité choisie fut le bit.

Un indice d'équitabilité (régularité au sens de Legendre et Legendre, 1979) fut également calculé en comparant la diversité observée à la diversité globale du peuplement. Les valeurs minimales et maximales de cet indice varient respectivement de 0 à $\log_2 s'$ (Roy et Harper, 1981).

Dans toute biocénose et dans toute entité synécologique constituant un sous-ensemble de cette dernière, certaines espèces sont très abondantes et présentent du fait même une fréquence relative élevée, tandis que d'autres sont plutôt rares ou très rares et n'expriment qu'une faible fréquence relative dans la communauté (Ramade, 1984). Simpson (1949), pour représenter l'intensité de la dominance, a proposé une mesure communément rencontrée sous l'appellation de coefficient de

$$\text{dominance (C): } C = \sum_{i=1}^s p_i^2.$$

C'est ce coefficient qui fut appliqué à nos données. Sa valeur varie de 1, lorsque tous les individus de la communauté réfèrent à la même espèce, à 1/s, lorsqu'ils sont également répartis entre toutes les espèces (Roy et Harper, 1981).

Nos données d'abondance furent ensuite comparées aux trois modèles de distribution d'abondance les plus souvent rencontrés: les modèles de MacArthur, de Simpson et de Motomura. La représentation graphique de la distribution d'abondance des espèces d'un peuplement s'obtient en représentant en abscisse la fréquence relative de chaque espèce et en ordonnée son rang dans le classement par ordre d'abondance décroissante. L'aspect mathématique entourant le calcul des fréquences théoriques de chacun des modèles est présenté de façon détaillée dans Dajet (1976). Dans le cas du modèle de MacArthur, la comparaison entre la droite théorique et celle des valeurs observées fut réalisée directement à partir des

graphiques et des valeurs numériques. Inagaki (1967 in Dajet, 1976) a proposé pour le modèle de Motomura, une règle qui s'appuie sur le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson. "La valeur de 0,95 peut être considérée comme un seuil au-dessus duquel l'ajustement est approximatif; au-dessus de 0,98, il peut être considéré comme satisfaisant, et au-dessus de 0,99, comme rigoureux." (Dajet, 1976, p. 65). Enfin, dans le cas de la droite des probits associée à la distribution lognormale, "on peut reporter sur le graphique de part et d'autre de la droite l'écart maximal admissible au sens de Kolmogorov-Smirnov. Cet écart est approximativement donné en pourcentage cumulé par $\frac{0.886}{\sqrt{N + 1.5}}$ (N étant égal au nombre d'espèces)

pour une probabilité de 0,95. Une zone de confiance peut ainsi être tracée à l'intérieur de laquelle les points observés doivent se trouver pour que l'hypothèse de normalité puisse être acceptée" (Daget, 1976, p. 61).

CHAPITRE IV

RÉSULTATS ET DISCUSSION

4.1 Les composantes physico-chimiques du milieu

4.1.1 Résultats

Nombreux sont les paramètres qui auraient pu faire l'objet d'une analyse physico-chimique. Les facteurs suivants ont été retenus dans le cadre de cette étude: la température, la profondeur moyenne, le potentiel hydrogène (pH) et la conductivité.

On retrouve à la figure 1, l'évolution du profil thermique et de la profondeur moyenne dans chacune des stations. Le premier coup d'oeil permet de faire ressortir que le régime thermique de chacun des milieux subit des fluctuations semblables. On observe en effet une hausse graduelle des températures de mai à juin. On aura remarqué cependant que les deux milieux sur tourbe montrent une progression beaucoup plus lente des températures durant le mois de mai.

Par ailleurs, les températures minimales montrent aussi une progression, quoique moins accentuée, durant la saison d'échantillonnage. Un fait à noter, la relative stabilité des valeurs minimales dans les deux milieux sur tourbe. En juxtaposant les températures maximales et minimales de chacun des milieux, on constate que l'érablière rouge à sapin représente celui des cinq étangs qui possède

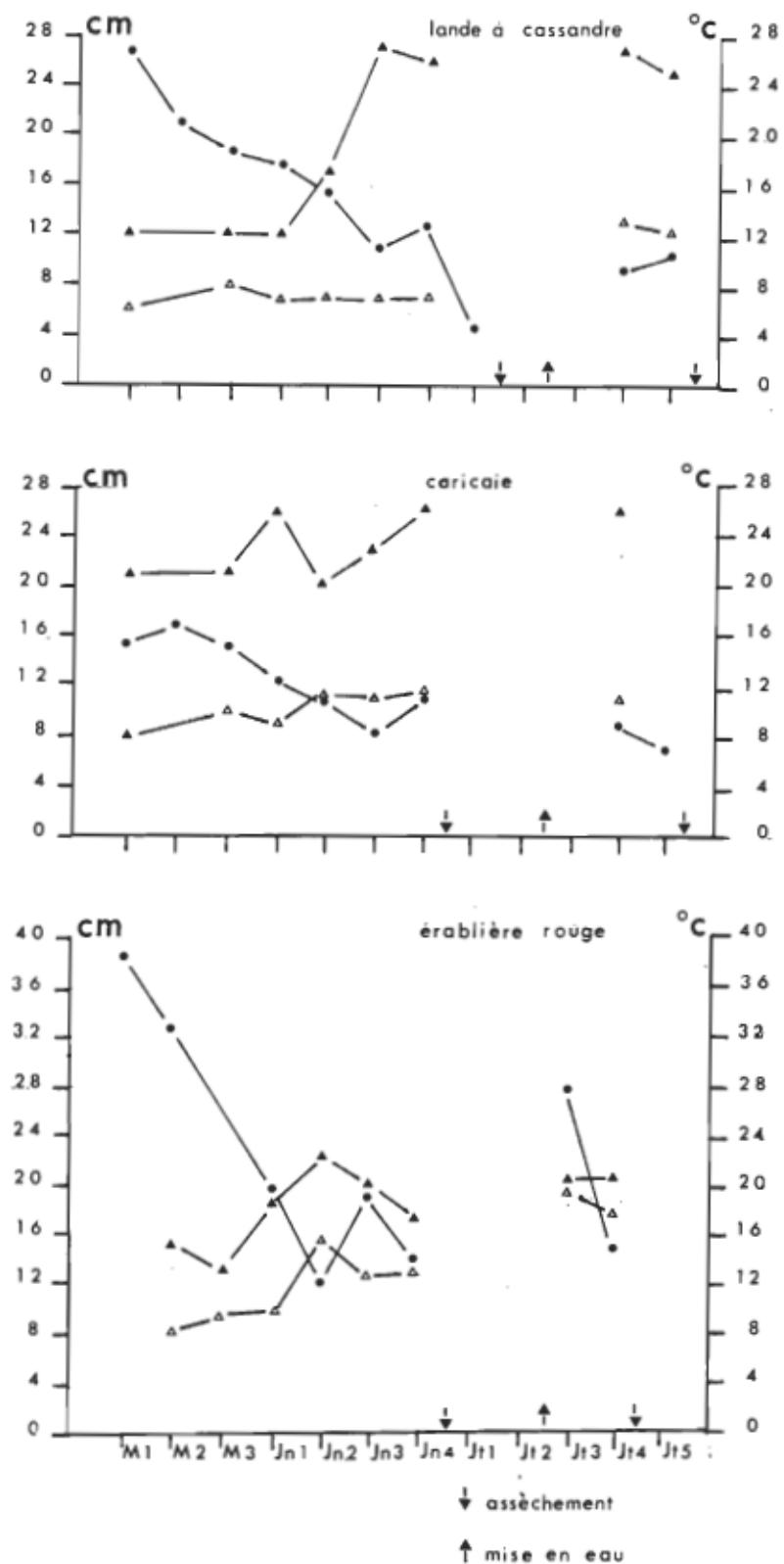


Figure 1. Variation de la température maximale(▲), de la température minimale(△) et de la profondeur moyenne(●) dans chacune des stations à l'exception de la pessière.

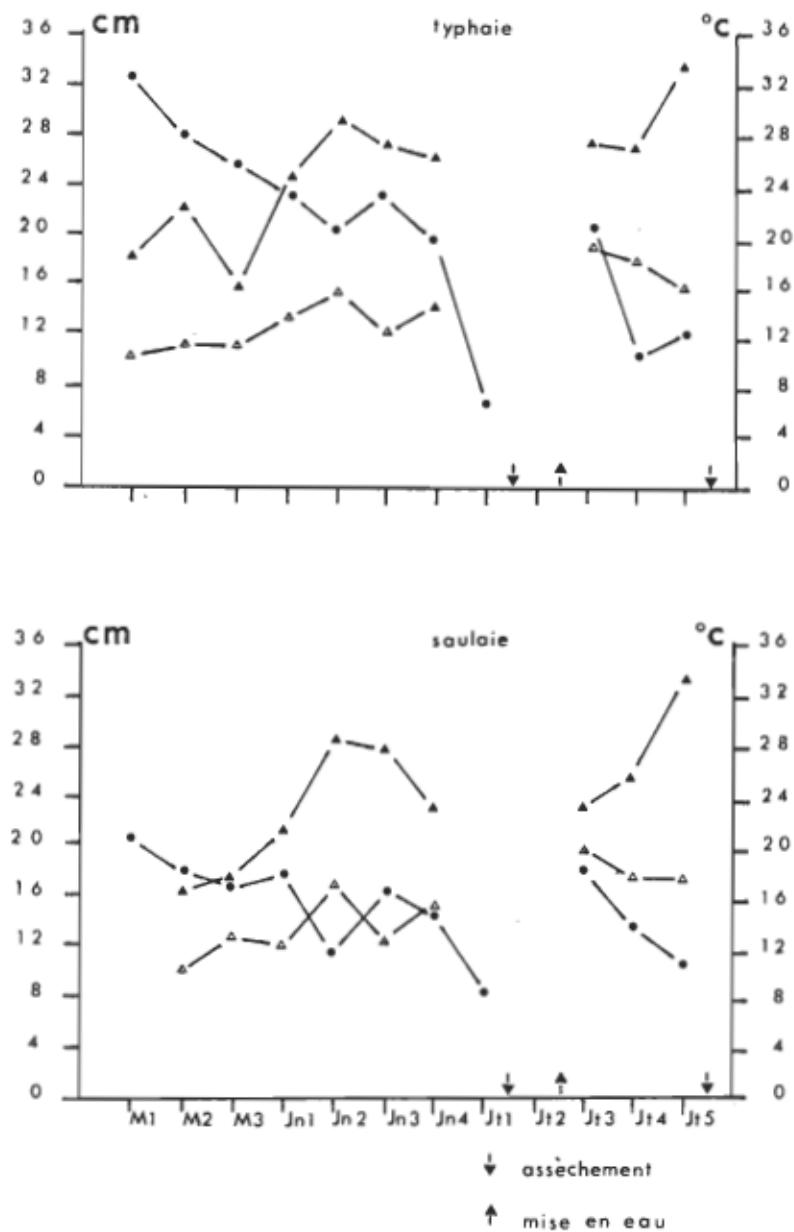


Figure 1. (Suite et fin)

la plus grande stabilité sur le plan thermique. À l'inverse, c'est la caricaie à Carex strictior qui s'est avérée le milieu le plus instable. Enfin, question de comparer le bilan thermique de chacun de ces habitats, nous avons calculé leur températures maximales et minimales moyennes (tableau 4). Il en ressort que c'est l'érablière rouge à sapin qui présente la température maximale moyenne la plus faible ce qui l'oppose à la typhaie où les températures se sont avérées les plus élevées. C'est à l'intérieur des milieux sur tourbes que furent enregistrées les températures minimales les plus basses.

Contrairement au profil dessiné par le régime thermique, l'évolution de la profondeur moyenne montre une baisse graduelle tout au long de l'été. Les deux seules exceptions à cette progression négative relèvent de hausses marquées de la profondeur moyenne d'eau suite à des pluies abondantes. Les profils tracés dans la figure 1 permettent aussi de constater que c'est dans l'érablière rouge à sapin que furent observées les baisses les plus marquées du niveau de l'eau; à cet effet, c'est la lande à cassandre qui montre la moins grande variation. Enfin, c'est aussi dans l'érablière rouge à sapin que furent relevées les plus grandes profondeurs alors que le niveau d'eau le plus bas était enregistré dans la pessière avec des profondeurs moyennes ne dépassant que rarement les 10 centimètres. Comme l'exprime la figure 1, l'érablière rouge à sapin, la caricaie à Carex strictior (et la pessière) se sont toujours asséchées plus rapidement que les autres étangs.

Sous l'aspect du potentiel hydrogène, les six habitats n'ont présenté que de faibles variations, tout au long de la saison (Figure 2). De manière à favoriser la comparaison entre les milieux, des valeurs moyennes calculées sur la base de tous les échantillons prélevés permettent de constater la non-acidité de la saulaie et de

Tableau 4

Valeurs moyennes des variables physico-chimiques pour l'été 1984

Stations	pH	Conductivité (micromhos/cm)	Temp. maxi. (celsius)	Temp. mini. (celsius)	$\frac{T_{\text{maxi.}} + T_{\text{mini.}}}{2}$
Erablière rouge à sapin	5.75	44.31	18.21	12.92	15.57
Typhaie	6.98	1939.20	24.86	13.89	19.38
Saulaie	6.49	89.80	23.94	14.77	19.36
Lande à cassandre	3.89	71.44	19.75	8.38	14.07
Caricaie	4.34	43.25	23.36	10.50	16.93
Pessière	3.98	67.57	*	*	*

* Valeurs manquantes

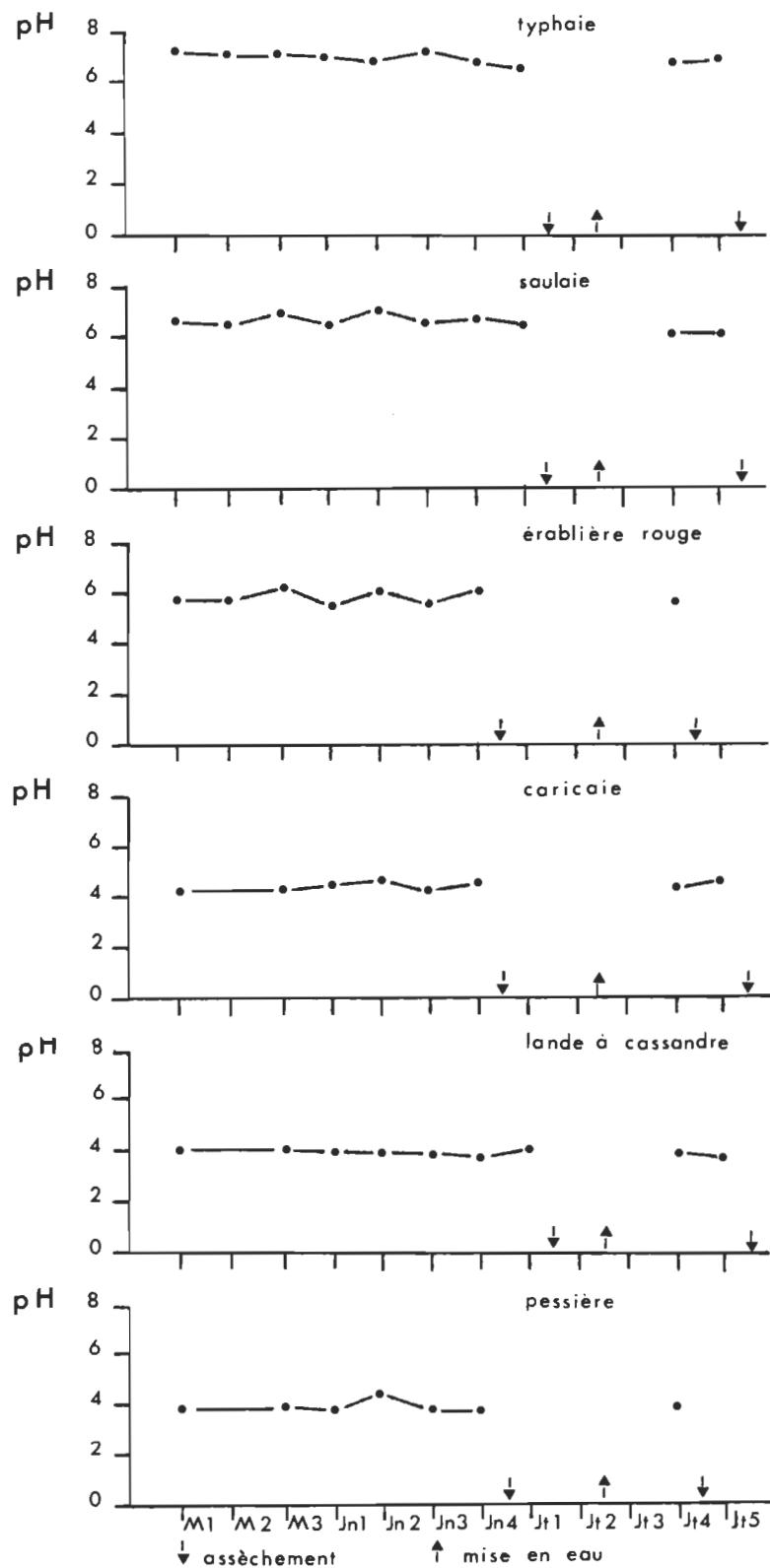


Figure 2. Variation du potentiel hydrogène dans les différentes stations.

la typhaie, le caractère très acide des milieux sur tourbe et enfin, la position intermédiaire de l'érablière rouge à sapin (tableau 4).

La figure 3 présente quant à elle, l'évolution des mesures de conductivité pour chacun des milieux analysés. À l'exception de la typhaie, le profil qui en résulte montre une assez bonne régularité. Les valeurs moyennes encore une fois calculées permettent de constater que la conductivité demeure relativement basse dans presque tous les milieux. Seule la typhaie se démarque très nettement en présentant une conductivité moyenne de 20 à 50 fois plus élevée que celles des autres habitats. (Tableau 4).

4.1.2 Discussion

Le profil thermique de l'eau, c'est connu, suit de près celui de l'air. Il était donc nécessairement prévisible d'observer une augmentation graduelle de la température de chacune de nos stations. Les valeurs de température maximale enregistrées dans l'érablière rouge à sapin permettent, par ailleurs, de mettre en relief l'importance du couvert forestier sur le réchauffement des milieux temporaires. Moriya (1959, p. 231) a montré que "the most clear difference between inner and outer pools in the environmental condition is the water temperature which is related to the intensity of solar radiation into the water". L'absence de couvert forestier favorise de fait une mise en eau plus précoce et un réchauffement plus rapide des eaux (Leblanc, 1979). Parmi les six habitats que nous avons visités, la pessière est apparue comme le milieu le plus froid. Des mesures ponctuelles de la température auront permis de constater que l'eau n'y avait que très rarement dépassé les 14°C. C'est aussi dans ce milieu que la neige devait mettre le plus de temps à disparaître.

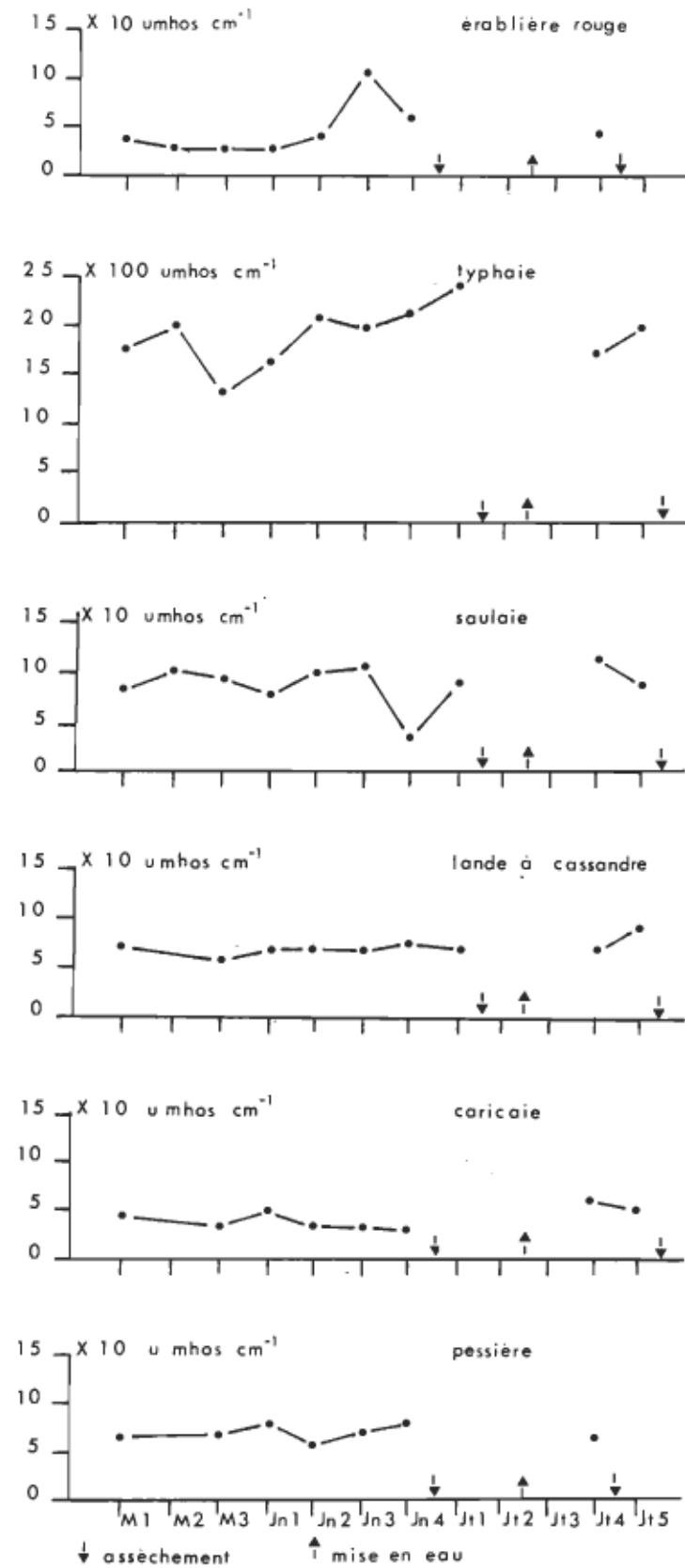


Figure 3. Variation de la conductivité dans les différentes stations.

Les fortes accumulations de sphaigne contribuent quant à elles à faire des étangs de la tourbière des habitats relativement instables. L'épais et dense tapis de sphaigne empêche en effet une pénétration en profondeur des radiations solaires. En milieu ouvert, on comprend aisément que les eaux de surface, en étant soumises à de fortes intensités calorifiques, subissent une hausse marquée de leur température durant la journée. Dès la disparition du soleil, cependant, l'action des eaux souterraines plus froides se traduit par une baisse rapide de la température de l'eau libre. Ce qu'expriment les températures minimales de ces milieux. Leblanc (1979, p. 37) a montré que c'est dans la caricaie que s'observent les fluctuations les plus importantes de la température de l'eau. "Cette situation est attribuable à l'absence du couvert végétal et à la couche de sédiments très foncée du fond de la mare qui吸orbe plus intensément les rayons lumineux". C'est sûrement ce qui explique que la caricaie soit reconnue comme un milieu relativement chaud (Tétart, 1974).

Les variations du niveau d'eau doivent aussi être tenues responsables des écarts observés dans le régime thermique. Soumises à des températures plus fraîches au printemps, les mares printanières doivent également compter, à cette période de l'année, sur d'importants volumes d'eau. Ces eaux ne peuvent donc faire autrement que de présenter des températures nettement plus fraîches en début de saison. Avec l'assèchement, ces milieux présentent nécessairement une plus grande susceptibilité au réchauffement. Ce que montrent nos résultats. Dans l'ensemble, nos milieux ont présenté une phase humide variant de trois à quatre mois et une période sèche de huit à neuf mois. Ce patron de mise en eau contribue à en faire des milieux typiquement temporaires (Hartland-Rowe, 1966) de type "temporary vernal pools" au sens de Wiggins et al. (1980). On se doit, par ailleurs, de considérer l'augmentation de la température de l'eau lorsque vient le moment

d'analyser les variations dans le hauteur de la colonne d'eau. "Although there is probably some loss of water by drainage through the floor of the pool, most of the water loss occurs through evaporation" (Hartland-Rowe, 1966, p. 577). Force nous est cependant d'admettre que dans l'érablière rouge à sapin, les fortes variations du niveau d'eau doivent être attribuées au drainage suscité par l'épais couvert forestier. On ne saurait justifier autrement le fait qu'un milieu relativement froid dont les indices de profondeur dépassaient par endroit 60 centimètres ait offert une variation à ce point marquée de la profondeur moyenne. Précisons, pour terminer, qu'il aurait été prévisible, n'eut été de l'automne sec que nous avons connu, d'assister à une remise en eau d'au moins quelques-uns des habitats que nous avons étudiés. Tous sont demeurés asséchés.

Pour chacune des stations, le potentiel hydrogène montre une relative stabilité tout au long de la saison d'échantillonnage. Bien sûr, nous aurions pu nous attendre à des fluctuations plus marquées dans les valeurs de pH puisqu'il est connu que les eaux s'acidifient en période estivale (Moriya, 1959; Tétard, 1974). Il est permis de croire que le temps d'échantillonnage fut trop court pour permettre la mise en relief d'un tel phénomène. Dans un autre ordre d'idées, si les taux d'acidité enregistrés en milieux tourbeux demeurent caractéristiques de ce type d'habitat, il importe de signaler que la caricaie à Carex strictior présente des valeurs légèrement plus basses que celles observées dans la pessière. Maire et al. (1976) ainsi que Baribeau et Maire (1981) ont en effet relevé l'inverse pour ces mêmes types d'habitats. L'écart demeure cependant peu important et n'influence en rien la nature de nos résultats.

Si l'on excepte la typhaie, les variations quant à la conductivité de chacun de nos milieux ne permettent pas de les distinguer entre eux. Hartland-Row (1966) a

en effet montré qu'en-deçà de 1 000 umbos, on ne pouvait parler que d'une faible salinité. On peut s'étonner cependant des fortes mesures prélevées dans la typhaie. Il est permis de penser que la proximité d'une route achalandée puisse être tributaire d'un tel phénomène par le biais des sels de calcium déversés tout au long de l'hiver. L'analyse de la figure 3 permet de constater que les trois milieux sur argile montrent une variation plus marquée dans leur profil de conductivité. On peut même observer à différents degrés, une augmentation des valeurs au cours de la saison d'échantillonnage. Après la libération massive des eaux de fonte responsables de la dilution des ions minéraux (Leblanc, 1979), "there is a wide variation in... ionic concentration and composition probably including not only seasonal changes resulting from evaporation but also long term increases due to accumulation of salts from run off" (Hartland-Rowe, 1966, p. 580). Les travaux de Vincent (1974) sur les étangs de faible profondeur ont aussi démontré l'existence d'une lente évolution saisonnière du taux de minéralisation globale. Ce taux généralement faible au printemps augmente en effet régulièrement jusqu'en août pour ensuite décroître jusqu'en fin de saison.

4.2 Inventaire des espèces récoltées

4.2.1 Espèces récoltées

Notre échantillonnage aura permis la récolte de 1 704 individus adultes répartis en 58 espèces et 18 genres différents (tableau 5). Le tableau 5 permet de constater l'importance relative de chacun des genres ainsi que de chacune des espèces. Vingt-six des 58 espèces ne furent jamais récoltées en plus de cinq exemplaires. Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont, par ordre d'importance: Agabus erichsoni (12.38 %), Hydroporus tristis (9.98 %), Hygrotus

Tableau 5

Inventaire des espèces de Dytiscidae capturées en Basse-Mauricie en 1984

Genres	Espèces	Fréq. absolue	Fréq. %
Agabus Leach	■		
	<i>Agabus erichsoni</i> Gemminiger et Harold	211	12.38 ■
	<i>Agabus opacus</i> Aubé	2	0.12 ■ ▲
	<i>Agabus phaeopterus</i> Kirby	23	1.35
	<i>Agabus semipunctatus</i> Kirby	5	0.39
	<i>Agabus subfuscatus</i> Aubé	4	0.23 ▲
	<i>Agabus ambiguus</i> Say	2	0.12 ▲
	<i>Agabus falli</i> Zimmermann	1	0.06 ▲
	<i>Agabus bifarius</i> Kirby	9	0.53 ■
	<i>Agabus wasastjeriae</i> R. Sahlberg	3	0.18 ■
	<i>Agabus inscriptus</i> Crotch	1	0.06 ▲
	<i>Agabus gagates</i> Aubé	38	2.29
	Total:	299	17.55
Acilius Leach	■		
	<i>Acilius sylvanus</i> Hilsenhoff	3	0.18
	<i>Acilius semisulcatus</i> Aubé	51	2.99
	Total:	54	3.17
Copelatus Clairville	■	<i>Copelatus glyphicus</i> Say	Total: 2 0.12 ▲
Coptotomus Say		<i>Coptotomus interrogatus</i> Fall	Total: 1 0.06
Colymbetes Clairville	■	<i>Colymbetes sculptilis</i> Harris	Total: 2 0.12
Desmopachria Babington		<i>Desmopachria convexa</i> Aubé	Total: 5 0.29
Dytiscus Linnaeus	■	<i>Dytiscus fasciventris</i> Say	3 0.18
	<i>Dytiscus harisi</i> Kirby	2	0.12
	<i>Dytiscus cordieri</i> Aubé	1	0.06
	Total:	6	0.35
Deroctes Sharp	■	<i>Deroctes griseostriatus</i> De Geer	Total: 1 0.06 ■
Graphoderus Dejean	■	<i>Graphoderus perplexus</i> Sharp	Total: 1 0.06
Hydroporus Clairville	■	<i>Hydroporus signatus</i> Mannerheim	33 1.94
	<i>Hydroporus fuscipennis</i> Schaum	93	5.46 ■ ▲
	<i>Hydroporus tenebrosus</i> Le Conte	46	2.70 ▲
	<i>Hydroporus rectus</i> Fall	7	0.41 ▲

Tableau 5 (Suite)

Genres	Espèces	Fréq. absolue	Fréq. %	
	<i>Hydroporus columbianus</i> Mannerheim	18	1.06	▲
	<i>Hydroporus niger</i> Say	63	3.70	
	<i>Hydroporus rotabilis</i> LeConte	8	0.47	
	<i>Hydroporus undulatus</i> Say	11	0.65	
	<i>Hydroporus leviori</i> J. Sahlberg	42	2.46	■
	<i>Hydroporus tristis</i> Paykull	170	9.98	■
	<i>Hydroporus striola</i> Gyllenhall	124	7.28	■
	<i>Hydroporus n. sp.</i> nigellus	64	3.76	▲ △ ◇
	<i>Hydroporus dentellus</i> Fall	4	0.23	▲
	<i>Hydroporus badiellus</i> Fall	45	2.64	
	<i>Hydroporus aequus</i> Fall	3	0.18	
	<i>Hydroporus paugus</i> Fall	2	0.12	▲
	<i>Hydroporus stagalis</i> Gemminger et Harold	11	0.65	▲
	Total: 744		43.66	
<i>Hygrotaea</i> Stephens				
	■ <i>Hygrotaea sylvanus</i> Fall	1	0.06	▲ △
	<i>Hygrotaea turbidus</i> LeConte	12	0.70	▲
	<i>Hygrotaea laccophilinus</i> LeConte	22	1.29	
	<i>Hygrotaea sayi</i> J. Balfour-Browne	45	2.64	
	<i>Hygrotaea impressopunctatus</i> Schaller	154	9.04	■
	<i>Hygrotaea picatus</i> Kirby	3	0.18	▲
	<i>Hygrotaea dissimilis</i> Gemminger et Harold	2	0.12	▲
	Total: 239		14.03	
<i>Hydaticus</i> Leach				
	■ <i>Hydaticus modestus</i> Sharp	11	0.65	
	<i>Hydaticus piceus</i> LeConte	7	0.41	▲
	Total: 18		1.06	
<i>Ilybius</i> Erichson				
	■ <i>Ilybius ignarus</i> LeConte	6	0.35	
	<i>Ilybius biguttulus</i> Germ	11	0.65	
	<i>Ilybius marinatus</i> Zimmermann	3	0.18	▲
	<i>Ilybius discedens</i> Sharp	10	0.59	
	Total: 30		1.76	
<i>Laccophilus</i> Leach				
	■ <i>Laccophilus maculosus</i> Say	Total: 88	5.16	
<i>Liodesmus</i> Guignot				
	■ <i>Liodesmus affinis</i> Say	63	3.70	
	<i>Liodesmus fuscatus</i> Crotch	141	8.27	
	Total: 204		11.97	
<i>Laccornis</i> Des Gozis				
	■ <i>Laccornis cornideus</i> LeConte	Total: 2	0.12	▲

Tableau 5 (suite et fin)

Genres	Espèces		Fréq. absolue	Fréq. %	
<i>Neoscutopterus</i> J. B. Browne	<i>Neoscutopterus hornii</i> Crotch	Total:	1	0.06	▲
<i>Rhamnus</i> Dejean	■ <i>Rhamnus binotatus</i> Harris	Total:	7	0.41	

■ Espèce ou genre holarctique
 △ Nouvelle mention au Canada
 ▲ Nouvelle mention en Basse-Mauricie
 ◇ Nouvelle espèce

impressopunctatus (9.04 %), Liodesmus fuscatus (8.27 %), Hydroporus striola (7.28 %), Hydroporus fuscipennis (5.46 %), Laccophilus maculosus (5.16 %).

Selon un même point de vue, il est permis d'évaluer l'importance relative de chacun des genres inventoriés sur la base du nombre d'espèces recensées. On constate ainsi que les genres Hydroporus Clairville (17), Agabus Leach (11), Hygrotus Stephens (7), Ilybius Erichson (4) et Dytiscus Linnaeus (3), regroupent 42 des 58 espèces (72.41 %) inventoriées au cours de cette étude. Sur la base de l'abondance, 8 des 18 genres retrouvés suffisent à eux seuls à rassembler 98.36 % de tous les spécimens récoltés. Ce sont par ordre d'importance, Hydroporus Clairville (43.66 %), Agabus Leach (17.55 %), Hygrotus Stephens (14.03 %), Liodesmus Guignot (11.97 %), Laccophilus Leach (5.16 %), Acilius Leach (3.17 %), Ilybius Erichson (1.76 %), Hydaticus Leach (1.06 %).

Le tableau 5 permet, par ailleurs, de distinguer espèces et genres néarctiques des autres genres ou espèces ayant une répartition holarctique. En fait, des 18 genres inventoriés, seule trois ne présentent pas une distribution holarctique alors que chez les espèces, 10 se veulent typiquement holarctiques.

Les espèces recensées dans le cadre de cette étude nous ont aussi permis de relever quelques éléments de nouveauté qui ajoutent à notre connaissance sur la présence de ce groupe en territoire québécois. On constate ainsi, parmi les espèces associées au genre Hydroporus Clairville, ce qui semble être une nouvelle espèce mondiale. Soumise au docteur Dave Larson de l'Université de Terre-Neuve, cette espèce apparaît associée de très près à Hydroporus nigellus déjà présente au Québec. Pour cette raison, nous la retrouvons sous l'appellation Hydroporus n. sp. cf. nigellus (Larson: communication personnelle). D'autre part, si nos

présomptions s'avéraient justes, notre inventaire permettrait de compter une nouvelle mention sur le territoire canadien; il s'agit de Hygrotus sylvanus dont nous n'avons récolté qu'un seul spécimen. Cette découverte se veut d'autant plus intéressante qu'il s'agit là d'une espèce qui, jusqu'en 1979, était jugée éteinte (Anderson, 1976). C'est à Daussin (1979) qu'on doit sa redécouverte au Minnesota. Enfin, l'examen des spécimens conservés dans la collection de l'Université du Québec à Trois-Rivières, ainsi que les travaux récents de Bourassa et al. (1984), nous auront permis de relever parmi nos espèces 22 nouvelles mentions pour la Basse-Mauricie (tableau 5).

4.2.2 Discussion

C'est à l'utilisation concurrente des deux méthodes d'échantillonnage que l'on doit une partie des succès rencontrés dans la récolte de spécimens. En particulier pour la typhaie, les pièges auront permis de hausser considérablement le nombre d'espèces capturées (figure 4) amoindrisant du même coup le biais inhérent à l'utilisation d'un filet macrofaunique. L'échantillonnage selon les zones biotiques relevées par Galewski (1971) (Voir section 2.0) peut être tenu responsable en partie de ce rendement.

Par ailleurs, il ne faut pas s'étonner du nombre considérable d'espèces à faible effectif. C'est un trait caractéristique des communautés animales que de présenter un grand nombre d'espèces accidentielles ou rares. Compte tenu de l'aptitude au vol des coléoptères, il est permis de croire que certaines espèces soient en mesure de s'incorporer momentanément à un système biologique. (Fernando, 1960, Fernando et Galbraith, 1973).

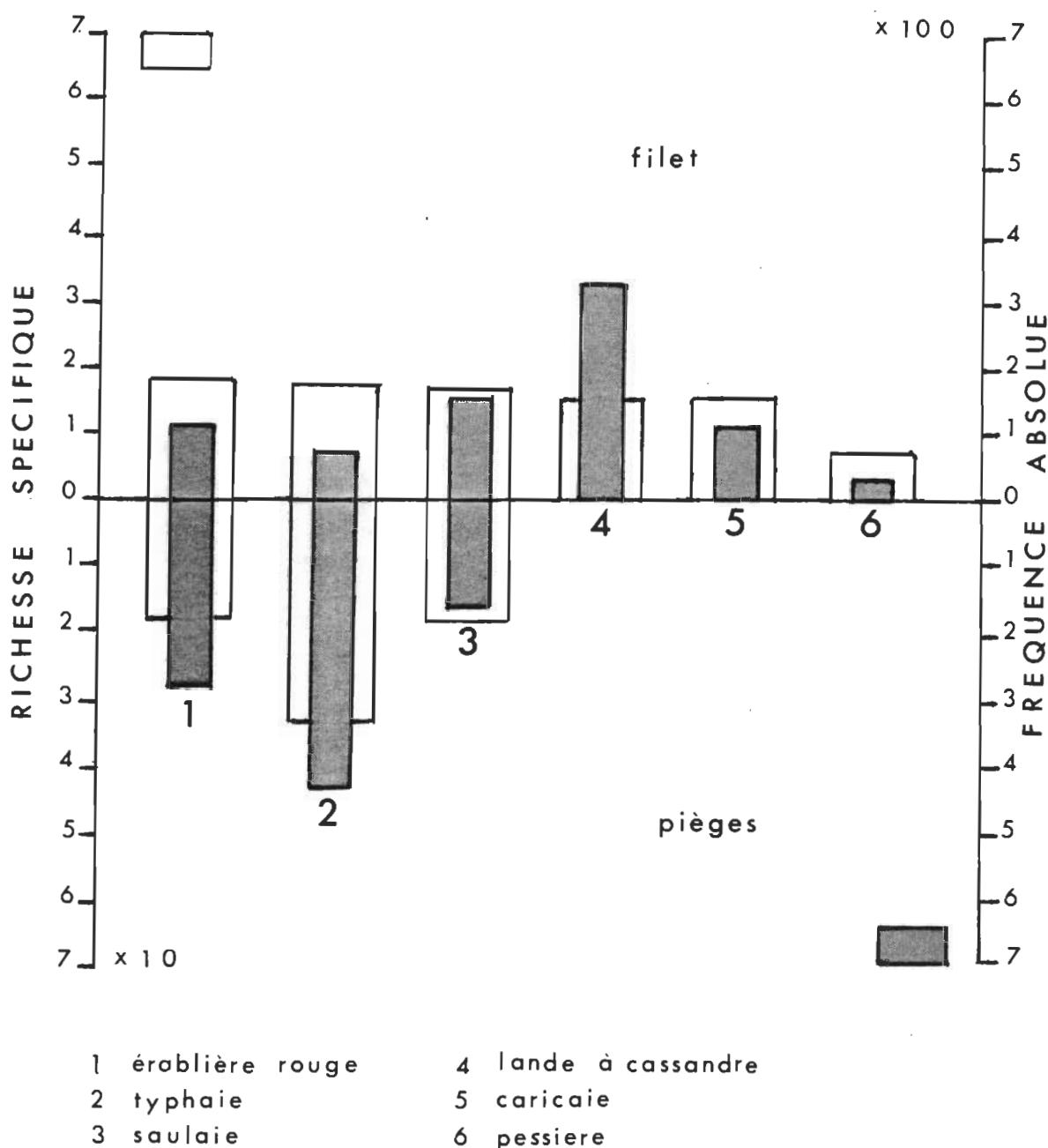


Figure 4. Influence de la méthode d'échantillonnage sur le nombre de spécimen et d'espèces récoltés dans chacune des stations

Les Dytiscidae sont reconnus pour former un groupe relativement cosmopolite (Galewski, 1971). Plusieurs genres atteignent leur plus grande diversité dans les régions tempérées et boréales (Larson, 1985), mais certains se veulent typiquement tropicaux. C'est ce caractère cosmopolite que révèle le nombre de genres holarctiques recensés en Basse-Mauricie. Larson (1975) constate lui-même que la grande majorité des genres présents en zone tempérée propose une distribution holarctique.

Nos résultats permettent aussi de constater que, tant sur le plan de l'abondance que de la diversité, les genres Agabus Leach, Hydroporus Clairville et Hygrotus Stephens dominaient la liste des genres inventoriés. Les proportions relevées dans cette étude demeurent conformes à l'importance relative de ces genres au Québec (Larochelle, 1979). Du reste, Fall (1922) signale très judicieusement qu'après le genre Hydroporus Clairville, le genre Agabus Leach inclut un plus grand nombre d'espèces que n'importe quel autre genre nord-américain.

Larochelle (1979) établit à 46 le nombre des espèces québécoises du genre Hydroporus Clairville. Cette liste exige cependant quelques corrections dans la mesure où la complexité taxonomique du genre Hydroporus Clairville semble avoir conduit l'auteur vers quelques imprécisions. Comme plusieurs, Larochelle aborde ce groupe sur une base régionale mettant de côté, du même coup, la subdivision générique, ou sous-générique, instaurée sous Fall (1923). Voilà ce qui explique qu'on y retrouve 3 espèces plutôt associées au genre Deronectes Sharp: Hydroporus Deronectes griseostriatus, H. D. depressus et H. D. elegans. Il importe également de souligner que, selon toute vraisemblance, Hydroporus Deronectes elegans ne fait pas partie de l'entomofaune québécoise (Zimmerman et Smith, 1975b). Dans le

même ordre d'idée, Hydroporus septentrionalis devrait plutôt être associé au genre Oreodytes Seidl auquel seules deux espèces demeurent liées au Québec. L'autre espèce, O. laevis n'est pas incluse dans la liste de Larochelle (1979). (Larson, 1975). Par ailleurs, il est également permis de relever quelques erreurs dans cette liste. Ainsi, Hydroporus nigrellus MnH n'existe tout simplement pas. On peut se demander ici, si l'auteur ne fait pas plutôt allusion à Hydroporus nigellus Mann présent au Québec. De même, devrait-on lire Hydroporus fuscipennis Shaum plutôt que H. fuscipennis Kies (Larson, 1975). On y note aussi quelques synonymes: Hydroporus melanocephalus Fall référant maintenant à Hydroporus morio Aubé; Hydroporus sericeus Leconte devient Hydroporus superioris J. Balfour-Browne (Larson, 1975); Hydroporus glabriusculus devient Hydroporus levanderi (Larson, communication personnelle). D'autre part, quelques espèces doivent être éliminées du genre Hydroporus tel que proposé par Larochelle (1979); d'abord, Hydroporus brumalis Brown et Hydroporus consimilis Leconte, parce qu'ils sont synonymes respectivement de Hydroporus planiusculus Fall et de Hydroporus undulatus Say (Larson, 1975); ensuite, Hydroporus nertus Fall, dont on ne retrouve aucune mention dans la littérature nord-américaine. Enfin, nos travaux auront permis la récolte d'espèces absentes jusqu'ici de la liste de Larochelle (1979). En plus de Hydroporus n.sp. cf. nigellus, il faut compter Hydroporus rectus Fall. Cette dernière espèce ne constitue pas cependant, une nouvelle mention pour le Québec (Larson: communication personnelle). L'ensemble de ces considérations portent donc à 41, le nombre des espèces québécoises appartenant au genre Hydroporus Clairville sensu Fall (1923).

Par ailleurs, tout indique que Hydroporus tristis se présente comme très fréquente en Basse-Mauricie. De toutes les espèces du genre Hydroporus, c'est elle, avec H. striola qui fut la plus fréquemment récoltée. Cette observation

s'ajoute au fait qu'elle se veut très abondante dans la collection de l'U.Q.T.R., collection basée uniquement sur la faune de la Basse-Mauricie. Il est également intéressant d'avoir récolté autant de spécimens de l'espèce H. fuscipennis. Dans ses considérations sur l'entomofaune de l'Alberta, Larson (1975) constatait que tout en étant très fréquente, cette espèce n'était que rarement récoltée en plus d'un exemplaire. Dans un même ordre d'idées, les collectes d'Hydroporus columbianus, et de H. badiellus devraient nous permettre de les associer à un type d'habitat. Tout en constatant le nombre moins important de spécimens identifiés comme Hydroporus columbianus, il faut retenir qu'elle fut récoltée presque totalement dans le même milieu: la typhaie.

On l'a déjà noté, le genre Agabus Leach constitue le deuxième genre en importance au Québec. En effectuant les corrections suivantes à la liste de Laroche, on peut estimer à 26 le nombre des espèces québécoises. Nos recherches ont en effet permis la capture d'espèces qui n'y apparaissent pas: Agabus wasastjarnae (= A. kenaiensis), Agabus opacus, Agabus falli. Il faut aussi relever une synonymie, puisque Agabus congener refère maintenant à Agabus thomsoni (Larson et Nilsson, 1985). Des 11 espèces d'Agabus Leach récoltées en Basse-Mauricie, il convient de souligner la très forte abondance d'Agabus erichsoni. En vérité, elle s'inscrit comme la plus abondante de toutes les espèces récoltées au cours de cette étude. Il importe également de signaler que, jusqu'à maintenant, très peu d'espèces de ce genre avaient été retrouvées en Basse-Mauricie (Bourassa et al, 1984). Cette situation est sûrement conséquente du caractère indistinct des membres de ce genre ce qui soulève des difficultés d'identification.

Le genre Hygrostus Stephens constituent le troisième genre en importance au Québec. Sa révision nord-américaine, tout récente, (Anderson, 1971, 1976, 1983)

permet de porter à 14 le nombre des espèces québécoises. En consultant le travail de Laroche (1979), on constate qu'il faut ajouter à cette liste le nom de 3 espèces: Hygrotus suturalis, Hygrotus punctilineatus, retrouvées tous deux dans l'ouest du Québec, et Hygrotus picatus (Anderson, 1983). Par ailleurs, à l'encontre de Laroche (1979), Hygrotus infuscatus Sharp n'est pas retrouvé au Québec; aussi, Hygrotus quebecensis Brown fait plutôt référence à Hygrotus patruelis (Anderson, 1983). Enfin, en supposant que nos présomptions quant à la récolte de Hygrotus sylvanus s'avèrent justes, il nous faudrait la considérer comme nouvelle espèce québécoise.

Après ces taxons, les deux genres les plus importants parmi ceux que nous avons recensés s'avèrent très peu diversifiés. Ce sont: Liodessus Guignot et Laccophilus Leach. Pour un, le genre Liodessus Guignot ne propose que trois espèces québécoises. Associées à la tribu des Bidessini, les espèces de cette catégorie se retrouvent parfois sous une appellation beaucoup plus large: le genre Bidessus Sharp. Plusieurs espèces nord-américaines sont en effet regroupées sous cette entité générique. Il ressort cependant que ce nom suscite le regroupement d'espèces parfois très différentes de la faune typique du genre Bidessus Sharp (Young, 1967). Au Québec, le genre Bidessus Sharp s'articule en deux sous-ensembles auxquels on attribue un statut générique: Liodessus Guignot et Uvarus Guignot (Young, 1967). Cette correction devrait être apportée à la révision de Laroche (1979). Le genre Liodessus Guignot réunit des spécimens de très petite taille (1,78 à 2,28 mm). Les deux espèces ramassées en cours d'étude, Liodessus affinis et L. fuscatus le furent en très forte abondance (tableau 5). L'autre espèce, Liodessus cantralli, n'a jamais été recensées en Basse-Mauricie.

On ne retrouve que deux espèces québécoises de genre Laccophilus Leach (Larochelle, 1979). C'est que, tout en demeurant très diversifié (180 espèces mondiales; Zaitsev, 1953), ce genre incorpore des espèces principalement tropicales. De ces deux espèces, seul Laccophilus maculosus fut récolté jusqu'ici en Basse-Mauricie (Bourassa et al, 1984).

Il est intéressant d'observer qu'avec Acilius Leach, Ilybius Erichson et Hydaticus Leach, les trois derniers des huit genres les plus importants de notre propos réunissent tous des espèces de grande taille. C'est Ilybius Erichson qui contient le plus grand nombre d'espèces soit 8. Les genres Acilius Leach et Hydaticus Leach présentent respectivement 4 et 2 espèces. À l'exception d'Ilybius fenestralis que ne devrait pas se trouver au Québec (Larson communication personnelle) toutes les espèces mentionnées par Larochelle (1979) se révèlent justes (Hilsenhoff, 1975; Larson, 1975; Wallis, 1939 c).

Par ailleurs, on ne doit pas s'étonner de la faible représentation du genre Dytiscus Linnaeus. Très fréquemment rencontrés à l'état larvaire, nous aurions été en droit d'espérer une meilleure récolte. Reste que ces espèces sont reconnues comme privilégiées, au stade adulte, les milieux permanents nécessairement plus profonds (Larson, 1975). On reconnaît également à ces espèces des cycles migratoires automnal et printanier probablement liés à l'hivernation et la reproduction. Le genre Dytiscus linnaeus n'en demeure pas moins relativement diversifié à l'échelle du Québec puisque 8 espèces s'y retrouvent. La liste dressée par Larochelle (1979) demeure applicable en autant qu'on en extrait Dytiscus marginalis strictement paléarctique (Zaitsev, 1953) et qu'on y ajoute Dytiscus alaskanus fréquemment rencontré dans le nord du Québec (Larson: communication personnelle).

Les 9 derniers genres concernés par cette étude ne regroupent que très peu de spécimens (1.29 %). Notre étude permet tout de même d'ajouter aux informations de Larochelle (1979). Les genres Coptotomus Say, Copelatus Erichson et Desmopachria Badington ne présentent chacun, qu'une seule espèce (tableau 5). Les genres Deronectes Sharp, Laccornis Des Gozis et Neoscutopterus J. Balfour-Brown en regroupent, quant à eux, deux mais une seule capturée dans chacun des cas. En autant que sont apportées les modifications rapportées plus haut pour le genre Deronectes Sharp, la liste de Larochelle (1979) demeure valide pour ces 6 genres. Le genre Colymbetes Clairville, pour sa part, tout en constituant un groupe distinct de tous les autres genres de Dytiscidae, offre de grandes difficultés quant à la distinction des espèces qui le composent. La révision nord-américaine de Zimmerman (1981) aura permis de constater que deux des trois espèces citées par Larochelle (1979) doivent se présenter sous une autre appellation. Colymbetes longulus Lec. devient ainsi Colymbetes paykulli Erich, alors que Colymbetes groenlandicus Aubé devient Colymbetes dolobratus Payk. Précisons également que contrairement à Larochelle (1979), ce n'est pas Colymbetes scutifulis Horn mais Colymbetes scutifulis Harris qu'il faudrait lire. Par ailleurs, ce n'est pas 5 mais quatre espèces du genre Graphoderus Dejean qui sont reconnues pour le Québec. Graphoderus zonatus Hoppe est en effet strictement paléarctique (Larson, 1975). Enfin, le genre Rhantus Dejean tel que proposé par Larochelle (1979) doit être corrigé de telle sorte que Rhantus zimmermani Wall et Rhantus tostus Lec. en soient éliminés puisqu'ils sont respectivement synonymes de Rhantus suturellus Harr. et de Rhantus consimilis Matt. Il faut de plus inscrire à cette liste, les espèces Rhantus frontalis Meusham et Rhantus wallisi Hatch, toutes deux retrouvées au Québec (Zimmerman et Smith, 1975 a). Ceci porte donc à 6 le nombre des espèces québécoises appartenant à ce genre.

Globalement, ces quelques considérations sur l'ensemble des genres concernés par cette étude auront permis de hausser à 139 le nombre des espèces de coléoptères Dytiscidae au Québec. Pareille constatation permet donc de confirmer la grande diversité de ce groupe. D'autre part, ces données nous amènent maintenant à constater la présence, en Basse-Mauricie, de 78 espèces et 19 genres différents de Dytiscidae (annexe I).

4.3 Sélectivité d'habitats

4.3.1 Résultats

En abordant cette section, notre propos vise à vérifier si la répartition des coléoptères Dytiscidae adultes reflète un niveau d'organisation tel qu'on puisse en dégager des sous-ensembles sur la base de la végétation riveraine des différents habitats (échelle 1: 10,000). Ici, il faut préciser que seules les espèces les plus fréquentes firent l'objet de cette analyse. De plus, la faible proportion de spécimens recueillis dans la pessière (36) nous aura également obligé à exclure ce milieu de l'analyse quantitative.

Avec ces restrictions, 31 espèces et 1,623 individus (95.25 %) furent soumis à une analyse factorielle des correspondances. Le tableau 6 permet d'observer la répartition de ces espèces au sein des cinq milieux proposés plus haut. On pourra y observer la nette démarcation entre les espèces associées aux milieux sur argile et celles recensées dans les milieux sur tourbe. L'érablière rouge à sapin s'inscrit, par ailleurs, comme intermédiaire des deux autres milieux sur argile et des milieux sur tourbe.

Tableau 6

Répartition des espèces retenues pour l'analyse des correspondances

Espèces	I	II	III	IV	V
<i>Hydaticus piceus</i>	▲				
<i>Hydaticus modestus</i>	▲	●			
<i>Ilybius biguttulus</i>	▲	▲			
<i>Hygrotus turbidus</i>	▲	▲			
<i>Hygrotus sayi</i>	□	●			
<i>Hydroporus columbiae</i>	□	●			
<i>Hydroporus undulatus</i>	▲	●			
<i>Agabus erichsoni</i>	▲			□	
<i>Rhaetus birotatus</i>	▲			●	
<i>Hydroporus rotabilis</i>	▲			●	
<i>Acilius semisulcatus</i>	□	▲		□	
<i>Hygrotus laccophilinus</i>	□	●	●		
<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	□	□	●		
<i>Hydroporus signatus</i>	▲	□	▲		
<i>Hydroporus tenebrosus</i>	▲	□	▲		
<i>Hydroporus niger</i>	□	▲		●	
<i>Laccophilus maculosus</i>	□	□	●		●
<i>Liodessus affinis</i>	□	□	▲		●
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	□	□	▲		●
<i>Hydroporus striola</i>	□	□	□	□	▲
<i>Hydroporus tristis</i>		●	□	□	□
<i>Agabus gagates</i>	●			□	●
<i>Agabus phaeopterus</i>			□		
<i>Ilybius ignarus</i>		●			▲

Tableau 6 (suite et fin)

Espèces	I	II	III	IV	V
<i>Hydroporus levarderi</i>	□			●	
<i>Hydroporus n.sp. près de nigellus</i>	□	□		●	
<i>Hydroporus rectus</i>		▲			
<i>Liodessus fuscatus</i>	□		□		
<i>Ilybius discedens</i>		▲		●	
<i>Agabus bifarius</i>	●		▲		
<i>Hydroporus badiellus</i>	□		▲		

I: Typhaie	●	Moins que 3 spécimens
II: Saulaie	▲	Entre 4 et 10 spécimens
III: Erablière rouge à sapin	□	Plus que 10 spécimens
IV: Lande à cassandre		
V: Caricaie à <i>Carex strictior</i>		

4.3.1.1 Analyse factorielle des correspondances

On retrouve dans les figures 5, 6, 7, les résultats relatifs à l'analyse factorielle des correspondances. Afin de permettre une interprétation rapide des résultats un symbole différent a été assigné à chacune des unités végétales concernées par cette analyse. Notons que les cinq niveaux de végétation retenus par cette étude furent analysés sur la base de 51 échantillons. Les quatre premiers axes permettent, ensemble, d'expliquer 54.24 % de l'inertie globale. Le premier axe contribue à lui seul pour 23.72 % de cette inertie. Par ailleurs, les plus fortes contributions absolues au moment d'inertie du premier axe sont imputables à trois espèces particulières: Hydroporus tristis (19.1 %), Liodesmus fuscatus (19.48 %) et Hydroporus badiellus (12.12 %). Dans l'ensemble, les autres espèces proposent des contributions absolues qui se situent en-deçà de 6.57 %. Dans un autre ordre d'idée, le premier facteur dissocie très nettement les trois milieux sur argile des milieux sur tourbe. Ces derniers interviennent pour 66.13 % de l'inertie de premier axe. Le deuxième axe présente quant à lui un pourcentage d'inertie de 13.81 %. Parmi les espèces associées à cet axe, Agabus phaeopterus (19.93 %), Hydroporus levanderi (25.8 %) et Agabus erichsoni (20.18 %) présentent les plus fortes contributions absolues. Les autres espèces proposent toutes des contributions inférieures à 8.7 %. Le deuxième axe offre comme particularité de permettre l'étalement des échantillons prélevés dans l'érablière rouge à sapin. Ces échantillons montrent à eux seuls une contribution absolue au moment d'inertie du deuxième facteur de 79.01 %. Avec le troisième axe, le pourcentage d'inertie expliqué se situe maintenant à 9.37 %. Quatre espèces se démarquent particulièrement compte tenu de leur contribution absolue respective: Agabus bifarius (30.45 %), Ilybius ignarus (27.24 %), Hydroporus tristis (13.5 %) et Hydroporus badiellus (10.16 %). Les autres espèces montrent pour leur part une

Légende des figures 5, 6 et 7

ACS	<u>Acilius semisulcatus</u>
AGB	<u>Agabus bifarius</u>
AGE	<u>Agabus erichsoni</u>
AGG	<u>Agabus gagates</u>
AGP	<u>Agabus phaeopterus</u>
HBA	<u>Hydroporus badiellus</u>
HCO	<u>Hydroporus columbianus</u>
HDM	<u>Hydaticus modestus</u>
HDP	<u>Hydaticus piceus</u>
HFU	<u>Hydroporus fuscipennis</u>
HGI	<u>Hygrotus impressopunctatus</u>
HGL	<u>Hygrotus laccophilinus</u>
HGS	<u>Hygrotus sayi</u>
HGT	<u>Hygrotus turbidus</u>
HLE	<u>Hydroporus levanderi</u>
HNG	<u>Hydroporus n.sp. cf. nigellus</u>
HNI	<u>Hydroporus niger</u>
HNO	<u>Hydroporus notabilis</u>
HUN	<u>Hydroporus undulatus</u>
HRE	<u>Hydroporus rectus</u>
HSI	<u>Hydroporus signatus</u>
HSR	<u>Hydroporus striola</u>
HTE	<u>Hydroporus tenebrosus</u>
HTR	<u>Hydroporus tristis</u>
IBI	<u>Ilybius biguttulus</u>
IDI	<u>Ilybius discedens</u>
IIG	<u>Ilybius ignarus</u>
LAM	<u>Laccophilus maculosus</u>
LIA	<u>Liodesmus affinis</u>
LIF	<u>Liodesmus fuscatus</u>
RBI	<u>Rhantus binotatus</u>

C	Caricaie à <u>Carex strictior</u>
E	Erablière rouge à sapin
L	Lande à cassandre
S	Saulaie
T	Typhaie

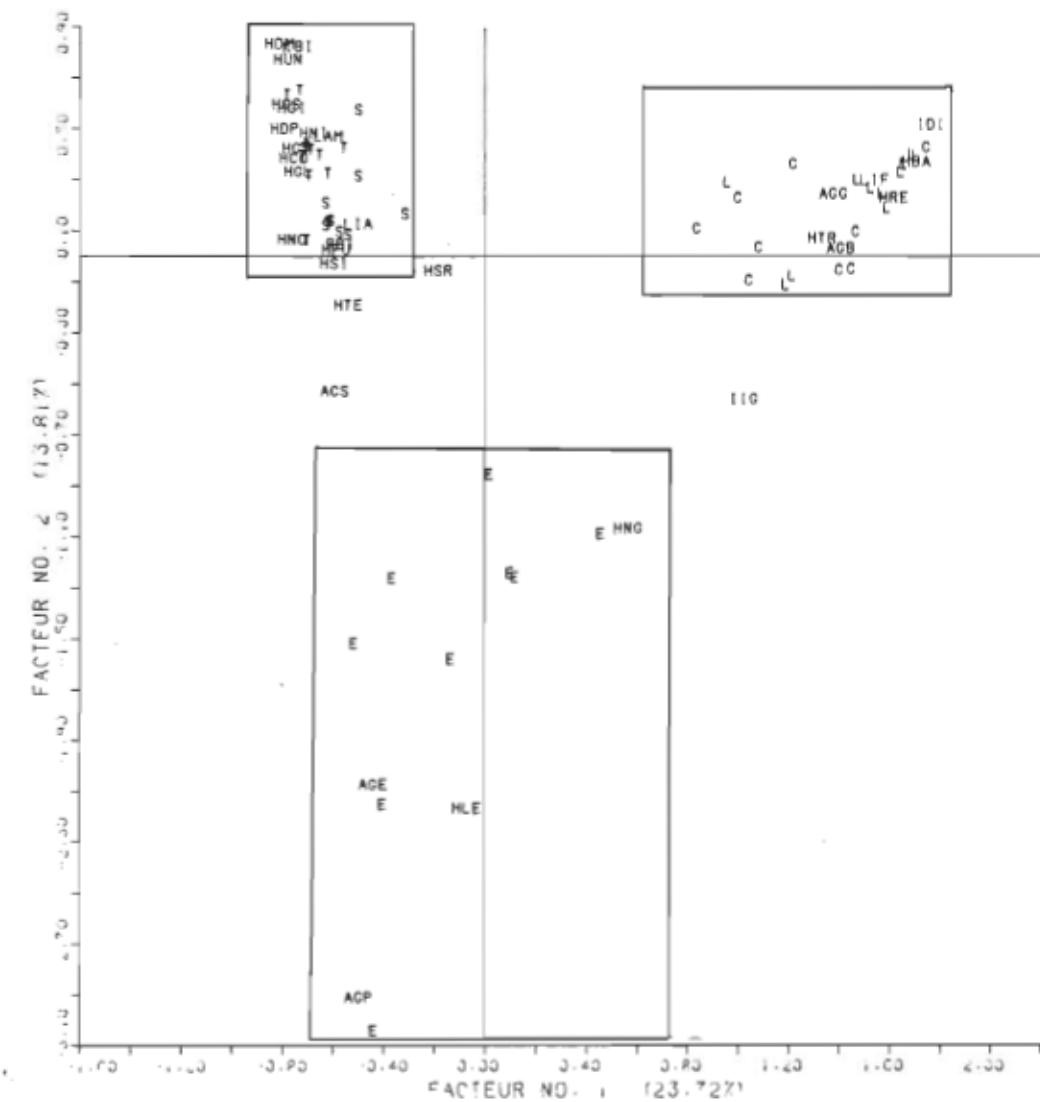


Figure 5. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces:
facteurs 1 et 2

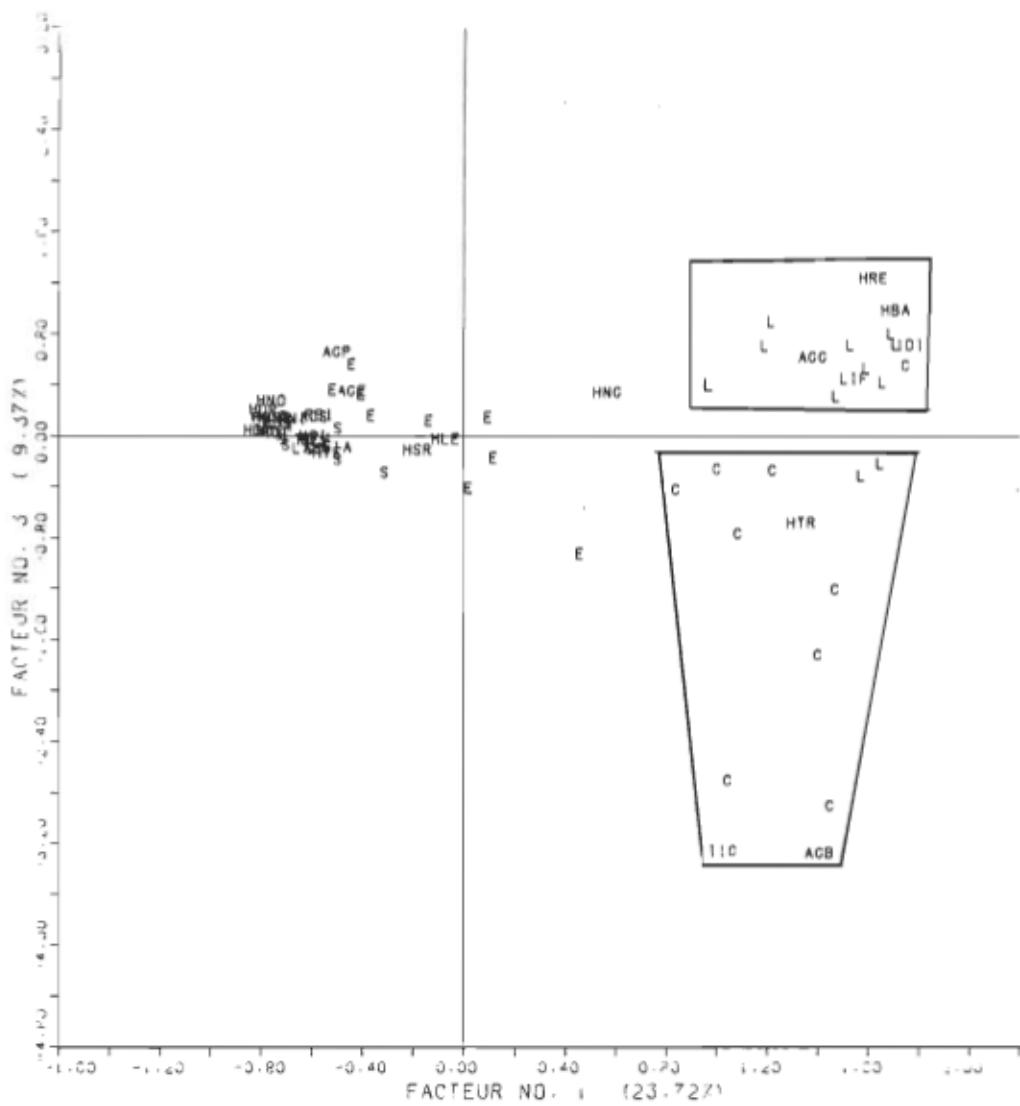


Figure 6. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces:
facteurs 1 et 3

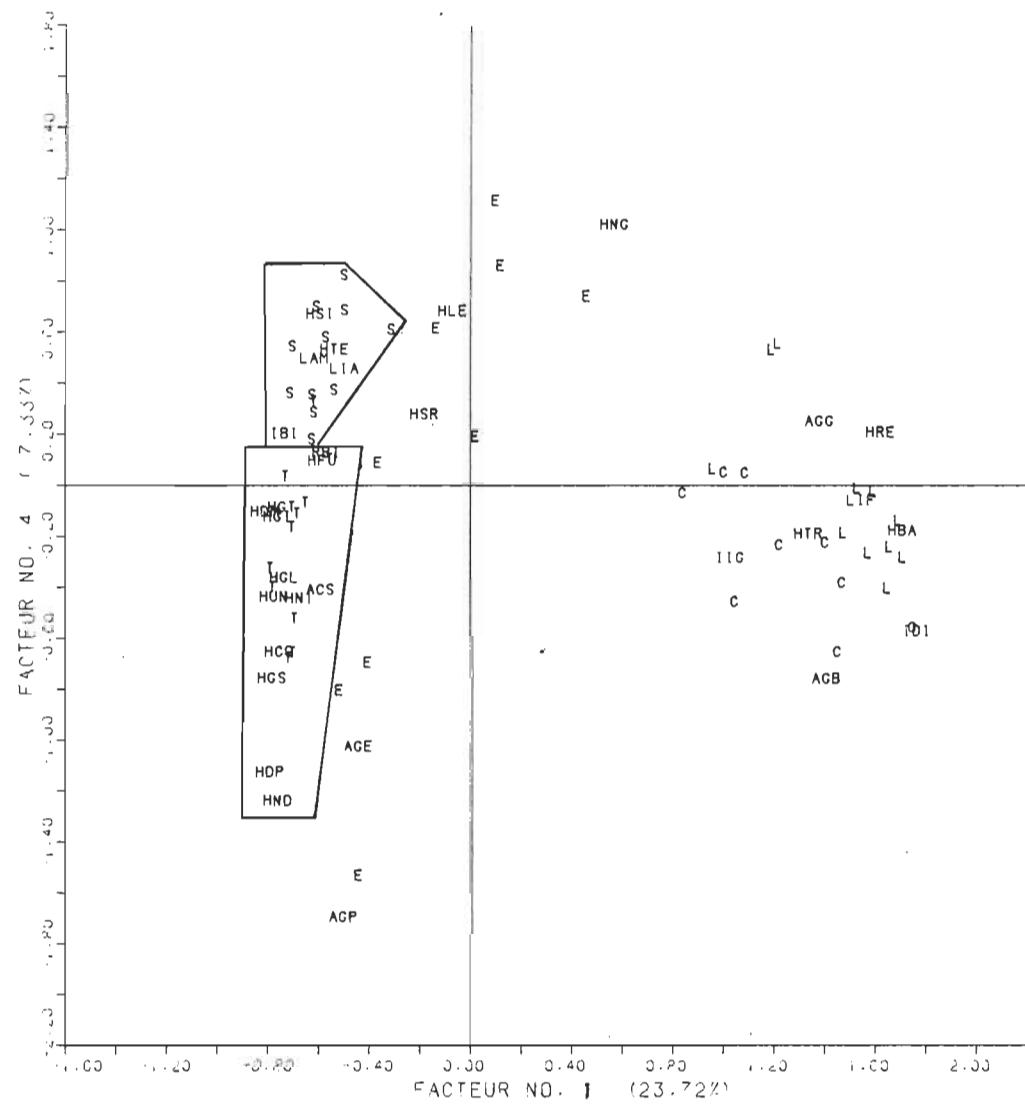


Figure 7. Analyse factorielle des correspondances stations-espèces:
facteurs 1 et 4

contribution absolue inférieure à 4.01 %. Par ailleurs, cet axe demeure responsable de l'étalement des échantillons liés aux deux milieux sur tourbe. On constate de fait, qu'ils contribuent pour 90.83 % à son moment d'inertie. Enfin, le quatrième axe montre un pourcentage d'inertie expliquée de 7.33 %. Les plus fortes contributions absolues d'espèces reviennent à Agabus phaeopterus (12.77 %), Agabus erichsoni (9.23 %) et Hydroporus n.sp. cf. nigellus (14.69 %). Cet axe est aussi responsable de l'étalement des échantillons de la saulaie et de la typhaie. À eux seuls, ils contribuent pour 48.69 % à son moment d'inertie. Il importe aussi de souligner que les échantillons de l'érablière rouge à sapin participent pour une bonne part au moment d'inertie de ce facteur avec une contribution absolue de 39.16 %.

Dans la mesure où les différents facteurs sont sous la dépendance des éléments apportant les plus fortes contributions (Benzécri, 1973), la mise en relation des différents axes permet la fragmentation de l'ensemble de données en sous-ensembles qu'on espère significatifs. Les figures 5, 6 et 7 permettent d'apprécier les différents jeux d'axes. Pour un (fig. 5), le plan composé des deux premiers facteurs montre un nuage en forme de croissant mettant en relief les échantillons strictement liés à l'érablière rouge à sapin. La mise en relation des axes 1-3 (fig. 6) amène quant à elle l'émergence d'un nuage triangulaire à droite duquel s'observe la dispersion des points échantillon et espèce typiquement associés aux milieux sur tourbe. Enfin, comme le laissaient entrevoir les contributions absolues du quatrième axe, le plan des facteurs 1-4 (fig. 7) provoque l'étalement des échantillons et espèces associés à la saulaie et la typhaie. Dans l'ensemble, les divers plans de l'analyse factorielle permettent le regroupement d'échantillons et d'espèces selon les niveaux de végétation que nous avons étudié. Il faut cependant admettre que la constitution de classes à partir de ces seuls

résultats revêt une part de subjectivité qu'on ne peut négliger. Pour cette raison, nous avons choisi d'utiliser concurremment à l'analyse factorielle des correspondances une méthode de regroupement: la classification hiérarchique ascendante.

4.3.1.2 La classification hiérarchique ascendante

La classification hiérarchique ascendante fut successivement appliquée aux espèces et aux échantillons retenus précédemment dans l'analyse des correspondances. Les figures 8 et 9 présentent les dendrogrammes qui résultent de cette méthode de regroupement. L'examen détaillé de ces deux hiérarchies arborescentes permet d'établir avec plus de précision les classes significatives que laissait présumer l'analyse des correspondances. Dans le cas des échantillons (fig. 9), il nous a semblé que la démarche la plus logique devait viser à la constitution, à un niveau hautement significatif, de cinq classes d'échantillons. En effet, considérant notre hypothèse, si effectivement à chaque niveau de végétation correspond une composition caractéristique en Dytiscidae, nous devrions nous attendre, selon tout vraisemblance, à ce que les échantillons se groupent entre eux de telle façon qu'on puisse assister à la constitution de cinq classes représentatives des cinq milieux analysés. La figure 9 est en ce sens hautement significative. Sur cette figure l'arbre hiérarchique a été sectionné à un niveau auquel s'associe un indice de diamètre de 4.8 et une inertie de 2.122 équivalente à 90.33 % de l'inertie globale du nuage. Ce qu'il faut remarquer, c'est qu'à ce niveau de partition 47 des 51 échantillons se regroupent conformément à notre hypothèse. Dans le cas des milieux sur argile, un seul échantillon se veut mal classé puisqu'on le retrouve à l'intérieur du groupe d'échantillons de la typhaie. En tourbière, deux des échantillons de la lande à cassandre, sont classés avec les échantillons de la

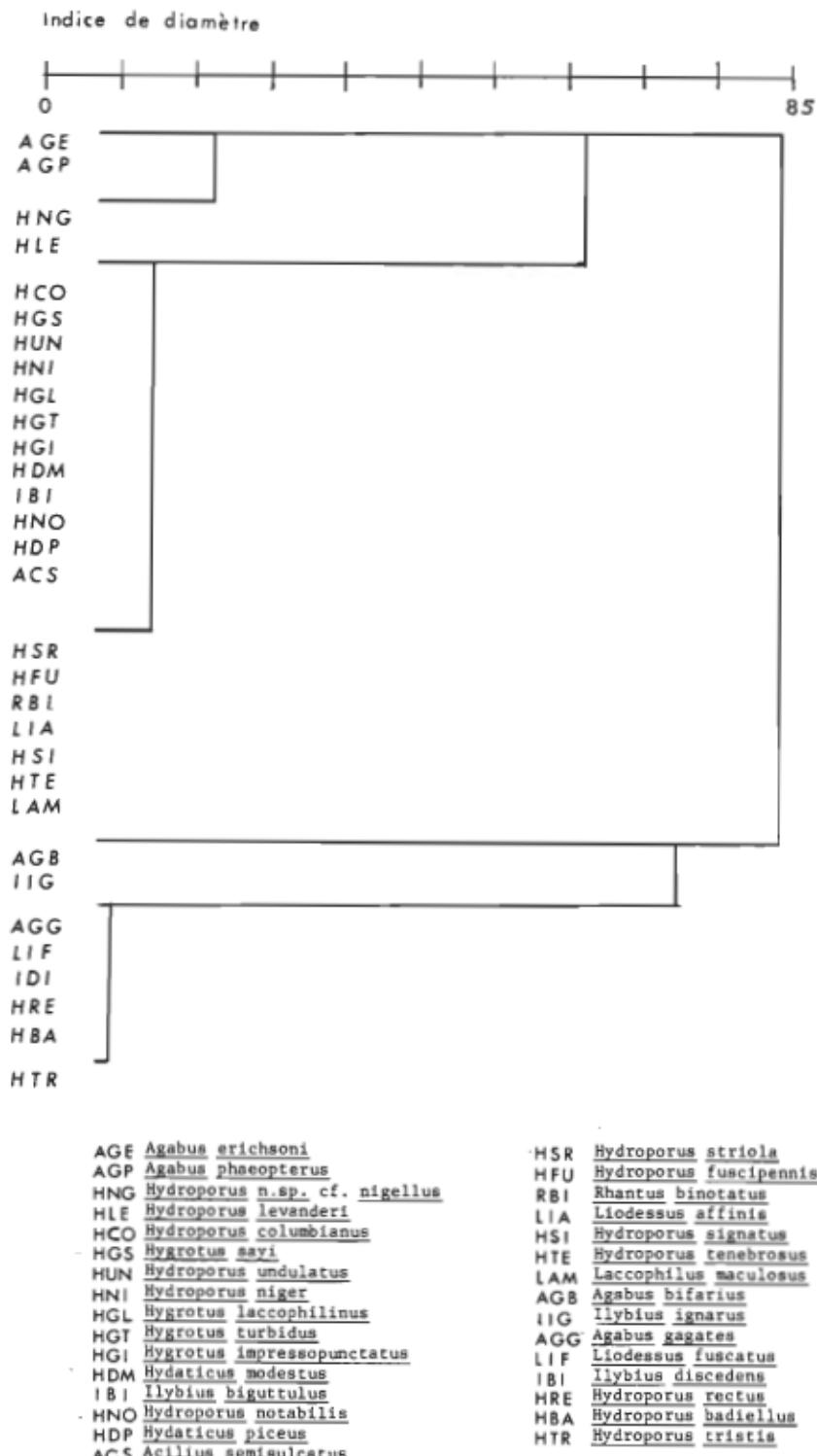


Figure 8. Classification hiérarchique ascendante appliquée aux espèces retenues pour l'analyse des correspondances

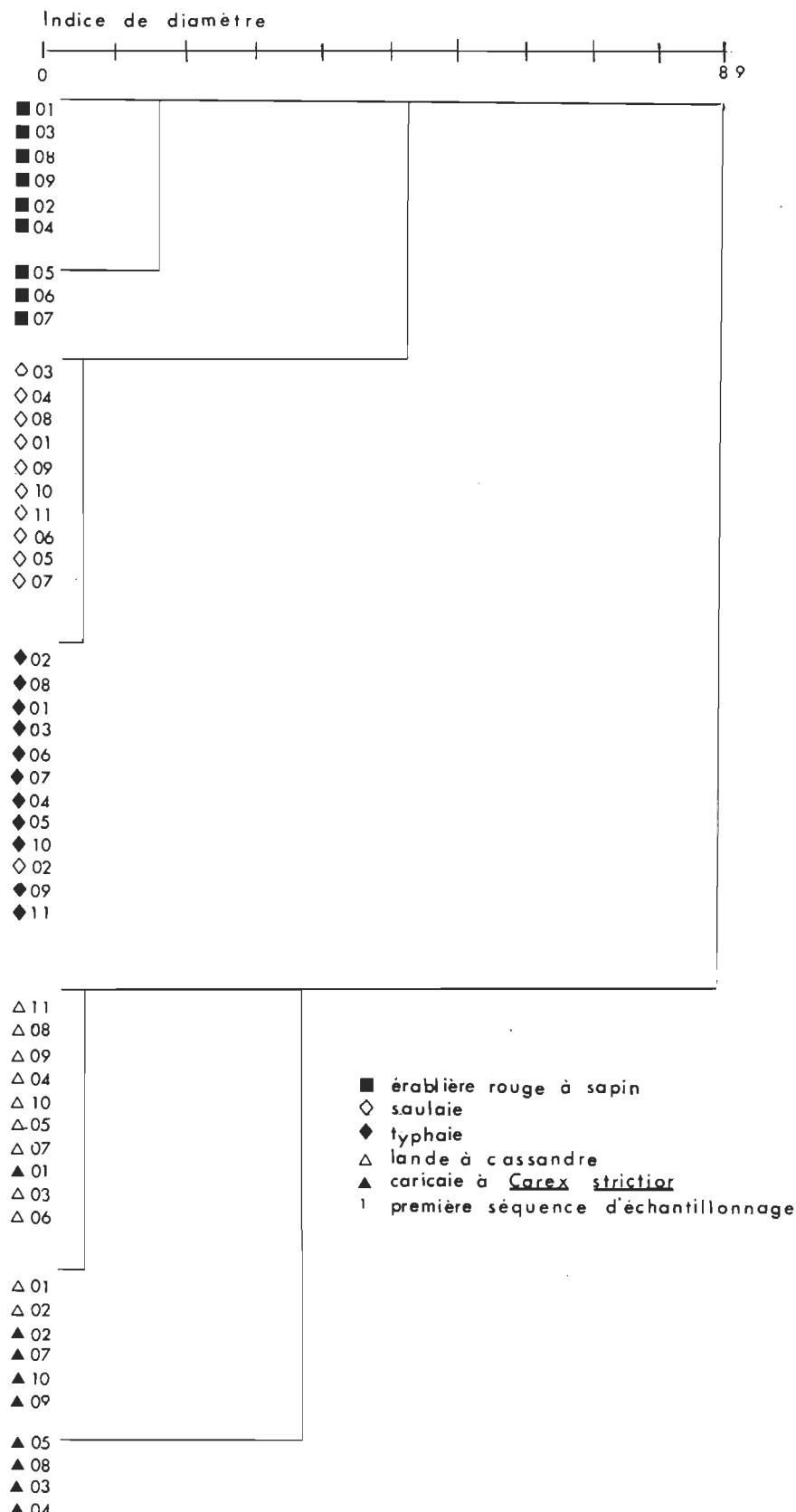


Figure 9. Classification hiérarchique ascendante appliquée aux échantillons retenus pour l'analyse des correspondances

caricaie à Carex strictior alors que ce dernier niveau sacrifie un seul échantillon au profit de la lande à casandre.

La constitution des classes d'espèces (fig. 8) ne se prêtaient pas à l'hypothèse soulevée dans le classement des échantillons. C'est que tout à fait naturellement, certaines espèces se retrouvent dans plus d'un habitat. L'arbre hiérarchique de la figure 8 permet la reconnaissance de 7 classes d'espèces avec une valeur d'inertie équivalente à 92.11 % de l'inertie globale (indice de diamètre 5.7). La constitution de ces classes devrait faciliter le regroupement des espèces dans l'espace factorielle.

La classification hiérarchique ascendante appliquée à nos données aura donc permis, au-delà de la constitution de 7 classes d'espèces, de constater que les divers échantillons prélevés en cours d'étude se regroupent de telle manière qu'il faille constater que chacun des niveaux étudiés présente une composition spécifique caractéristique. En retournant à l'analyse des correspondances, on peut maintenant envisager de mettre en relief quelles espèces semblent plus caractéristiques de chacun des niveaux identifiés. Le plan formé des deux premiers facteurs (fig. 5) amène d'abord la fragmentation des données en deux sous-ensembles nettement distincts. On retrouve ainsi d'une part les échantillons des milieux sur tourbe, acides, auxquels s'associent un nuage d'espèces composé de: Agabus gagates, Agabus bifarius, Liodesmus fuscatus, Hydroporus rectus, Hydroporus badiellus et Ilybius discedens. Tout en demeurant associé de plus près aux échantillons sur tourbe, Ilybius ignarus se présente comme intermédiaire entre ce complexe de points et celui de l'érablière rouge à sapin. Ces espèces se présentent donc comme des espèces acidophiles.

Par ailleurs, le sous-ensemble des milieux sur argile s'articule lui-même en deux regroupements très distincts. Ainsi retrouve-t-on d'une part le groupe des échantillons de l'érablière rouge à sapin et, de l'autre, un complexe formé de la réunion des échantillons prélevés dans la saulaie et la typhaie. Le plan 1-2, on l'a vu, permet l'étalement des échantillons de l'érablière rouge à sapin. En outre, l'espace factoriel met très nettement en évidence la forte contiguïté entre cette classe d'échantillons et quatre espèces: Hydroporus levanderi, Agabus erichsoni, Agabus phaeopterus et Hydroporus n.sp. cf. nigellus. Des quatres, Hydroporus n.sp. cf. nigellus tout en demeurant associé de plus près à l'érablière rouge à sapin s'oppose aux trois autres par un caractère un peu plus intermédiaire avec les échantillons de la tourbière. Finalement, le complexe formé de la réunion des échantillons de la saulaie et de la typhaie s'impose comme sous-ensemble homogène auquel s'associent les autres espèces. Parmi elles, deux espèces semblent se dissocier par leur position périphérique au nuage de points: Acilius semiculcatus et Hydroporus striola. Les espèces suivantes se présentent par contre comme typiquement liées à la saulaie et la typhaie: Hydroporus columbianus, Hygrotus sayi, Hydroporus undulatus, Hydroporus niger, Hygrotus laccophilinus, Hygrotus turbidus, Hygrotus impressopunctatus, Hydaticus modestus, Ilybius biguttulus, Hydroporus notabilis, Hydaticus piceus, Hydroporus fuscipennis, Rhantus binotatus, Liodessus affinis, Hydroporus signatus, Hydroporus tenebrosus et enfin, Laccophilus maculosus. Globalement, donc, le plan formé par les deux premiers axes contribue à la formation de trois sous-ensembles distincts soient, l'érablière rouge à sapin, le complexe saulaie-typhaie et le complexe tourbière.

Les deux complexes que nous venons d'identifier présentent cependant une articulation en sous-groupes que seuls peuvent montrer d'autres jeux d'axes. Le plan des facteurs 1-3 (fig. 6) permet ainsi l'éclatement du complexe tourbière. À

l'intérieur de cet étalement de points se distinguent les 2 classes d'échantillons précisées antérieurement par la classification hiérarchique ascendante. On retrouve donc la lande à cassandre et la caricaie à Carex strictior. De la même façon, l'ensemble homogène d'espèces acidophiles identifié plus haut se fragmente à son tour en trois sous-ensembles conformément aux classes d'espèces identifiées par la classification hiérarchique (fig. 8). Agabus gagates, Liodesmus fuscatus, Ilybius discedens, Hydroporus badiellus et Hydroporus rectus se révèlent du fait même comme espèces caractéristiques de la lande à cassandre alors que Ilybius ignarus et Agabus bifarius s'associent de très près à la caricaie. Hydroporus tristis se présente quant à lui comme nettement intermédiaire de ces deux classes d'espèces. Enfin, soulignons que Hydroporus n.sp. cf. nigellus se présente encore dans ce plan d'axes comme intermédiaire mais, cette fois, on peut constater qu'il s'agit de la lande à cassandre et de l'érablière rouge à sapin.

La mise en relation des axes 1 et 4 (fig. 7) permet quant à elle l'étalement du complexe, jusqu'ici fort homogène, de la saulaie et de la typhaie. Ces deux milieux se distribuent en effet de part et d'autre de l'origine parallèlement à l'axe quatre. Les deux dernières classes identifiées antérieurement par la classification hiérarchique s'y trouvent également associées. Hydroporus striola, Hydroporus fuscipennis, Rhantus binotatus, Liodesmus affinis, Hydroporus signatus, Hydroporus tenebrosus et Laccophilus maculosus se distribuent à proximité des échantillons de la saulaie alors que la classe formée de Acilius semisulcatus, Hydaticus piceus, Hydaticus modestus, Hydroporus notabilis, Ilybius bigutulus, Hygrotus impressopunctatus, Hygrotus turbidus, Hygrotus laccophilinus, Hydroporus niger, Hydroporus undulatus, Hygrotus sayi et Hydroporus columbianus se retrouve liée de plus près aux échantillons de la typhaie. En consultant la figure 7 on constate cependant que Hydroporus striola se place comme intermédiaire de la saulaie et de

l'érablière rouge à sapin alors que Ilybius biguttulus, Rhantus binotatus et Hydroporus fuscipennis revêtent le même statut mais, cette fois, entre la saulaie et la typhaie.

4.3.2 Discussion

4.3.2.1 Considérations théoriques

La matrice des données que nous avons soumise à l'analyse des correspondances sous-tend des choix qu'il convient de justifier sur le plan théorique. On pourra d'abord se questionner quant à l'option d'écartier les espèces rares ainsi que les échantillons de la pessière. Il faut savoir d'abord qu'en "analyse des correspondances la valeur des facteurs pour un individu dépend non de la masse totale mais du profil de la ligne ou de la colonne qui le décrit", (Benzécri, 1973, tome 2, p. 21). Il importe cependant que ne soient pas constituées de classes trop légères pour que le profil soit connu (Benzécri, 1973, tome 2). C'est ce qui devait se produire avec les échantillons de la pessière. Au cours d'analyse préliminaires, tous les échantillons de la pessière furent considérés au sein d'une analyse globale. En éliminant les espèces rares, deux seules espèces demeuraient susceptibles d'être analysées par l'analyse des correspondances: Hydroporus tristis et Hydroporus stagnalis. Or, on connaît l'importance relative d'Hydroporus tristis en tourbière. Dans la mesure où cette espèce présente de toute évidence une répartition généralisée à l'ensemble de la tourbière, il devenait très difficile, même en présence d'une espèce aussi caractéristique que Hydroporus stagnalis de dégager une structure nette de nos données. Constatant de plus les faibles effectifs liés aux échantillons de la pessière nous étions en droit de les supprimer.

Dans un même ordre d'idées, l'élimination des espèces peu fréquentes n'amène aucune conséquence dans la recherche des associations d'espèces écologiquement significatives (Legendre et Legendre, 1979). En excluant ces données, notre geste allait contribuer à une optimisation du rendement de l'échantillonnage (Elliot, 1979) et, du fait même, devait faciliter la mise en relief d'une structure dans nos données. On rejoint là Frontier (1982) qui constate que:

Lorsqu'on choisit d'analyser un peuplement au moyen d'un traitement multivariable portant sur l'ensemble des espèces recensées, on a tendance à sélectionner le plus grand nombre possible d'espèces. Il arrive qu'on s'aperçoive a posteriori qu'un nombre plus restreint d'espèces aurait fourni en fin d'analyse les mêmes structures. p. 30

Il semble donc que nous étions justifiés dans le choix d'espèces les plus susceptibles d'être "structurantes" au sens de Binet (1977, 1978 in Frontier, 1982). Mais selon quels critères effectuer pareil choix? Frontier (1982) signale le cas d'un auteur ayant éliminé d'un traitement factoriel les espèces présentant une fréquence d'occurrence inférieure à 5 % de l'ensemble de l'échantillonnage. Ici, il importe avant tout de considérer le taxocène qu'on désire analyser. Éliminer cinq individus d'une espèce de copépodes ne peut certes pas occasionner le même impact que les cinq individus d'une quelconque espèce prédatrice. D'autre part, une communauté demeure nécessairement composée d'espèces rares et d'espèces abondantes. Ne conserver que les espèces abondantes posait le risque de masquer une composante essentielle des communautés, bref, de ne pas refléter les proportions des différentes espèces dans la communauté. Par contre, considérant que les Dytiscidae adultes présentent globalement une aptitude au vol, la probabilité d'espèces accidentelles, sans signification écologique, demeurait grande. En éliminant les espèces récoltées en moins de cinq exemplaires durant

l'été nous espérions du fait même éliminer le plus grand nombre d'espèces accidentelles et affecter le moins possible la composante formée des espèces rares. Ce choix était nécessaire afin que l'analyse des correspondances et la classification hiérarchique ascendante présentent une structure écologiquement significative.

Par ailleurs, les données soumises ensemble à un même traitement doivent généralement être d'un même niveau de précision (Elliot, 1979). Pour cette raison, il semblera inacceptable d'avoir cumulé des données résultant de différentes activités d'échantillonnage. On se souviendra en effet de ce que les milieux sur argile firent l'objet d'un échantillonnage au piège ainsi qu'au filet alors que seule cette dernière méthode fut utilisée dans la tourbière. Divers arguments permettent d'étayer ce choix. D'abord, comme nous le constaterons plus loin, la typhaie, la saulaie et l'érablière rouge à sapin se distinguaient très bien par une grande complexité structurale. Sans l'échantillonnage au piège, nombreuses eurent été les espèces négligées, notamment dans la typhaie (fig. 4). En tourbière, l'homogénéité relative des habitats invite à penser que nous avons bien couvert la faune des peuplements analysés. De plus, il faut savoir que, dans ces milieux, la faible profondeur d'eau liée aux fortes accumulations de sphagnes ne permettait pas la présence d'espèces nageuses dont la capture aurait été facilitée par l'utilisation de pièmes. Le choix d'aborder nos milieux de cette façon permet, à notre avis, de respecter le principe d'exhaustivité de Benzécri (1973, tome 2) selon lequel les ensemb' es d'espèces et d'échantillons qui composent la matrice de données doivent représenter un inventaire complet d'un domaine réel dont le cadre n'est guère discutable. "La sûreté des résultats sera d'autant plus grande que les données seront homogènes et exhaustives embrassant l'ensemble d'un phénomène à un niveau donné" (Benzécri, 1973, tome 2, p. 18).

La forte disparité qui existe entre les milieux sur tourbe et les milieux sur argile milite aussi en faveur de ce choix. De façon générale ces deux types d'habitats ne partagent que très peu d'espèces (cf. 4.2) ce qui rend la dichotomie tout à fait naturelle. L'utilisation de données provenant des pièges n'aura donc pû, à la limite, qu'accentuer cette dissociation sans, pour cela, que n'ait été biaisée la distribution des échantillons et des espèces de chacun des sous-ensembles. Du reste, des analyses partielles réalisées successivement à partir des échantillons de la tourbière puis des milieux sur argile aboutirent aux mêmes résultats que l'analyse globale. C'est là ce qui devait nous inciter à conserver une analyse globale. D'autant plus que si "dans la pratique, les analyses partielles peuvent simplifier l'étude des données, il faut tout de même courageusement affronter les multiples facteurs significatifs issus d'une analyse globale car une dichotomie prématuée interdit de découvrir ce qu'ont en commun dans leur structure les classes qu'on a séparées" (Benzécri, 1973, tome 1, p. 318).

Il est aussi permis de se questionner quant au nombre de facteurs conservés dans cette analyse. Traditionnellement l'interprétation dépasse rarement le quatrième facteur quoique de nos jours l'expérience acquise permette de dépasser le cinquième (Benzécri, 1973, tome 2). La valeur propre attribuée à chacun des facteurs constitue en soi un outil utile quand vient le moment d'en évaluer la validité. Normalement, à une valeur propre, 1 ou 2, de l'ordre de 0.2 répond un facteur intéressant (Benzécri, 1973, tome 2). Dans la mesure où les quatre facteurs retenus ici proposaient des valeurs propres variant de 0.2557 à 0.8272, on ne peut y voir qu'une preuve de leur validité. Par ailleurs, la très forte valeur propre du premier facteur (0.8272) permet d'ajouter à la dissociation marquée entre les milieux sur argile et les milieux sur tourbe. Benzécri (1973, tome 2) ne manque

pas de souligner en effet qu'une valeur propre supérieure à 0,6 indique très souvent une dichotomie dans les données.

4.3.2.2 Relations entre les échantillons

La nature de nos résultats permet d'aborder la matrice de données modifiées sous deux angles: ou bien on s'intéresse aux rapports entre objets (mode Q) ou bien aux relations entre descripteurs (mode R) (Legendre et Legendre, 1979). Considérant d'abord les objets, il ressort de l'analyse des correspondances et de la classification hiérarchique ascendante que l'ensemble de nos échantillons s'articule en 5 sous-ensembles distincts. On obtient ainsi, à partir de relevés concrets, des unités abstraites comportant des combinaisons originales d'espèces (Guinochet, 1973). Ici, il importe d'abord de saisir que les 5 unités se définissent à partir des espèces de dytiques qui les composent. En second lieu, il faut constater que ces cinq entités réfèrent à cinq groupes floristiquement homogènes c'est-à-dire aux cinq niveaux de végétation. Par ailleurs, s'il est vrai que les 31 espèces soumises à l'analyse permettent de distinguer ces habitats, il est tout aussi juste de prétendre qu'elles puissent contribuer à rapprocher certains d'entre eux. C'est ainsi que la proximité des sous-ensembles saulaie et typhaie d'une part, et lande à cassandre et caricaie d'autre part, doit être interprétée comme le résultat de la cooccurrence d'espèces entre ces paires de milieux. Ce qu'il faut relever cependant, c'est que cette similitude dans les peuplements se double d'un rapprochement sous l'aspect floristique. Ces deux groupes de milieux réfèrent en effet à des stades successifs sur le plan de leur composition floristique (Maire et al, 1976). Ces rapprochements ouvrent ainsi la voie à une explication quant aux échantillons mal classés par la classification hiérarchique ascendante (fig. 9). On aura remarqué que ces quatre échantillons se repartissent à l'intérieur de ces deux paires d'habitats. De plus,

dans leur chronoséquence, ils se situent tous les quatre en début de saison, à une période où la végétation herbacée n'a qu'à peine débuté sa croissance. Pour ces raisons, il est permis de se demander si, dans des milieux proches quant à leur composition floristique, la diversification des peuplements de Dytiscidae n'est pas nécessairement liée à une complexification de l'habitat?

Par ailleurs, puisque de toute évidence la composition spécifique des cinq milieux permet de discriminer les cinq niveaux de végétation, force nous est de constater que la végétation riveraine se présente comme un excellent bioindicateur des habitats occupés par les Dytiscidae adultes. Sur le plan méthodologique cette constatation rejoint donc les observations de Maire (1982), Maire et al (1979), Maire et Aubin (1976) en rapport avec la répartition des populations larvaires de diptères Culicidae. Leblanc et al (1981) ont également vérifié les mêmes tendances chez le copépodes cyclopoides. Mais il y a plus encore, puisque pareille conclusion nous amène à reconnaître que les Dytiscidae adultes puissent présenter une préférence dans le choix de leur habitat. La littérature entomologique rapporte quelques mentions laissant supposer une sélection préférentielle d'habitat pour certains groupes d'insectes. Francez et Brunhes (1985) énonce ainsi le cas d'une sélection d'habitats chez les différentes espèces larvaires d'odonates d'une tourbière du Haut-Jura. Baribeau et Maire (1982, p. 20) souligne quant à eux "that there is a difference between closed and open areas such as bogs and fens" chez les Tabanidae. Fernando (1960) soulève quant à lui le cas d'une préférence dans le choix de l'habitat chez deux espèces d'Hydrophilidae. Les Dytiscidae adultes, cependant, à cause de leur aptitude marquée pour le vol, nous ont toujours été présentés comme écologiquement peu significatifs. Wilson (1923) pour un souligne que, durant la saison de reproduction, les coléoptères de toutes tailles se rassemblent sans discrimination dans les eaux peu profondes. Pour Galewski (1971,

p. 490), "it must be ... emphasized that the existing ecological classification of Dytiscidae have been based so far exclusively on imagines studies which of cause could not provide a full picture of a real ecological distribution of these species, their ecological preferences or habitats demands." Et c'est là la vision que reflètent les quelques travaux écologiques ayant concernés les Dytiscidae. "Adults of most species of Dytiscidae are ubiquitous with respect to habitat" (Barman, 1972, p. 32). Encore tout récemment, Nilsson (1979 a), Nilsson et Dannell (1981), rapportaient que des travaux écologiques ne devant porter que sur les Dytiscidae adultes ne pouvaient que fournir des informations limitées. Nos résultats nous autorise à contester cet a priori. Ce que semble également appuyer les récentes publications de Nilsson (1984 a) et Larson (1985).

4.3.2.3 Relations entre les espèces

La classification hiérarchique aura donc permis de dégager sept classes d'espèces. Ces dernières, dans l'espace factorielle, doivent être abordées quant à leur proximité des sous-ensembles échantillons. C'est ce qui permet d'établir dans quelle mesure une espèce ou un groupe d'espèces demeure caractéristique d'un type de milieux. Il importe, cependant, de ne pas aborder ces classes d'une façon monolithique dans la mesure où chacun de leur constituant présente une association particulière en rapport avec les échantillons à proximité desquels ils se retrouvent.

On constate ainsi un lien nécessaire entre les regroupements d'espèces, leur fréquence absolue et leur fréquence d'apparition dans les échantillons. Sur cette base, on retrouvera donc généralement dans la même classe les espèces ayant été récoltées en plus grande abondance et en plus grande fréquence dans un niveau donné. Cette constatation n'étonne pas dans la mesure où c'est le profil même de

l'échantillon qui sera concerné par la plus ou moins forte abondance, ainsi que par la présence ou l'absence d'une espèce dans cet échantillon. Il est donc normal qu'une espèce plus fréquemment récoltée dans un habitat s'y trouve plus intimement associée. La relation avec les abondances relatives des espèces ne peut surprendre également puisque la forte abondance d'une espèce dans un milieu se traduit souvent par une plus grande fréquence dans les échantillons. Quelques espèces ne respectent cependant pas ces considérations. C'est ainsi que Hydroporus striola se retrouve associé, via la classification hiérarchique, au groupe d'espèces caractéristiques de la saulaie. Ici, il faut remarquer que Hydroporus striola demeure l'espèce la plus répandue parmi celles que nous avons récoltées. On la retrouve en effet dans chacun des cinq milieux. C'est par contre dans la saulaie et dans la typhaie qu'elle fut le plus souvent récoltée et en plus grande abondance (71.78 % de tous les spécimens). Voilà qui permet d'expliquer pourquoi on la retrouve associée aux espèces de ces milieux. À l'intérieur de la saulaie et de la typhaie, Hydroporus striola se distribue à peu près également tant sur le plan de l'abondance (49 spécimens en typhaie et 40 en Saulaie) que de sa présence dans les échantillons (81.82 % des échantillons en typhaie et 72.73 % en saulaie). Considérant la matrice des données, cette espèce se retrouve à peu près dans les mêmes proportions dans les échantillons. Il faut en conclure que la contribution individuelle de cette espèce au profil des échantillons de chacun de ces milieux sera sensiblement la même. On peut expliquer le classement de Hydroporus striola par la très grande diversité observée dans la typhaie. Dans la mesure où le profil de chacun des échantillons tient nécessairement compte de l'ensemble des espèces, la présence de Hydroporus striola dans les échantillons de la saulaie prenait d'autant plus de poids qu'elle se voulait médiatisée par un moins grand nombre d'espèces. Voilà qui pourrait expliquer son association à la saulaie.

Par ailleurs, le classement de Rhantus binotatus peut se justifier de la même façon. Puisque 6 sur 7 spécimens recueillis le furent dans la typhaie, nous aurions dû le retrouver associé au groupe d'espèces de ce milieu. Pourtant la classification hiérarchique procure un résultat qui classe cette espèce dans un groupe typiquement associé à la saulaie. Fait d'autant plus étonnant que Rhantus binotatus ne fut jamais recensé dans ce milieu. Encore une fois, il est permis de penser qu'il fut victime de son faible poids dans les échantillons. Trop peu fréquent (2 échantillons seulement) et trop peu abondant, la cooccurrence d'espèces plus importantes aura eu comme principale conséquence de fausser son classement.

4.3.2.4 Sélection d'habitats

Le mérite de la classification hiérarchique ascendante aura donc été de permettre objectivement et sur la base des quatre facteurs retenus dans l'analyse des correspondances la formation de classes d'espèces. Pour établir avec plus de justesse la répartition de ces espèces il convient de faire appel aux différents diagrammes plan qui résultent de l'analyse des correspondances (fig. 5, 6, 7). Cette analyse, puisqu'elle s'appuie sur la présence d'espèces dans un milieu, permet de distinguer des espèces caractéristiques ainsi que des espèces à distribution plus large.

Ainsi, le complexe formé des deux milieux sur tourbe permet d'identifier 8 espèces caractéristiques des milieux acides. Cinq d'entre elles, Hydroporus rectus, Ilybius discolor, Agabus gagates, Liodesmus fuscatus et Hydroporus badiellus, demeurent typiquement associées à la lande à cassandre alors que Agabus bifarius et Ilybius irregularis établissent la même relation avec la caricaie à Carex strictior. Hydroporus tristis, quant à lui, s'impose comme l'espèce ubiquiste par

excellence de la tourbière. C'est ainsi qu'il convient d'interpréter sa position centrale dans la figure 6. Précisons que, même dans la pessière, exclue de nos considérations, cette espèce comptait pour la moitié de tous les spécimens qui y furent retrouvés. Il semble de plus que celle-ci présente une forte tolérance à l'égard des conditions environnantes comme l'exprime sa présence dans l'érablière rouge à sapin. Milieu froid et faiblement acide, on peut penser qu'il s'agisse ici de conditions extrêmes d'existence pour cette espèce. Retenons tout de même de sa très grande abondance dans les milieux ouverts et acides qu'elle confirme l'assertion de Sherman (1913, p. 49) pour qui: "Hydroporus tristis is quite often found in the more open ponds". Précisons également puisque nous faisions allusion à la pessière qu'une espèce caractéristique y fut aussi retrouvée Hydroporus stagnalis comptait en effet pour 33 % des effectifs récoltés dans ce milieu. Des inventaires effectués dans des habitats semblables permettent de croire qu'il s'agisse là d'une espèce affectionnant les milieux fermés, très froids et marqués par une forte acidité. Cette assertion est d'ailleurs confirmée par les observations de Larson (1975, p. 306) qui la rapporte "from small pools which were shaded by willow and situated in moss and dense Carex along the margin of a small cold creek." Dans des inventaires réalisés quelques années auparavant, Bourassa et al. (1984), signalent la présence de Hydroporus tristis, Ilybius descedens, Liodessus fuscatus et Hydroporus badiellus dans des milieux sur tourbe associés à la lande à cassandre. Le caractère fragmentaire de ces données ne permettaient toutefois pas de statuer quant à leur présence dans ce niveau de végétation. Larson (1985) dans son inventaire de la faune albertaine signale en parlant de ces espèces, y compris Hydroporus rectus, qu'on les retrouve dans des milieux froids et acides. Agabus bifarius, quant à lui, semble privilégier des étangs "typically shaded, at least in part, by willow, aspen, and emergent vegetation as well as dense accumulation of Carex and grass stalks". (Larson, 1975, p. 367) On ne peut qu'y voir des

ressemblances avec la caricaie à Carex strictior hormis le caractère nettement ouvert de ce milieu. Enfin, on ne possède aucune note relative à la répartition de Agabus gagates et Ilybius ignarus si ce n'est ce commentaire de Sherman (1913) qui fait de Ilybius ignarus un habitant des forêts. Ce que contredisent nos observations.

L'érablière rouge à sapin présentait à son tour une faune caractéristique. C'est en effet à cet endroit que furent quasi exclusivement récoltés Agabus erichsoni, Hydroporus levanderi et Agabus phaeopterus. Les deux premières espèces ont déjà été signalées dans des milieux semblables de la Basse-Mauricie, (Bourassa et al., 1984). Larson (1985) vient ajouter à nos observations en faisant de Agabus erichsoni et Agabus phaeopterus des espèces caractéristiques des milieux forestiers. L'auteur demeure cependant plus imprécis sur la répartition de Hydroporus levanderi sur le territoire albertain:

Although found in sphagnum bogs, this species is not restricted to this habitat. Along the Rocky Mountains most specimens were collected from shallow water of small cold pools, among dense stands of emergent Carex and detritus or in small mosses along the water edge. (Larson, 1975, p. 304)

Ce commentaire fait donc de Hydroporus levanderi une espèce typique des milieux froids ce que confirme sa présence dans l'érablière rouge à sapin. Il semble en outre qu'il privilégie les milieux fermés d'autant plus qu'en dehors des spécimens de l'érablière rouge à sapin, le seul autre individu capturé le fut dans la pessière. Une quatrième espèce, Hydroporus n. sp. cf. nigellus, s'associe à l'érablière rouge à sapin. On ne peut toutefois négliger sa présence au sein de la lande de cassandre. Compte tenu de son caractère taxonomique, nous ne pouvons que souligner sa présence dans ces deux types d'habitats.

C'est au sein du complexe formé de la saulaie et de la typhaie qu'on retrouve les 19 autres espèces soumises à l'analyse. Ces deux milieux, plus que tous les autres présentent la particularité de partager plusieurs espèces. On n'en distingue pas moins des espèces caractéristiques au même titre que celles dont nous avons déjà discuté plus haut. Pour la saulaie, on aura reconnu: Hydroporus signatus, Hydroporus tenebrosus, Liodessus affinis et Laccophilus maculosus. En typhaie, ce sont: Hydroporus notabilis, Hydaticus piceus, Hygrotus sayi, Hydroporus columbianus, Hydroporus niger, Hydroporus undulatus, Hygrotus laccophilinus, Hygrotus impressopunctatus, Hydaticus modestus et Rhantus binotatus. Les cinq dernières espèces quant à elles, présentent une répartition plus généralisée. Parmi ces espèces nous retrouvons, Hydroporus fuscipennis, Ilybius biguttulus et Hygrotus turbidus typiques dans la saulaie et la typhaie; Acilius semisulcatus, caractéristique des milieux sur argile, contribue au rapprochement des échantillons du complexe saulaie-typhaie de ceux de l'érablière rouge à sapin (fig. 7); enfin, Hydroporus striola demeure la plus ubiquiste puisqu'on la retrouve dans les cinq milieux analysés. Elle se rencontre cependant le plus fréquemment parmi les milieux sur argile (85.49 % de tous les spécimens récoltés) ce qu'exprime sa position intermédiaire dans l'espace factoriel des facteurs 1 et 2 (fig. 5).

Attardons-nous maintenant aux espèces jugées caractéristiques de la saulaie. Parlant de Liodessus affinis et Hydroporus tenebrosus, Larson (1975) signale la présence fréquente de ces espèces dans les milieux peu profonds et chauds. On retrouve également Hydroporus tenebrosus associé aux milieux forestiers (Larson, 1975, 1985). Les quelques spécimens récoltés dans l'érablière rouge à sapin confirme cette observation. Il semble, cependant, à la lumière de nos résultats, que cette espèce affectionne plus particulièrement le premier type d'habitats, ce qui contredit les propos de Larson (1985). La saulaie, comme on l'a vu (cf. 4.1)

constituait avec la typhaie l'un des milieux les plus chauds. L'accumulation des débris organiques constitue selon Young (1960) une situation que paraît apprécier Liodessus affinis. Pareille observation oblige à un rapprochement avec la typhaie. Dans la mesure où quelques individus de cette espèce y furent récoltés on pourra y voir une confirmation des propos de Young (1960). Nos données ne permettent cependant pas de conclure que cette espèce privilégié ce type d'habitat. S'agit-il d'un fait? Ou faut-il plutôt y voir un biais d'échantillonnage? Nous ne pouvons répondre. Par ailleurs, la littérature ne suggère que quelques renseignements quant au type d'habitat des deux autres espèces associés à la saulaie. Laccophilus maculosus demeure une espèce fréquemment rencontrée dans des milieux sur fond argileux (Zimmerman, 1960, 1970) dominés par Typha angustifolia et Alisma plantago (Larson, 1975; Young, 1960) alors que Hydroporus signatus se rencontre fréquemment dans les étangs bordant les routes (Larson, 1975). Cette description, très large, s'accorde cependant tant à la saulaie qu'à la typhaie. Larson (1985) conclut cependant au sujet de cette espèce qu'elle caractérise les milieux forestiers. Considérant le caractère semi-fermé de la saulaie on pourra être en accord avec cette observation.

Parmi les milieux étudiés la typhaie renfermait le plus grand nombre d'espèces. En nous appuyant sur l'espèce végétale dominante (Typha angustifolia), la très grande accumulation de débris organiques et la température élevée de l'eau, nous avons trouvé certains commentaires qui permettent d'expliquer la présence de plusieurs espèces dans ce milieu. Hydroporus undulatus (Sherman, 1913; Larson, 1985), Hydaticus piceus (Sherman, 1913; Roughley et Pengelly, 1981; Needham et Williamson, 1907), Hydroporus niger (Young, 1960), Hygrotus sayi (Barman, 1972; Larson, 1975), Hydaticus modestus (Roughley et Pengelly; 1981, Larson, 1975) et Rhantus binotatus (Young, 1960) sont en effet le plus souvent associés à des milieux

sur argile caractérisés par ces facteurs environnementaux. D'autre part, dans ses considérations sur la faune albertaine, Larson (1985) associe également Hygrotus impressopunctatus aux habitats exposés et chauds de la prairie. L'auteur n'en signale pas moins ailleurs (Larson, 1975, p. 277) que cette espèce se retrouve "from nearly all types of shallow weedy or vegetation choked water throughout the province" (Alberta). Anderson (1983) va même plus loin en précisant qu'elle peut se retrouver tant dans les habitats lotiques que lenticques. Nos résultats montrent cependant que Hygrotus impressopunctatus montre une répartition beaucoup plus restrictive puisqu'il fut principalement capturé dans des milieux très chauds: la saulaie et la typhaie.

Tout en précisant l'avoir récolté dans des milieux peu profonds et chauds, Larson (1975, 1985) constate que Hydroporus notabilis paraît privilégier les zones forestières. Même en ne présentant que de faibles effectifs (8 spécimens au total), la majorité des spécimens que nous avons récoltés le furent dans la typhaie.

Dans la mesure où la presque totalité des spécimens fut recueillie dans la typhaie, nos observations permettent d'ajouter à la connaissance de l'habitat de Hydroporus columbianus. Larson (1985) en fait un espèce des milieux forestiers, mais, puisqu'il n'avait récolté jamais plus de 2 ou 3 spécimens dans un même habitat (Larson, 1975), il faut supposer qu'il ne s'agit pas là du véritable type d'habitats de cette espèce.

Enfin, on reconnaît à Hygrotus laccophilinus une grande variété d'habitats. "These include slow weedy creeks and vegetation choked, shallow waters of small ponds, lake margins and marshes. It was also taken in the moss lined pools of the floating sedge mat" (Daussin, 1979, p. 207). Récoltée dans les trois milieux sur

argile, il semble effectivement que cette espèce puisse tolérer différentes conditions. Reste que la majorité des spécimens fut capturée dans la typhaie ce qui laisse supposer une sélection dans le choix du type d'habitat.

Considérons maintenant les espèces qui proposent une répartition plus généralisée. Hydroporus striola (Larson, 1975) et Ilybius biguttulus (Young, 1960) sont reconnus pour privilégier des habitats marqués par de fortes accumulations de débris organiques. Acilius semisulcatus semble quant à lui affectionner les milieux plus profonds ouverts et fermés, ce qui demeure compatible avec nos observations (Larson, 1975). Par ailleurs, nos informations concernant Hydroporus fuscipennis viennent ajouter à la connaissance de son habitat. Il semble en effet que cette espèce affectionne particulièrement les milieux sur argile à eau chaude ce qui contredit l'observation de Larson (1985) qui en fait une espèce des milieux forestiers. Il est permis de penser que les rares spécimens récoltés pour cet ouvrage (Larson, 1975) expliquent l'interprétation de l'auteur. Finalement, on ne connaît que très peu de chose sur Hygrotus turbidus si ce n'est qu'il paraît prévtiligier les milieux chauds et ouverts de la prairie (Larson, 1985).

Au cours des lignes qui ont précédé nous nous sommes appliqués à dégager des classes d'espèces associées à divers types d'habitat. Il faut toutefois admettre que l'approche stationnelle privilégiée au cours de cette étude ne nous autorise pas à formuler quelque généralisation que ce soit. C'est ainsi qu'il convient de bien situer la notion d'espèces caractéristiques dans le contexte où nous l'avons utilisée. Une espèce peut donc être caractéristique d'un habitat sans pour autant qu'on en déduise que ce soit là son habitat caractéristique. La nuance est de taille. Pour en arriver à parler d'habitat caractéristique, de sélection d'habitats, il importe, ultimement qu'on puisse s'appuyer sur un nombre suffisamment élevé de milieux

susceptibles d'être comparés entre eux. Et il y a plus encore. Dans la mesure où cette étude ne compte que sur une seule saison d'échantillonnage, que penser des modifications annuelles de la composition d'une communauté? Pour Heuss (1971 in Nilsson, 1984, p. 155) "the turnover rate of populations of water beetles inhabiting ponds can be high, ranging from 39 to 58 % per year." Nos résultats n'en permettent pas moins de constater, selon toute vraisemblance, le fait d'une sélection d'habitats chez les Dytiscidae adultes. Et, contrairement à l'image véhiculée, ce choix n'est pas passif. "Species are restricted to a certain pond because of their preference for a particular habitat and not because of their inability to colonize all ponds" (Nilsson, 1984, p. 155). Et dorénavant, puisqu'on a longtemps prétendu que c'était leur aptitude au vol qui les rendaient écologiquement moins intéressants, il faudra voir dans cette aptitude ce par quoi les coléoptères Dytiscidae en arrive à choisir un habitat.

4.4 Structure des peuplements

Dans la section précédente, l'analyse des correspondances et la classification hiérarchique ascendante ont permis d'extraire une structure de nos données. C'est cette structure qui nous autorise maintenant à considérer les différentes espèces en sous-ensembles. Reste maintenant à l'expliquer. Car s'il est vrai qu'à chaque niveau de végétation correspond un peuplement particulier en Dytiscidae adultes, nous ne savons toujours par comment il est organisé.

Évidemment, notre approche analytique demeure nécessairement liée à l'échelle de perception adoptée dans cette recherche. En optant pour une approche globale, il était difficile d'aspirer à une analyse écologique fine de chacun des peuplements. C'est là une limite que prescrit une analyse écologique horizontale.

Nous n'en avons pas moins tenté de comprendre ce qui pourrait permettre de distinguer les divers peuplements étudiés. C'est donc par le biais d'indice de diversité et de modèles de distribution d'abondance qui nous avons choisi de les aborder. Mis en relations avec les constantes physico-chimiques ces quelques résultats sont susceptibles de favoriser notre compréhension quant à la répartition des diverses espèces concernées par cette étude.

4.4.1 Résultats

Signalons dès le départ que, pour des motifs analogues à ceux que nous venons d'exposer dans la section précédente, les échantillons de la pessière n'ont pas été retenus dans les analyses qui suivent.

Dans une première étape nous nous sommes intéressés à l'évolution des divers peuplements sur la base de leur diversité. On retrouve à l'intérieur des figures 10 à 14 les variations d'abondance, de diversité, de dominance, d'équitabilité et de richesse spécifique tout au long de la saison d'échantillonnage dans chacun des cinq habitats analysés. On retient de ces figures que chaque milieu se caractérise par une progression des indices de diversité qui se solde par l'obtention d'un pic de diversité. La saulaie s'accorde moins bien à cette description puisque la progression des indices de diversité y montre une plus grande stabilité. De même, ce n'est pas un mais trois pics qui sont observés dans la lande à cassandre durant la première phase de mise en eau. En éliminant celui d'entre eux qui survient lors de la première semaine d'échantillonnage, la progression des indices de diversité s'accorde avec le profil que nous venons de dégager.

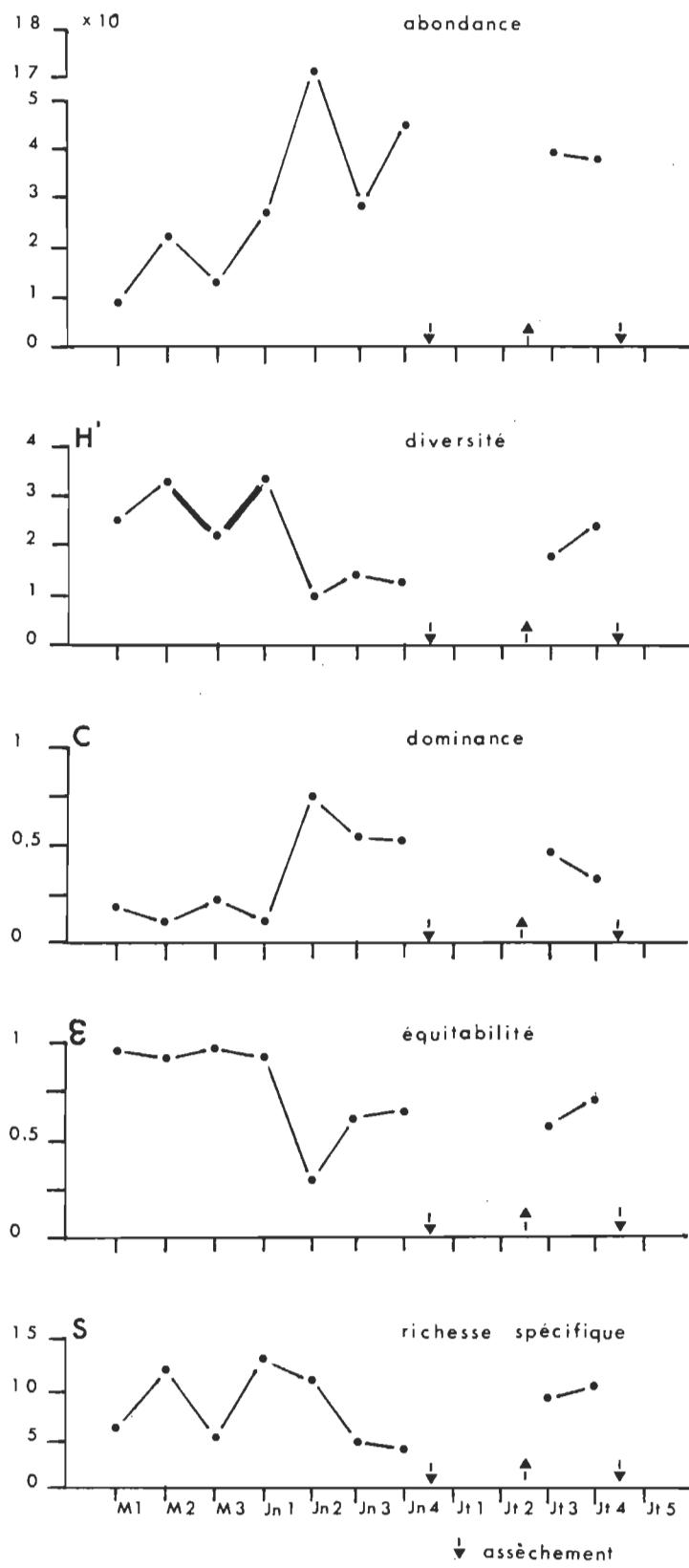


Figure 10. Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wie-
ner (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité () et de la
richesse spécifique (S) dans l'érablière rouge à sapin.

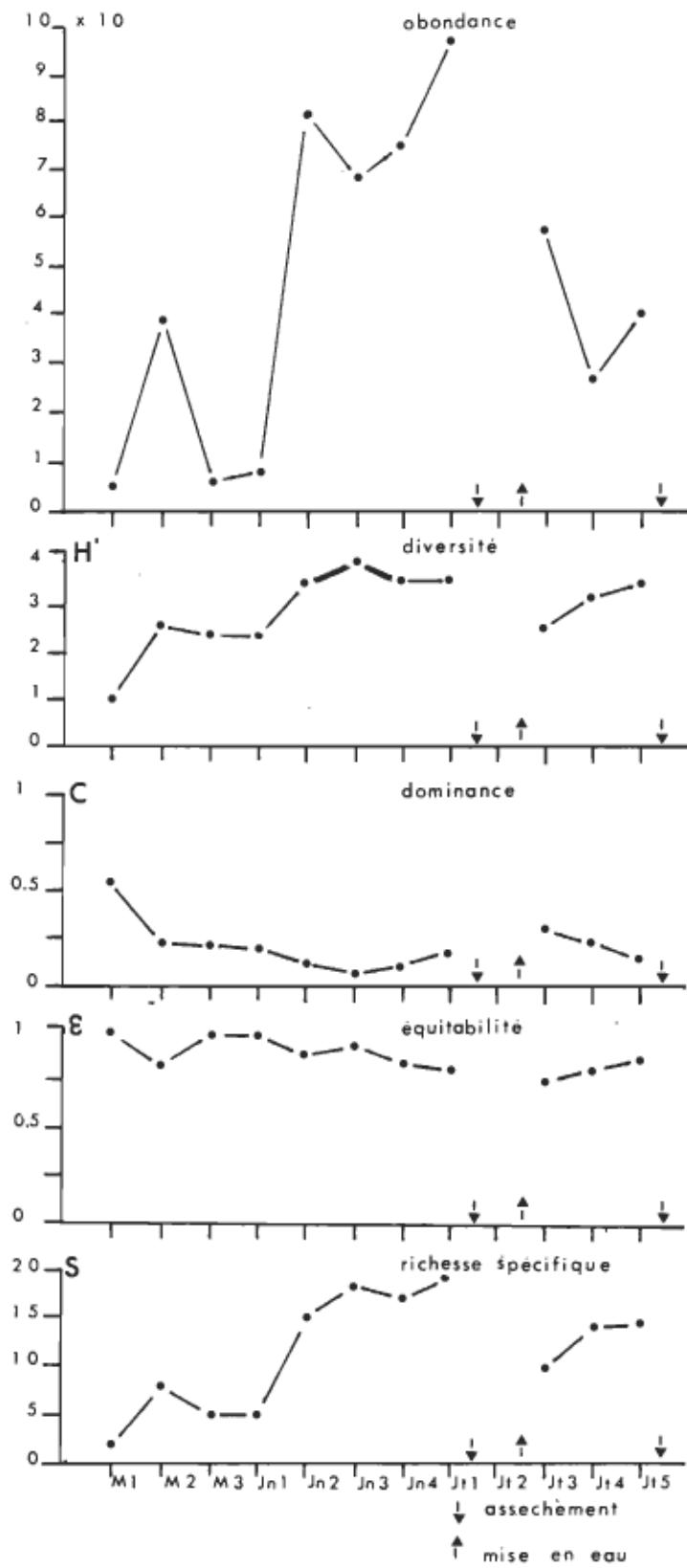


Figure 11. Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener(H'), de l'indice de dominance(C), de l'indice d'équitabilité() et de la richesse spécifique(S) dans la typhaie.

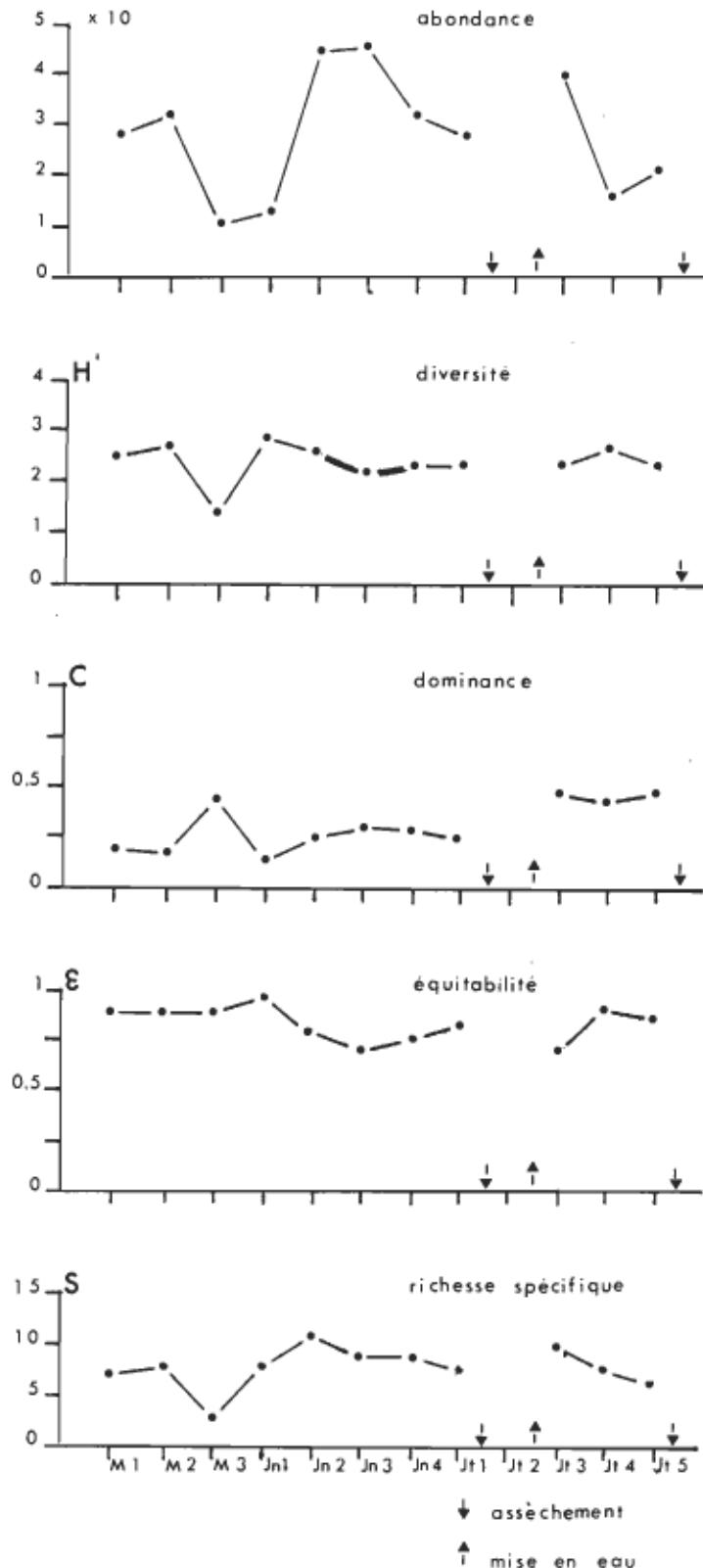


Figure 12. Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener(H'), de l'indice de dominance(C), de l'indice d'équitabilité() et de la richesse spécifique(S) dans la saulaie.

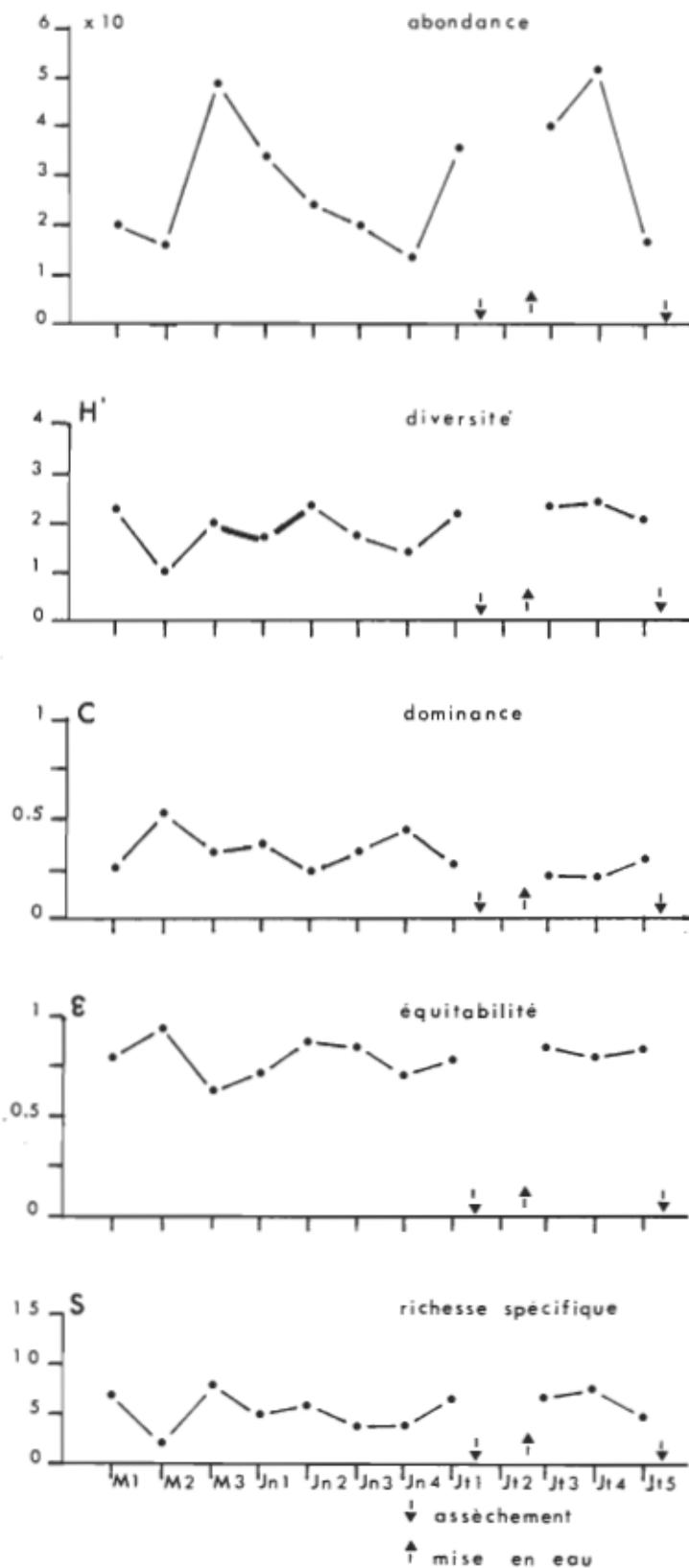


Figure 13. Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener(H'), de l'indice de dominance(C), de l'indice d'équitabilité() et de la richesse spécifique(S) dans la lande à cassandre.

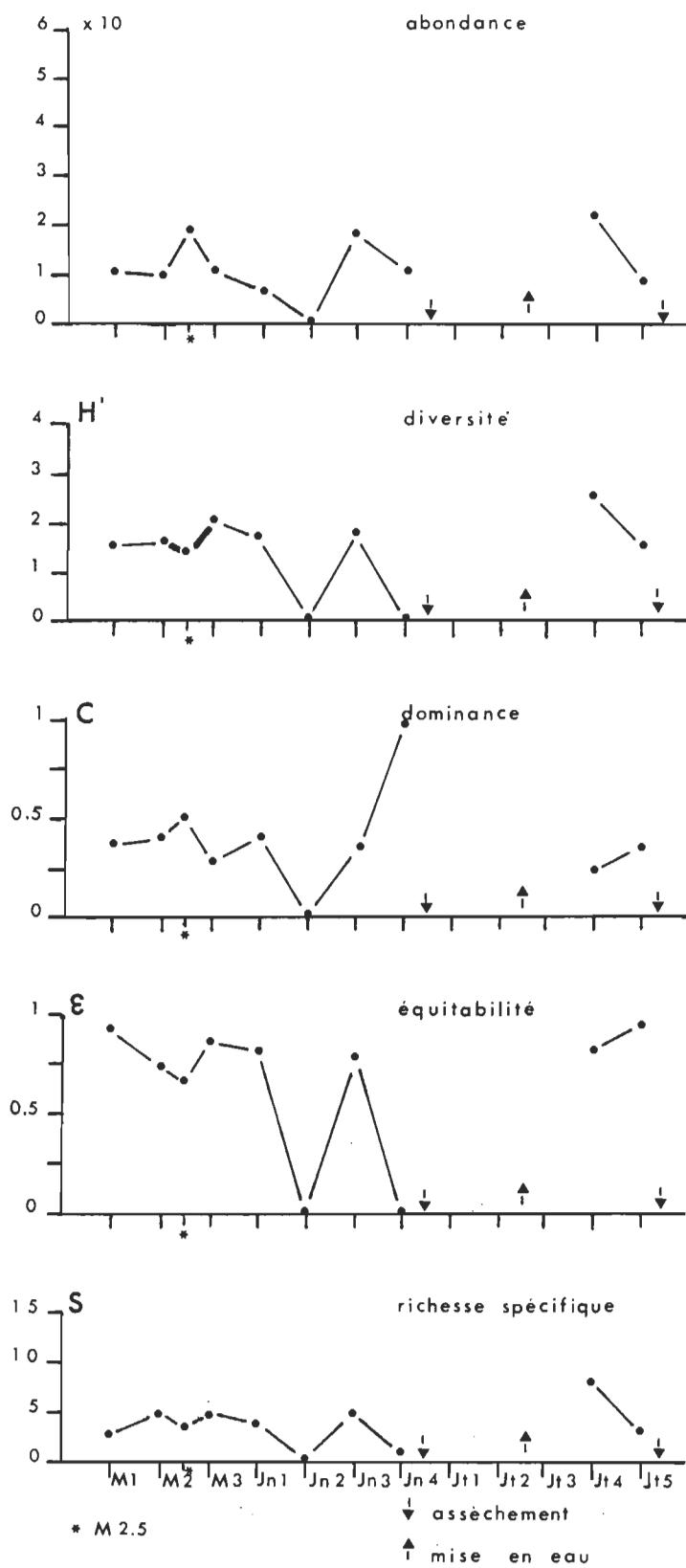


Figure 14. Variation de la fréquence absolue, de l'indice de Shannon-Wiener (H'), de l'indice de dominance (C), de l'indice d'équitabilité () et de la richesse spécifique dans la caricaie.

Par ailleurs, en excluant la typhaie qui montre une plus grande stabilité, le patron dessiné par les indices de diversité présente dans les autres stations un abaissement plus ou moins marqué durant la phase d'assèchement. L'érablière rouge à sapin se montre particulièrement caractéristique à cet effet. On relève également la même tendance dans les milieux sur tourbe à condition de ne pas considérer l'échantillon Jtl de la lande à cassandre et Jn3 de la caricaie. Enfin, en dépit de la relative stabilité observée dans les mesures de diversité de la saulaie, on peut tout de même y noter une tendance vers l'abaissement durant la période qui précède l'assèchement.

Pour l'ensemble des milieux sur argile, les plus fortes abondances furent enregistrées au cours de la période couverte par le mois de juin. Ces milieux se distinguent ainsi de la lande à cassandre et de la caricaie à Carex strictior qui présentent leur pic d'abondance en mai et juillet.

Dans la mesure où la diversité d'une communauté demeure fonction et de la richesse spécifique et de la régularité avec laquelle les individus se répartissent entre les espèces, il nous est apparu important que soient distinguées ces deux composantes de l'indice de diversité. Comme le laisse voir les figures 10 à 14, les variations de la richesse spécifique suivent de très près les variations de l'indice de diversité. Par ailleurs, dans l'ensemble, l'indice d'équitabilité s'est avéré relativement homogène. Si on excepte la chute marquée observée dans l'érablière rouge à sapin (fig. 10), ainsi que pour l'échantillon Jn2 de la caricaie, l'équitabilité se situe généralement au-dessus de 0.70. Enfin, il fallait le prévoir, l'indice de dominance de Simpson varie à l'inverse de l'indice d'équitabilité.

À l'intérieur des quelques lignes précédentes, c'est donc à des considérations d'ordre temporel que nous nous sommes arrêtés. Il en est ressorti que chacun des milieux passent par une phase de diversité maximale. Et cette phase, selon toute vraisemblance, coïncide avec une phase de complexité maximale de l'habitat. En tenant compte de la richesse spécifique, de l'abondance, et de l'équitabilité, nous sommes arrivés, pour chacun des milieux, à déterminer une phase de complexité maximale (portion grasse des figures 10 à 14). Cette période, on l'aura notée, ne coïncide pas nécessairement d'un milieu à l'autre. Cumulant les divers échantillons liés à cette phase, nous avons ensuite calculé, par habitat, les mêmes indices relevés plus haut (tableau 7). On réalise ainsi que la typhaie se présente comme le plus diversifié de tous les habitats suivi respectivement de l'érablière rouge à sapin, de la saulaie, de la lande à cassandre et de la caricaie à Carex strictior.

Notre analyse écologique s'est ensuite arrêtée aux modèles de distribution d'abondance. S'il est vrai que l'indice de diversité permet, par un seul nombre, de caractériser globalement l'un des aspects les plus fondamentaux de la structure d'un peuplement, il n'en demeure pas moins qu'une connaissance plus précise de cette structure nécessite l'utilisation de la distribution des abondances spécifiques et l'emploi pour la représenter, d'un modèle mathématique approprié (Daget, 1976). Trois modèles furent donc expérimentés: les modèles de Mac Arthur, Preston et Motomura. Pour chacun de ceux-ci nous nous sommes limités à l'analyse de la structure des communautés en phase de complexité maximale. Tous les habitats furent considérés à l'exception de la pessière et de la caricaie à Carex strictior. Seules les espèces reconnues comme significatives pour l'analyse des correspondances furent retenues pour cette analyse.

Tableau 7

Différents indices utilisés pour caractériser les
stations en période de complexité maximale

Indices	I	II	III	IV	V
Nombre total d'espèces(S).	16	26	16	10	8
Nombre total d'individus(N).	62	227	123	107	40
Indice de Shannon-Wiener(H').	3.552	3.810	2.931	2.148	2.011
Indice d'équitabilité(E).	0.888	0.811	0.733	0.647	0.671
Indice de Simpson(C).	0.108	0.096	0.201	0.301	0.400
Coefficient de corrélation de la droite des probits	0.973	0.982	0.986	0.949	*
Coefficient de corrélation de la droite de Motomura	0.979	0.985	0.973	0.974	*

-
- I: Erablière rouge à sapin
 II: Typhaie
 III: Saulaie
 IV: Lande à cassandre
 V: Caricaie à *Carex strictior*
 * Valeurs manquantes

Le modèle de Mac Arthur s'est avéré inapplicable à chacun de nos peuplements. Les modèles de Motomura et de Preston quant à eux demeurent susceptibles d'expliquer ou, mieux, de s'appliquer à chacune de ces communautés. Les distributions de fréquences obtenues en classant les espèces par ordre de fréquences absolues décroissantes apparaissent aux figures 15 à 22. On retrouve par ailleurs au tableau 7 les différents indices relatifs à ces modèles. En vertu de la règle de Inagaki (1967), la typhaie et l'érablière rouge à sapin présentent un ajustement satisfaisant à la droite théorique de Motomura contre un ajustement approximatif pour la saulaie et la lande à cassandre. Par ailleurs, l'intervalle de confiance construite pour chacun des modèles de Preston via le test de Kolmogorov Smirnov (Daget, 1976) confirme, avec une probabilité de 0,05, l'hypothèse de la log-normalité dans la distribution d'abondance de chacun des quatre habitats.

4.4.2 Discussion

4.4.2.1 Considérations théoriques

Dans cette section, nous nous sommes attardés à l'analyse de chacune de nos communautés sur la base des valeurs d'indice de diversité que nous leur avions attribuées. Même en assumant que ces indices constituent une statistique descriptive susceptible de nous assister dans notre effort de compréhension de la structure des peuplements, il importe de souligner, à l'instar de Pielou (1975), que nous n'y souscrivons par aveuglement.

The belief of some ecologist that a diversity index provides a basis for reaching a full understanding of community structure is wholly unfounded. This is not to say that diversity indices are useless, only that they should not be overvalued. p. 6

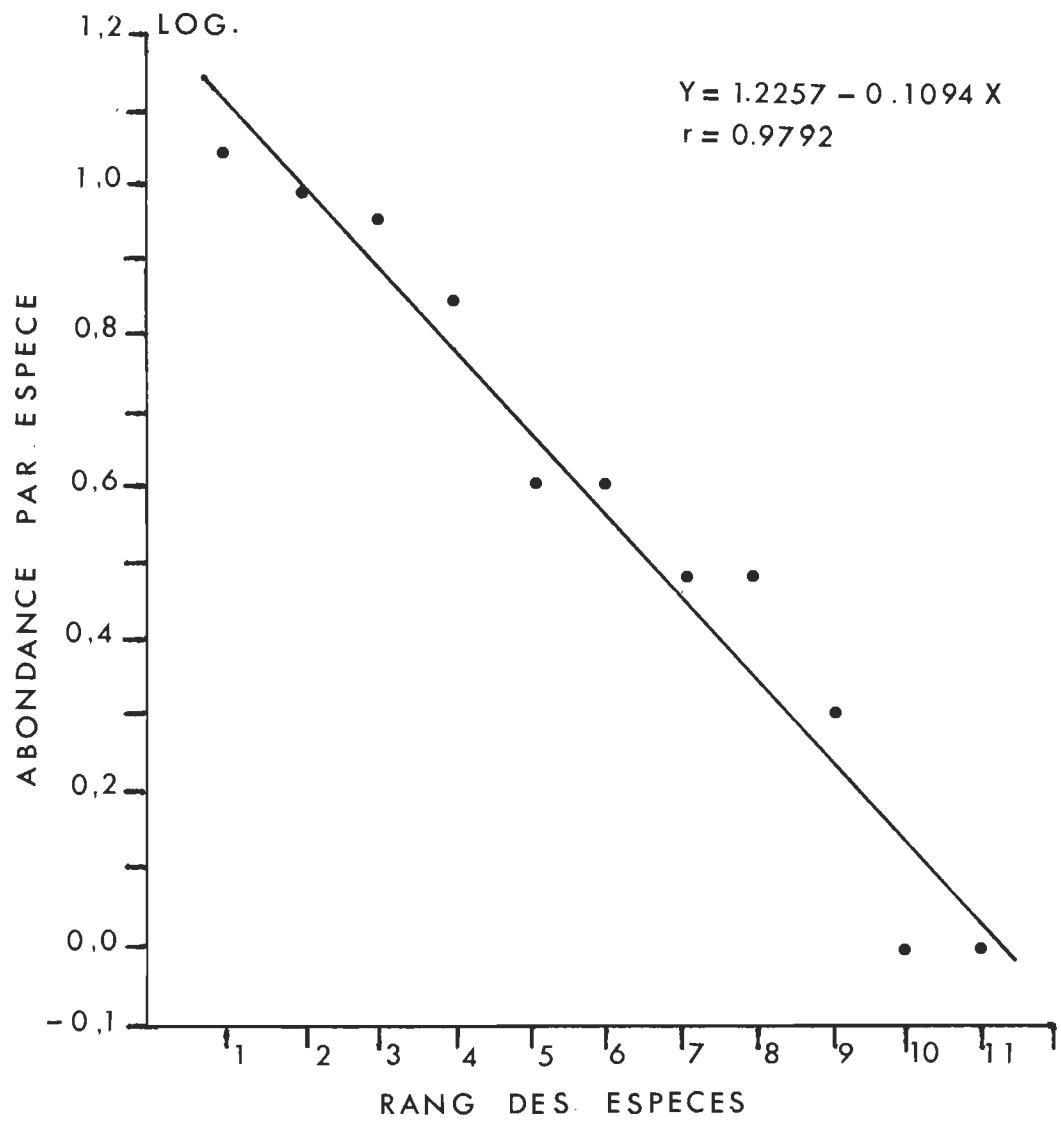


Figure 15. Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes de l'érablière rouge à sapin en phase de complexité maximale: modèle de Motomura.

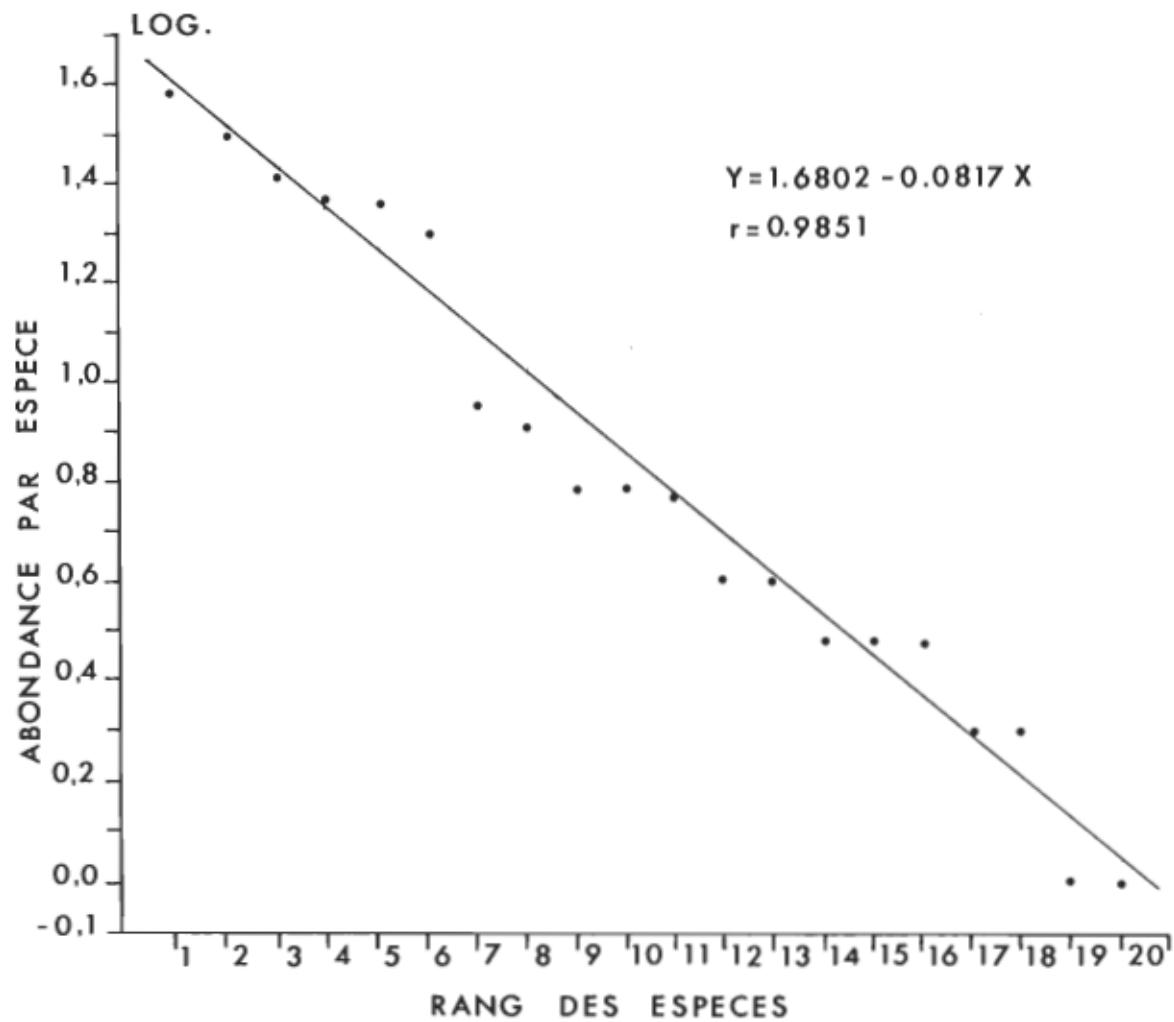


Figure 16. Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes de la typhaie en phase de complexité maximale: modèle de Motomura.

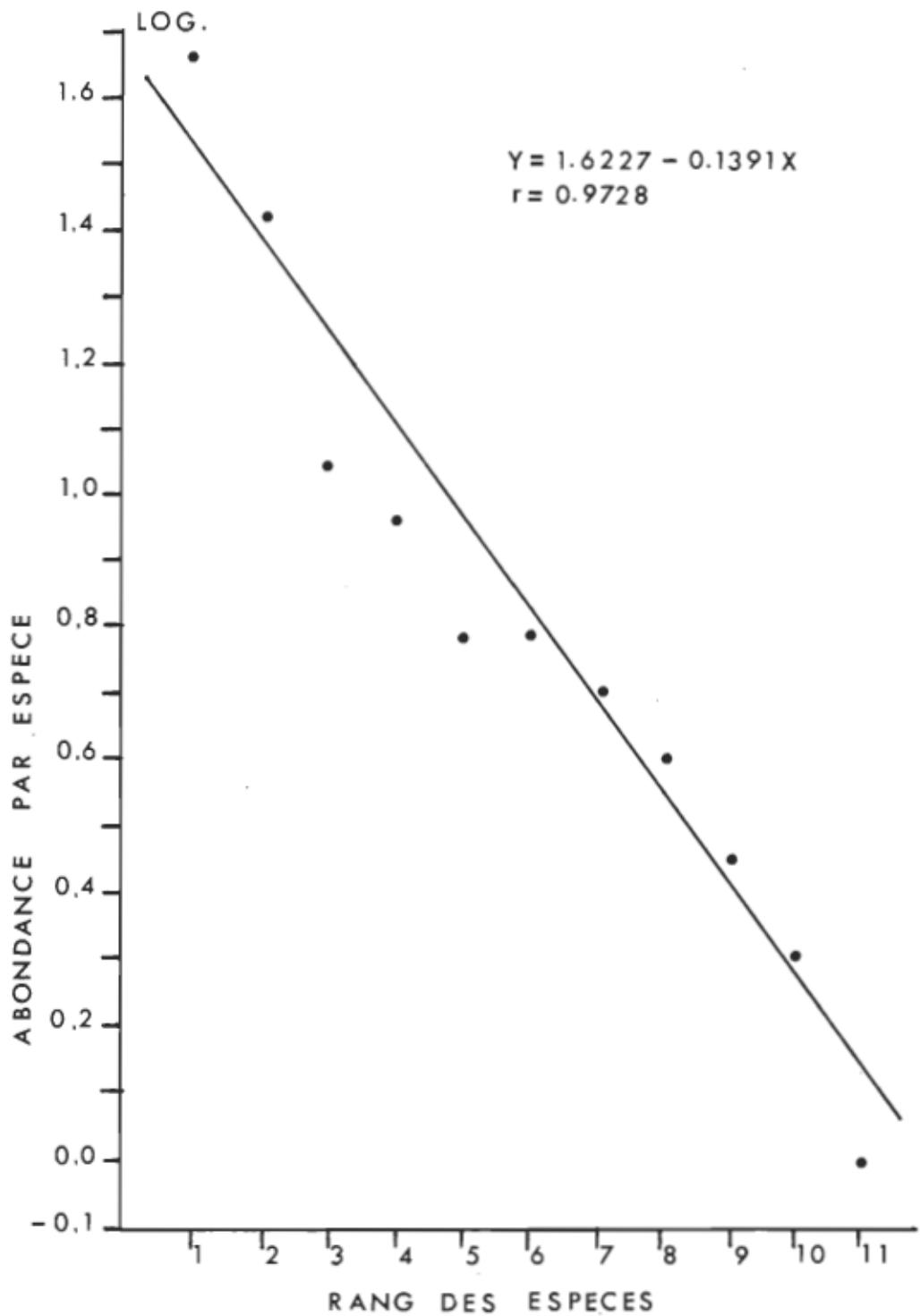


Figure 17. Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes dans la saulaie en phase de complexité maximale: modèle de Motomura

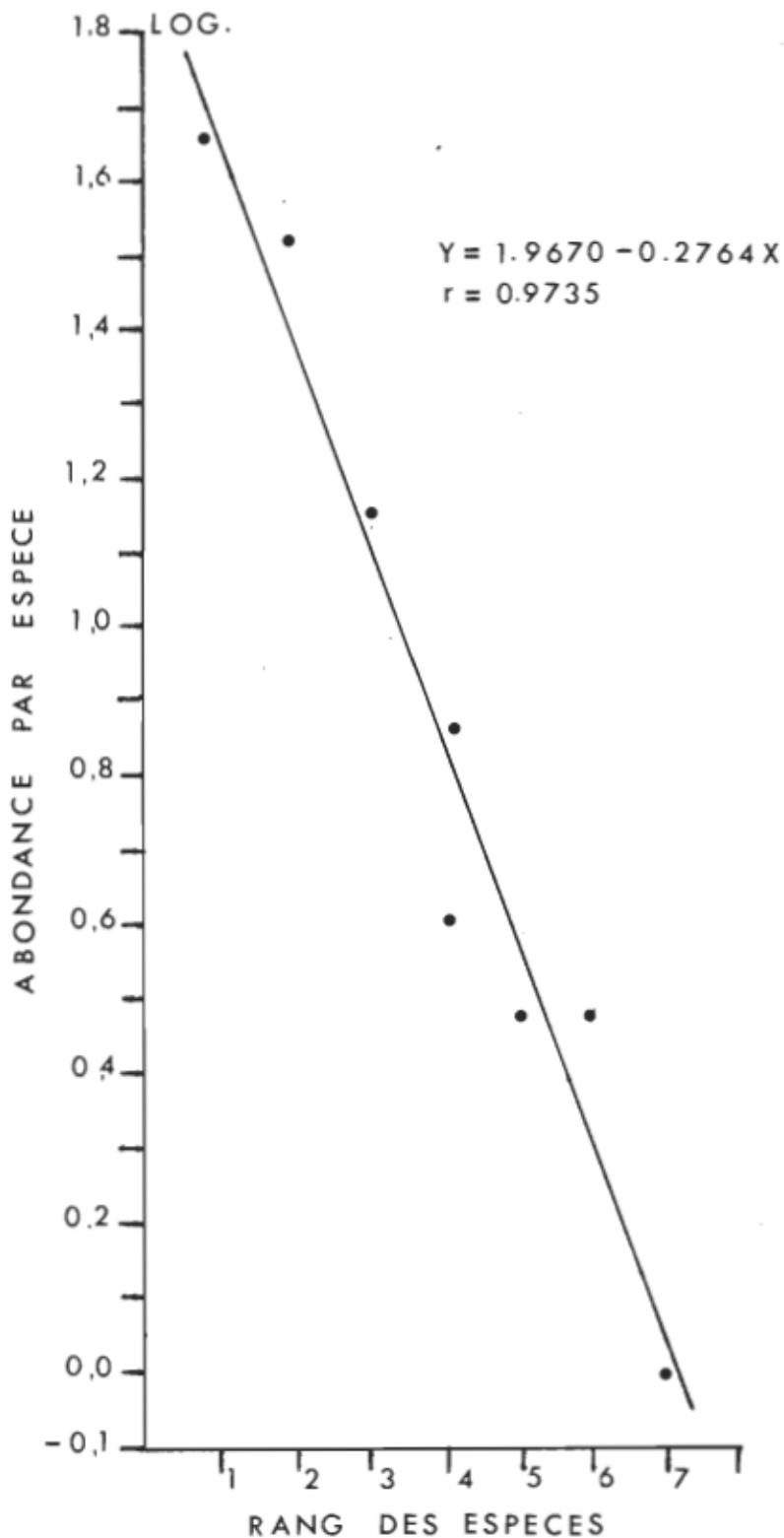


Figure 18. Distribution des fréquences spécifiques observées et théoriques (droite pleine) de dytiques adultes de la lande à cassandre en phase de complexité maximale: modèle de Motomura.

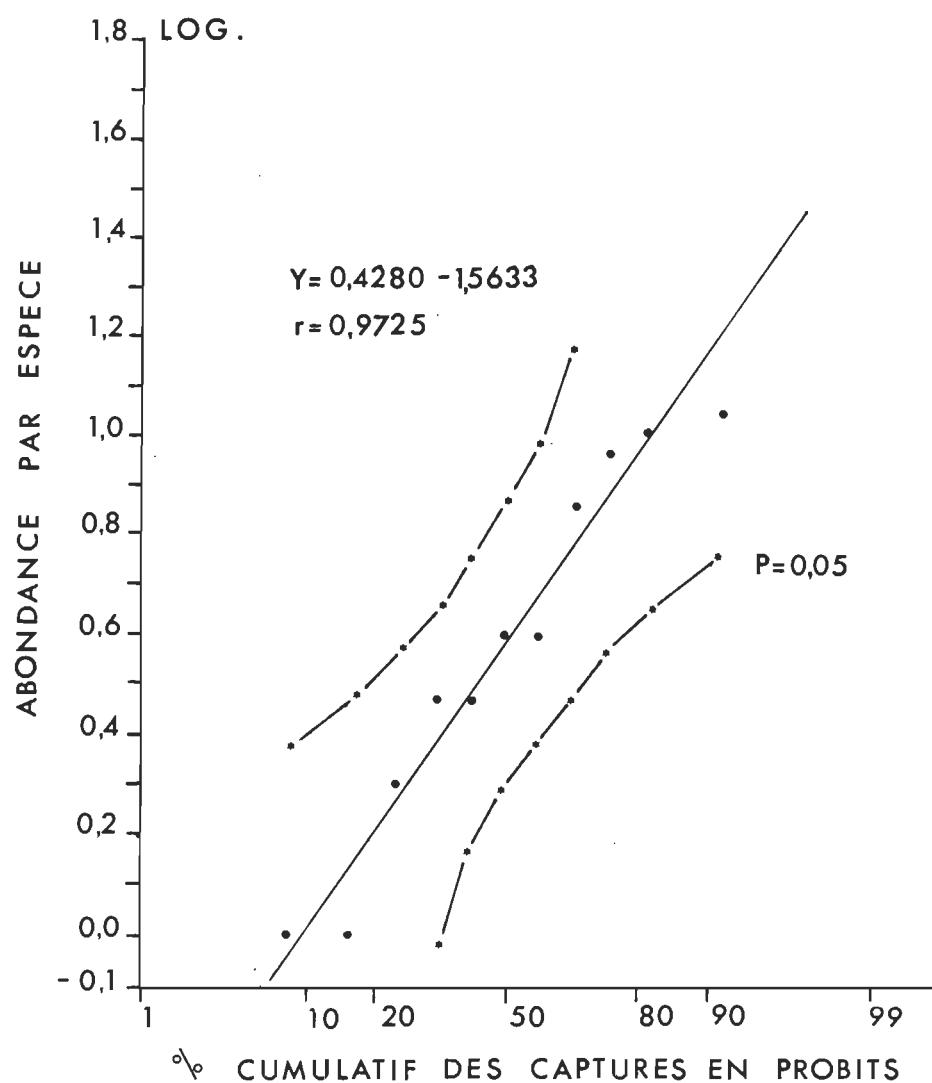


Figure 19. Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans l'érablière rouge à sapin avec une transformation probit; les intervalles de confiance(*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov

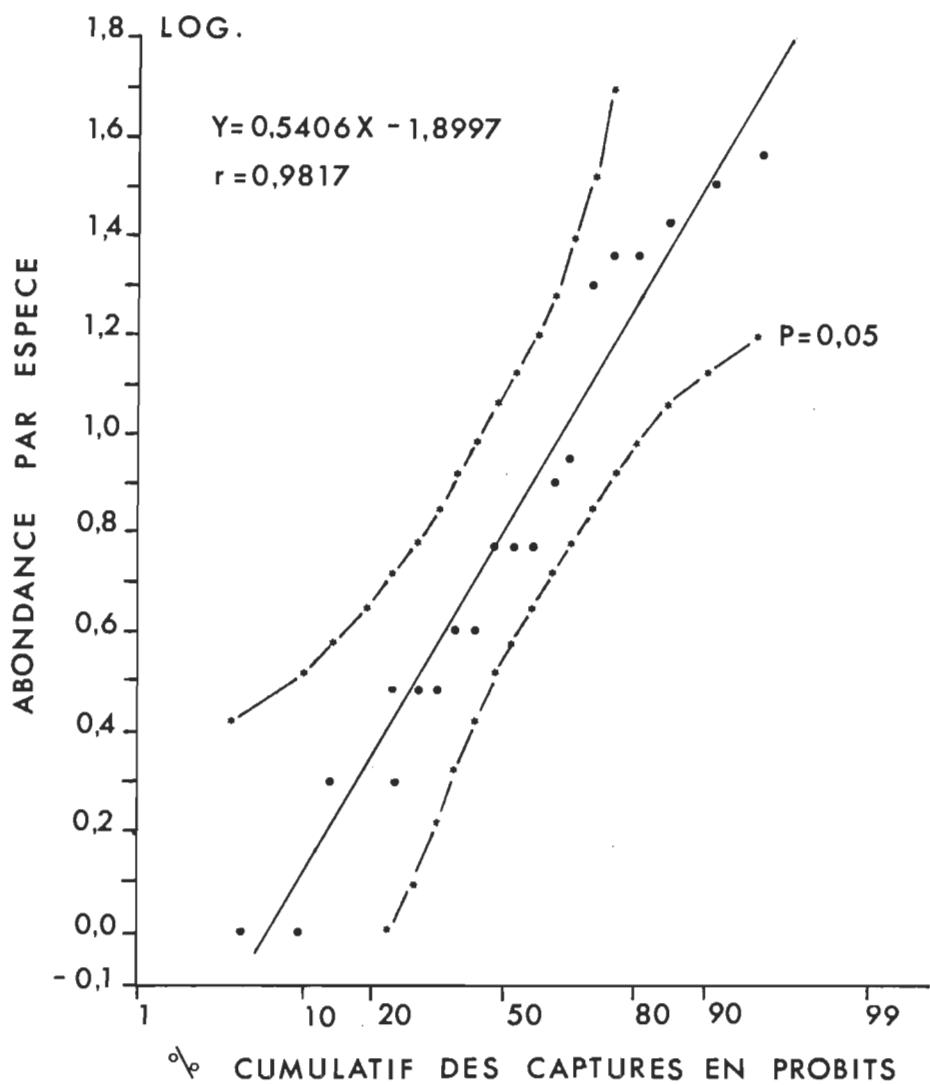


Figure 20. Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans la typhaie avec une transformation probit; les intervalles de confiance(*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov

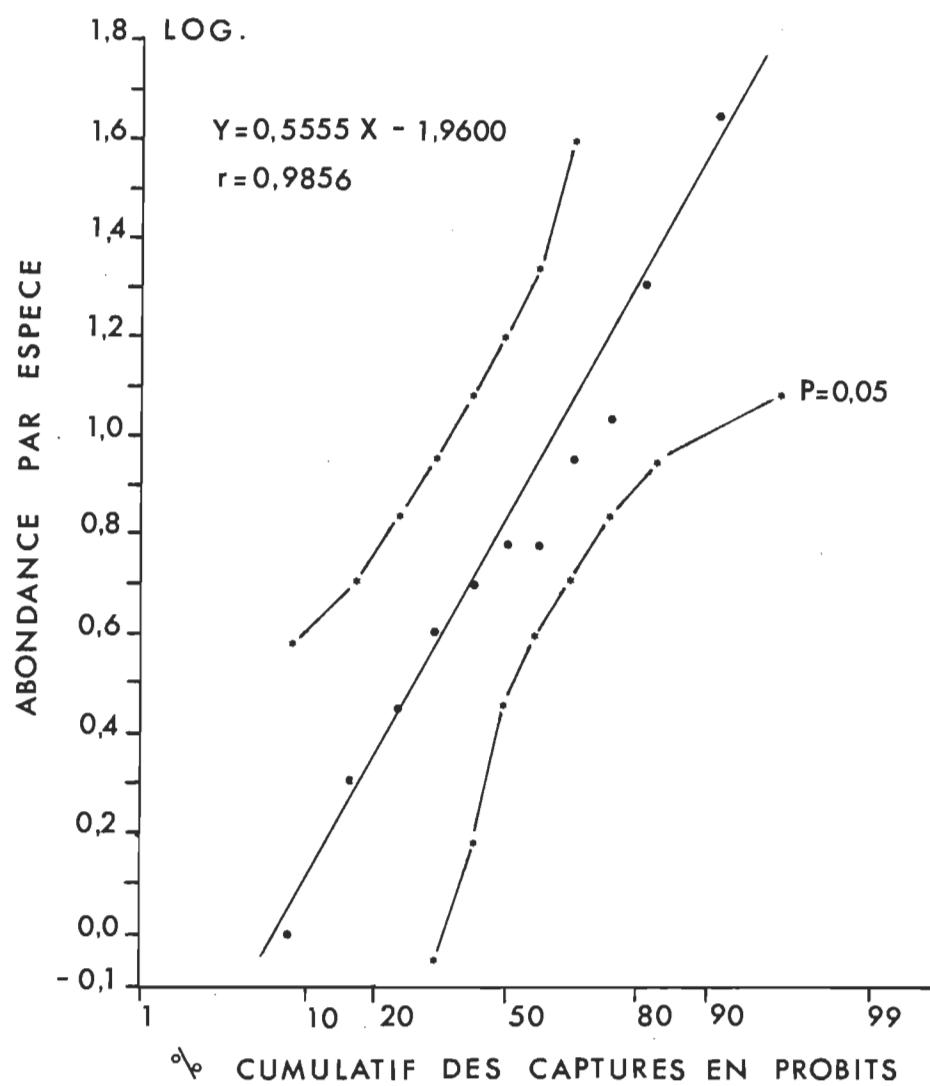


Figure 21. Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans la saulaie avec une transformation probit; les intervalles de confiance(*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov

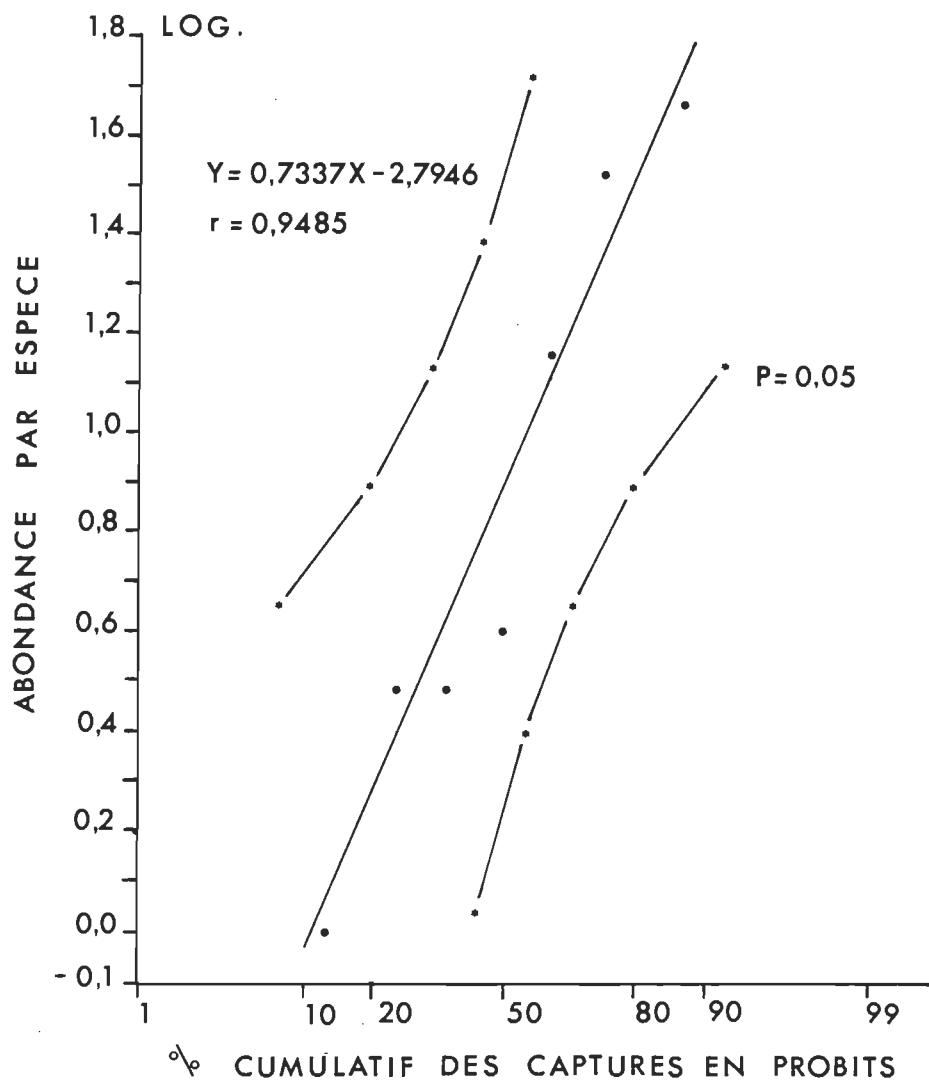


Figure 22. Test de log-normalité de la distribution des fréquences spécifiques observées en phase de complexité maximale dans la lande à cassandre avec une transformation probit; les intervalles de confiance (*) sont calculés selon la méthode de Kolmogorov-Smirnov

Ce qu'il faut retenir, c'est que la diversité demeure "une mesure grossière mais globale de la réponse des peuplements aux conditions du milieu" (Legendre et Legendre, 1979).

Parmi les indices de diversité, l'indice de Shannon-Wiener demeure celui qu'on utilise le plus souvent (May, 1976; Frontier, 1982). Il convient particulièrement bien à l'étude comparative des peuplements étant donné qu'il demeure relativement indépendant de la taille de l'échantillon (Daget, 1976; Roy et Harper, 1981; Ramade, 1984). En toute rigueur cependant, les indices de diversité ne doivent être calculés que sur des échantillons de tailles suffisantes pour que toutes les espèces présentes dans les peuplements y soient représentées au moins par un individu (Daget, 1976). C'est là que réside le principal problème. Dans le mesure où la formule de Shannon n'est strictement valide que lorsque l'échantillon dont on veut mesurer la diversité est représentatif d'une population théoriquement infinie, ou du moins suffisamment grande pour ne pas être modifiée par l'échantillonnage (Pielou, 1975; Legendre et Legendre, 1979), il devient difficile d'assurer que la totalité des espèces présentes dans un peuplement, à un moment précis, puisse être recensée. La diversité de l'échantillon prélevé ne peut donc que se situer le plus souvent, en-deçà de la diversité globale du peuplement. Ce qui fait dire à Green (1979):

There are serious problem in assuming that diversity as calculated from a sample is an unbiased estimate of the diversity of the community, which may or may not be a serious problem when used for comparative purposes. p. 97

C'est donc par souci d'exhaustivité que nous avons choisi de cumuler, ici aussi, les échantillons prélevés par piège et filet dans les milieux sur argile. Et, s'il

en est parmi ces échantillons qui proposent de faibles effectifs, il faut cependant croire, sur la base de l'effort d'échantillonnage, qu'ils demeurent représentatifs de la structure des peuplements à l'époque de leur prélèvement.

Par ailleurs, en choisissant de conserver toutes les espèces récoltées durant la saison d'échantillonnage pour le calcul de l'indice de diversité, nous répondions favorablement aux propos de Frontier (1982) pour qui l'ensemble des espèces rares contribue pour une part relativement importante à l'indice de diversité. L'auteur va même plus loin lorsqu'il souligne que s'en tenir aux espèces bien échantillonnées ne fait qu'accentuer le biais. La-dessus Frontier (1982) paraît cependant en désaccord avec nombre d'auteurs (Pielou, 1975; Daget, 1976; Ramade, 1984). Car de fait, les espèces les plus rares ne contribuent que pour très peu au calcul de l'indice de diversité global. Reste que, tout au moins, l'indice d'équitabilité se serait avéré considérablement affecté si nous avions éliminé ce groupe d'espèces (Daget, 1976). Voilà qui devait suffir à toutes nous les faire conserver.

Enfin, tout semble indiquer que nous étions autorisés à cumuler divers échantillons pour la comparaison des peuplements en phase de complexité maximale. L'indice de Shannon est en effet défini sans aucune référence au cadre spatio-temporel et à l'échantillonnage de sorte que les indices peuvent être calculés à partir d'un échantillon unique aussi bien qu'à partir d'un cumul d'échantillons récoltés dans un même peuplement. Cette dernière approche est en principe destinée à donner une image plus fiable de la composition réelle des peuplements (Frontier, 1982).

4.4.2.2 Variation spatiale de l'indice de diversité

Mais quels sont donc les facteurs écologiques permettant d'expliquer la diversité relative de chacun de nos milieux? Cette question cache un problème de taille. Dans la mesure où ils sont le plus souvent liés, ces facteurs se combinent nécessairement, et à différentes intensités, selon le type d'habitat concerné. C'est ce qui contribue à faire de chacun un habitat particulier. Il faudra cependant retenir cette particularité dans les propos qui suivront.

Il n'est pas étonnant que la typhaie s'avère le plus diversifié de tous les milieux. Discourant sur le même type d'habitat, Galewski (1971) souligne en effet que:

In non acidic or feebly acidic pools, small ponds or ditches with profuse vegetation and a rich layer of plant debris and detritus on the bottom... usually overgrown with a variety of paludal plants: Typha, Iris, Alisma, Sparganium, Equisetum, Juncus, Scirpus and aquatic ones as Myriophyllum, Potamogeton, Lemna, mosses... the fauna of Dytiscidae is very rich, and it seems that more species occur there than in any other habitat. p. 514

La forte accumulation de débris semble de fait constituer un facteur favorisant l'établissement d'une faune benthique élaborée. Galewski (1971, p. 490) a déjà démontré du reste que "the presence or absence of sediments: plant debris and detritus, is often a prerequisite for the presence of a bottom fauna". Sherman (1913) et Egglishaw (1964, in Hildrew et Townsend 1975) quant à eux, soulignent l'existence d'une association nette entre le nombre de plusieurs invertébrés et les détritus végétaux. La présence d'une forte accumulation de sédiments s'avèrent souvent d'une grande utilité pour la survie de larves qui, habituellement se cachent

parmi les débris organiques. Mais il y a plus encore. Car l'abondance de détritus ouvre la voie à l'établissement d'espèces détritivores ce qui, on l'aura compris, ne peut qu'augmenter le nombre de proies potentielles d'une communauté. Ce phénomène est sûrement tributaire de la forte densité de la faune annexe observée dans la typhaie. On comprend donc que Ulfstrand (1967 in Hildrew et Townsend, 1975) ait statué que la contribution la plus importante du type de substrat quant à la distribution du benthos demeurait sa relation avec l'approvisionnement en nourriture. Hildrew et Townsend (1975) vont même plus loin dans la mesure où ils établissent une relation générale positive entre le nombre de prédateurs d'un échantillon et la biomasse totale de proies. De tout évidence, la présence ou l'absence de nourriture adéquate s'inscrit comme un facteur déterminant de la composition faunique d'un peuplement. C'est là le propos même de Matthey (1975) qui soutient que la présence de grands insectes prédateurs et bon nageurs demeure liée à la présence de nourriture. Ce qui nous autorise à extrapoler pour les coléoptères Dytiscidae.

L'accumulation de sédiments n'en sous-tend pas moins des conditions environnementales plus larges. Ce cumul de débris est en effet lié à la présence d'une végétation dense et diversifiée qui contribue à l'hétérogénéité de l'habitat. Il est important de souligner qu'en phase de complexité maximale, la typhaie était densément couverte par la végétation (Typha angustifolia, Lemna minor, ...). Les Dytiscidae, à l'instar des autres composantes animales de la communauté, ne pourront donc que tirer profit de cette situation puisque, tout en constituant une bonne source d'oxygène, c'est le nombre d'abris et de support qui sera augmenté par un grand recouvrement de la végétation. On peut retrouver en cela une confirmation de l'hypothèse de Timms et Watts (1981) selon laquelle le nombre des espèces de coléoptères est influencé par l'hétérogénéité de l'habitat. D'ailleurs,

dans son étude de 39 milieux temporaires de la Grande-Bretagne, Palmer (1981, in Nilsson, 1984) a démontré qu'il existait une corrélation positive entre le nombre d'espèces macrophytes et le nombre d'espèces de coléoptères aquatiques. Francez et Brunhes (1983), étudiant les odonates larvaires d'une tourbière du Haut-Jura, constatent également que "dans les milieux plus complexes, les peuplements atteignent leur plus grande richesse".

Évidemment, la forte densité de la végétation et, par voie de conséquence, l'accumulation de débris organiques demeurent nécessairement liées à des conditions climatiques particulières. Comme on le sait, la typhaie constituait un habitat typiquement ouvert. C'est ce qui nous autorise à souscrire aux propos de Wiggins et al (1980): "temporary pools based largely on autochthonous resources would be confined to sites open to sun." C'est cette forte exposition au soleil qui doit être tenue comme responsable des températures élevées de la typhaie (cf. 4.1). Or la température demeure également un facteur d'importance dans le choix d'un type d'habitat chez les Dytiscidae. "The temperature has certainly a prime influence on the hatching of eggs, development of larvae and even pupation" (Galewski, 1971, p. 503). Dajoz (1975) et Wiggins et al (1980) font même du taux d'ensoleillement et de la température de l'eau les principaux facteurs, avec la concentration ionique (Wiggins et al, 1980), susceptibles d'intervenir dans la répartition des espèces. Cet autre trait vient donc s'ajouter aux facteurs visant à expliquer la grande diversité de dytiques observée dans la typhaie (26 espèces).

Cet espèce de faciès explicatif que nous cherchons à dégager des quelques facteurs considérés exige que l'on s'attarde au rôle de la concentration ionique. On se rappelle en effet que c'est dans la typhaie que la conductivité présentait des valeurs de 20 à 50 fois supérieures à celles des autres milieux. Parlant de ses

milieux, Hartland-Rowe (1966) souligne que: "Most of the pools studied had conductivity values greater of 1000 units and it is in these pools the greatest diversity of species (of anostracoda) was found" (p. 582). Alliée à la considération précédente de Wiggins et al (1980), on peut donc trouver dans la mesure de conductivité, un facteur explicatif d'intérêt. Il est toutefois permis de se demander si la concentration ionique influe directement sur la répartition des Dytiscidae où plutôt, indirectement, en haussant la diversité et l'abondance des proies potentielles, ou encore des espèces végétales.

Enfin, considérant les commentaires précédents, il ne faut pas se surprendre de la valeur moyenne du potentiel hydrogène de la typhaie (cf. 4.1). On y retrouve en effet une condition nécessaire à la décomposition rapide de la matière organique via l'instauration d'une flore bactérienne élaborée. Maintenant, que la faible acidité en soi, devienne déterminante de la grande diversité en Dytiscidae de la typhaie, nous en doutons. En cela, nous rejoignons les propos de Galewski (1971), Nilsson (1981 a) et Cuppen (1983). Ici aussi, il convient de parler d'un rôle indirect.

La concentration ionique moyenne, la température élevée de l'eau, l'accumulation de débris organiques, la richesse de la faune annexe et la présence d'une végétation aquatique dense et diversifiée se présentent donc comme des facteurs susceptibles de favoriser la présence des Dytiscidae dans un habitat. On aurait pu s'attendre à ce que la saulaie offre une diversité se rapprochant de celle de la typhaie. On l'a déjà dit, ces deux habitats se présentent comme des stades successifs quant à leur composition floristique. On retrouve encore une fois des similitudes sur la base des facteurs que nous avons analysés. C'est ainsi que la saulaie partage avec la typhaie le fait d'une faune annexe très riche, d'un potentiel hydrogène proche de la neutralité et d'une température élevée de l'eau. Pour

l'ensemble de ces trois facteurs écologiques on ne peut que relever des différences de degré. La structure du fond présente cependant des distinctions qui ne manquent pas de se refléter sur le faciès de la végétation. Le caractère mi-fermé propre à cette station amène par endroit une accumulation de feuilles qui rappelle les mares typiquement à feuilles. Il importe cependant de noter que, tout en demeurant meuble, le fond de cette mare se voulait pauvre en débris organiques. Associé à une végétation moins dense et à une conductivité moyenne, ce facteur permet peut-être d'expliquer certaines différences quant à la composition faunique de cet habitat. C'est ainsi que peuvent être compris les propos de Galewski (1971) dans sa comparaison de ces deux types d'habitat.

Gradually, as the vegetation becomes denser and the detritus pond conditions are produced, some of the detritus species turn up; the originally typical silt pool community changes toward one typical of detritus pool... the number of species of Dytiscidae in a typical silt pool or ditch with little, if any vegetation, is relatively high but there is a conspicuous lack of Dytiscinae with the exception of Acilius. (p. 520)

Nos résultats confirment cette assertion. Hygrotus sayi (Barman, 1972), Hydroporus niger (Young, 1960), Rhantus binotatus (Young, 1960), Hydaticus modestus (Larson, 1975; Roughley et Pengelly, 1981), Hydaticus piceus (Needham et Williamson, 1907; Sherman, 1915; Roughley et Pengelly, 1981) et Hydroporus undulatus (Sherman, 1913) espèces associées à la typhaie, sont reconnues pour affectionner particulièrement les mares présentant une forte accumulation de débris organiques.

Il semble donc que l'absence de végétation et la faible accumulation de débris organiques puisse constituer des facteurs permettant d'expliquer les différences

marquées entre ces deux proches voisines que sont la saulaie et la typhaie. Mais il y a plus encore. Car, si ces facteurs suffisent à distinguer ces habitats entre eux, ils permettent également d'expliquer la position relative des espèces qu'ils partagent. On comprend donc que pour une majorité d'espèces ces deux types de milieux se proposent comme des habitats acceptables mais les différences dans les abondances respectives pourraient cacher une aversion plus ou moins marquée à l'égard de ces deux facteurs. Enfin, ajoutons que la surface de mise en eau constitue un autre facteur pouvant permettre d'expliquer les différences observées dans la composition faunique de ces deux communautés. Il est en effet reconnu qu'il existe une relation positive entre le nombre d'espèces et la surface de mise en eau (Nilsson, 1984 a). Des deux, la typhaie présentait de loin la plus grande surface mise en eau.

Avec la typhaie, l'érablière rouge à sapin s'avérait un des deux habitats les plus diversifiés. Cet habitat s'oppose cependant considérablement aux deux précédents par son caractère fermé. Agabus erichsoni et Agabus phaeopterus, tous les deux associés à cet habitat, sont d'ailleurs reconnus pour affectionner les milieux densément couverts (Larson, 1985). Cet aspect est responsable de différences profondes dans la structure même de ce milieu. La non-pénétration de la lumière occasionne en effet une baisse importante dans la température de l'eau (cf. section 4.1). Cette baisse de température se compense cependant par une plus grande stabilité du régime thermique. En soulignant que la stabilité du milieu demeure un facteur important dans la sélection d'habitats chez les Dytiscidae, Nilsson (1981 a) nous autorise à penser que cette relative stabilité du régime thermique de l'eau pourrait constituer un élément favorisant la diversification de cet habitat. L'alimentation, on l'a vu, se présente comme un autre facteur lié de très près à cet aspect. Or, contrairement aux deux milieux précédents, l'érablière

rouge à sapin présentait une faune annexe beaucoup moins importante. Wiggins et al (1980) ont déjà souligné que les étangs densément couverts demeuraient hétérotrophe et supportaient peu de phytoplancton. Les faibles densités de végétation aquatique demeurent également conformes à ces observations. Reste l'accumulation de feuilles mortes. Il apparaît en effet que ces amas de feuilles en décomposition permettent l'établissement d'une faune détritivore caractéristique. "In the forest puddles, the rotting leaves on the bottom provide, it seems, better life conditions for many benthic insect larvae or oligocheta" (Galewski, 1971, p. 511). Par ailleurs, il est permis de se demander si ce type de débris n'intervient pas directement dans le processus de sélection de l'habitat. Bameul et al (1982) ont démontré pour la France, le Danemark et la Grande-Bretagne que le paramètre chimique qui conditionne la présence d'Agabus melanarius était le taux d'acide humique résultant de la décomposition bactérienne de l'humus et des feuilles mortes. Puisque deux espèces du même genre appartiennent de façon caractéristique à ce type d'habitat (Agabus erichsoni et Agabus phaeopterus) nous nous questionnons quant au rôle que pourrait jouer ce facteur dans la réponse préférentielle de ces espèces à l'égard de l'érablière rouge à sapin.

C'est dans la tourbière que nous avons obtenus les valeurs les moins élevées de l'indice de diversité. Pour ce type d'habitat, il nous est apparu sensé de prétendre que la forte acidité ainsi que la température froide et très variable puissent constituer deux contraintes limitant le processus de diversification. C'est aussi l'opinion de Galewski (1971) qui souligne:

The strongly acidic water poorly provided with oxygen, and largely devoid of calcium, may unfavorably influence the growth of aquatic vegetation and presence of many groups of animals such as snails, crustacea, and larvae of many insects. Some species... may attain probably due to lack of competition, a large number of specimens (p. 518).

C'est ainsi que nous expliquons les faibles valeurs de richesse spécifique enregistrées dans les milieux sur tourbe (tableau 7) et les fortes densités de Liodessus fuscatus et Hydroporus tristis (voir section 4.2).

4.4.2.3 Variation temporelle de l'indice de diversité

Jusqu'ici, notre démarche nous a permis de considérer les divers peuplements dans l'espace. Il devient maintenant intéressant que soient comparés les peuplements sur la base des variations temporelles de l'indice de diversité. En effet, "toutes variations des indices de diversité relatifs à des échantillons tirés d'un même peuplement et échelonnés dans le temps reflèteront des modifications de la structure de ce peuplement durant une certaine période ou durant un cycle de durée déterminée" (Daget, 1976, p. 19). Même en constatant des différences parmi nos habitats, les résultats n'en permettent pas moins d'observer, pour la plupart d'entre eux, une évolution de la diversité des peuplements qui va dans le sens d'une augmentation puis d'une diminution de l'indice de diversité. Deux phénomènes paraissent associés de très près à cette progression: l'assèchement des étangs et la complexification des habitats. Un coup d'oeil sur la figure 1 permet de constater l'évolution de la profondeur moyenne de chacun des étangs tout au long de la saison d'échantillonnage. Globalement, on y observe une décroissance des niveaux d'eau marquée d'un déclin beaucoup plus accéléré en juin. Rien d'étonnant puisque des fluctuations saisonnières marquées du niveau d'eau constituent le dénominateur commun des étangs temporaires (Wiggins et al, 1980). Il semble même que ce soit là le facteur écologique le plus important pour ce type d'habitat dans la mesure où la variation du niveau d'eau paraît occasionner l'absence d'une végétation macrophytique dense (Nilsson, 1981 a). Il apparaît donc que c'est le métabolisme même

de l'étang qui soit affecté par cet assèchement progressif comme le précise Cole et Fisher (1976).

Exposed benthic areas no longer contribute to ecosystem production or respiration. As the volume decreases the plankton community may collapse with the pond boundaries. One might then expect planktonic metabolism to be concentrated as volume decreases... the changes in the size of the system may have other consequences as well. A study of nutrient budget and water chemistry indicates that the decomposing macrophytes exposed as the pond dies may represent a significant input of nitrogen, phosphorus, potassium and dissolved organic matter during the summer when drying is extensive. The fluctuating water level, by periodically exposing macrophytes, appears to exert a controlling influence on macrophytes decomposition and, therefore, may indirectly control the availability of certain nutrients in the water column. (p. 21)

De toute évidence, la diminution de l'indice de diversité semble sous-tendre une modification de la composition faunique. Zalom et al (1980) ont déjà démontré, du reste, que les phases de migration observées chez les Dytiscidae peuvent se ramener à des vols en réponse à l'immersion et l'assèchement des étangs. Il semble en effet que "the composition of the Dytiscid fauna in habitats steadily changes as the conditions of life in these habitats change, either by drought or rainfall, diminishing or increasing of food resources, overcrowding or dispersal, or any biotic or abiotic factors which may lead to migration of adults to other water bodies where the conditions of existence are more suitable..." (Galewski, 1971, p. 440). Tout indique donc que l'assèchement progressif des mares s'est traduit par la disparition de certaines espèces. Ce qu'experimentent les cycles d'abondances des principales espèces (fig. 23). On constate ainsi que la seconde phase de mise eau s'est soldée par la disparition totale d'Agabus erichsoni, d'Agabus phaeopterus et d'Hydroporus columbianus. Qui plus est, plusieurs autres espèces, Acilius semisulcatus, Hydroporus fuscipennis, Hydroporus tenebrosus et Hydroporus

striola, jusque là fréquemment rencontrées, ne firent plus l'objet que de rares observations. Du reste, Fernando et Galbraith (1973) ont déjà constaté le même phénomène chez les Hydrophilidae.

Évidemment, la baisse progressive dans la diversité des habitats montre une progression plus ou moins accélérée selon les milieux, c'est ainsi que s'observe une baisse très accentuée dans l'érablière rouge à sapin au moment où, dans la lande à cassandre, les variations se présentent comme beaucoup moins prononcées. Nous sommes d'avis que cet état de faits puisse être attribué à la structure même du fond ainsi qu'à la vitesse d'assèchement des mares. L'érablière rouge à sapin, si elle se présentait comme le plus profond de tous les milieux, n'en demeure pas moins l'étang qui s'est asséché le plus rapidement. Par contre, l'inverse est tout aussi vrai en ce qui concerne la lande à cassandre. Or, il faut savoir que, par son épais tapis de sphaigne, la lande à cassandre ne s'est jamais véritablement asséchée. Ainsi, même avec la disparition de l'eau de surface, les organismes pouvaient trouver refuge dans la sphaigne humide. La typhaie constitue, dans le même ordre d'idée, un autre milieu susceptible d'avoir permis à certaines espèces de mieux supporter l'assèchement. La forte accumulation de débris végétaux contribue, selon toute vraisemblance au prolongement de la phase humide. Ces considérations permettent donc d'expliquer la chute moins accentuée de l'indice de diversité dans ces milieux. Dans l'érablière à sapin par contre, le déclin accéléré du niveau de l'eau semble avoir avantagé certaines espèces, notamment Agabus erichsoni. C'est ce qu'exprime la baisse marquée de l'indice d'équitabilité et la hausse tout aussi prononcée de l'indice de dominance. La diminution de certaines ressources pourrait avoir entraîné une plus grande compétition et favorisé cette dernière espèce au détriment des autres.

Plus haut nous avons parlé du rôle joué par la végétation dans la complexification de l'habitat. Si la baisse progressive du niveau de l'eau se présente comme un élément activant la décroissance de la diversité d'un peuplement, il apparaît que l'évolution progressive de la communauté végétale puisse remplir la fonction inverse. Considérons 2 habitats où la végétation a progressé avec le plus d'intensité: la saulaie et la typhaie. Dans les deux cas, le pic de diversité maximale fut obtenu en juin au moment où la végétation s'était considérablement développée. Nilsson et Dannell (1981) signalent que:

The gradual increase in the submerged vegetation greatly increased the spatial heterogeneity of the habitat... The observed increases in the values for species richness, species diversity and evenness are most likely explicable in terms of the above mentioned changes. (p. 242)

Précisons toutefois que le principal effet du développement de la végétation submergée semble se faire sentir au niveau des populations détritivores. Driver (1977 in Nilsson, 1984, p. 155) ne manque pas de signaler à cet effet que "in semi-permanent prairie ponds the mid stage of the vegetation succession was that with the greatest diversity of chironomids". Bien entendu, ce sont les espèces prédatrices qui, en dernière instance, profiteront de cette situation.

D'autre part, l'évolution de la végétation permet de fournir une explication à la progression plus ou moins accentuée de l'indice de diversité. Dans un habitat comme l'érablière rouge à sapin, pour un, la quasi absence d'une végétation herbacée aquatique implique nécessairement que l'établissement des populations détritivores soit fonction de l'accumulation de débris allochtones au fond de la mare. Pareil habitat nous apparaît pour cette raison sujet à une structuration rapide. Selon la même logique on aurait pu prétendre, à cause de l'épais couvert de

sphaigne, que les milieux sur tourbe puissent supporter un grand nombre d'espèces. Les caractéristiques physico-chimiques et la faible diversité de la végétation nous apparaissent cependant tributaires des faibles diversités que nous y avons relevées. Qui plus est, avec les années, l'accumulation de sphaigne semble concourir à instaurer des conditions homogènes dans ce type d'habitats. C'est semble-t-il ce qui pourrait expliquer le profil dessiné par les différentes valeurs de l'indice de diversité dans la lande à cassandre. Il semble cependant que la caricaie à Carex strictior se soit montrée plus sensible à l'assèchement comme en témoigne son profil de diversité.

Du reste, il ressort de tout évidence de ces considérations que la phase de structuration et de complexification des habitats s'inscrit comme un processus sous-jacent à l'établissement des communautés animales. La seconde phase de mise en eau quoique de courte durée, permet d'ajouter à ces considérations. En l'espace de quelques jours, tous les milieux ont retrouvé des profondeurs proches de celles observées au printemps. La réponse des peuplements face à la remise en eau indique cependant des différences selon les habitats. Dans la typhaie et l'érablière rouge à sapin, il semble en effet qu'un processus de restructuration se soit alors amorcé comme le laisse entendre les variations de l'indice de diversité (fig. 10 b, 11 b). On y observe en effet une progression de l'indice de diversité concurrente à une diminution de l'indice de Simpson. L'indice de dominance permet donc de supposer que, durant une courte période, certaines espèces se soient montrées plus opportunistes et ait occupé ces territoires en plus grand nombre. Dans l'érablière rouge par exemple, Hydroporus levanderi et Hydroporus n.sp. cf. nigellus paraissent quant à eux avoir profité de la disparition de Agabus erichsoni et Agabus phaeopterus (fig. 23 a, b, c, s). La typhaie présente également quelques espèces qui semblent avoir profité momentanément de la phase de remise en eau. On pense

particulièrement à Hygrotus impressopunctatus (fig. 23 f) et Liodessus affinis (fig. 23 p).

La lande à cassandre paraît quant à elle avoir répondu différemment à la remise en eau. Contrairement aux deux milieux précédents, ce sont des valeurs élevées de l'indice de diversité associées à de faibles indices de dominance qui furent obtenues tout au long de cette période (fig. 13 b, c). L'analyse des cycles d'abondance des principales espèces de ce milieu ne permettent de fait de constater que de légères différences dans la composition du peuplement avant et après la période d'assèchement (fig. 23 m, n, q, u, r, s). Ces observations ajoutent donc plus de vraisemblance aux propos voulant que l'accumulation de sphaigne ait contribué au prolongement de la phase humide. Pareille hypothèse avait également été émise en ce qui concerne la typhaie. Nos résultats n'informent pas pour autant cette observation. Il faut croire cependant que l'accumulation de débris organiques dans ce type de milieu ne puisse que contribuer momentanément à prolonger la phase humide.

4.4.2.4 Distribution d'abondance

L'utilisation de l'indice de diversité nous aura donc permis de nous questionner sur la nature des divers habitats concernés par cette étude. Par le biais des modèles de distribution d'abondance, c'est cependant une connaissance plus précise de la structure des peuplements que nous cherchions à obtenir. Ces modèles permettent en effet de s'interroger sur la spécialisation fonctionnelle d'une espèce à l'intérieur d'un peuplement (Ramade, 1984). "La distribution d'abondance des espèces constituant un peuplement demeure du fait même l'image des modalités

par lesquelles l'hypervolume correspondant aux ressources est partagé entre les différentes espèces qui l'occupent" (Ramade, 1984, p. 207).

On ne doit pas s'étonner du non-ajustement de nos distributions d'abondances au modèle de MacArthur. Ce modèle implique en effet que les niches écologiques occupées par les différentes espèces se touchent sans se superposer (Daget, 1976). Considérant la seule dimension de l'alimentation, il était peu probable, pour les Dytiscidae d'un même habitat, qu'on puisse retrouver autant de niches alimentaires que d'espèces. La diversité de chacun des milieux présupposait un chevauchement dans les niches des espèces recensées. Du reste, "dès que l'on considère des échantillons de grande taille qui ont toute la chance d'être représentatifs de la distribution d'abondance dans le peuplement étudié, on constate que le modèle de MacArthur représente en général assez mal les distributions observées" (Daget, 1976, p. 63).

Par ailleurs, les résultats obtenus quant à l'application des modèles de Preston et de Motomura soulèvent un problème fondamental dans l'application des modèles de distribution d'abondance. Il n'existe en effet aucun moyen satisfaisant d'évaluer l'ajustement d'un modèle aux observations. (Pielou, 1975) Aussi, dans la limite des moyens qui sont offerts, pourrions-nous accepter que ces deux modèles théoriques s'appliquent à nos données. Théoriquement, le meilleur modèle demeure tout de même celui qui s'ajuste le mieux aux données (Daget, 1976). Sous cet angle, quelques différences surgissent dans l'application du modèle de Motomura. Sur la base de la règle de Inagaki (1967 in Daget, 1976), on peut tout au plus parler, pour la saulaie et la lande à cassandre, d'un ajustement approximatif. Ce qualificatif introduit une part d'imprécision qui suffit déjà à opposer ces deux habitats à ceux de la typhaie et de l'érablière rouge à sapin. D'autre part, par son

niveau de probabilité de 0,05, le modèle de Preston montre sûrement une plus grande précision dans son ajustement aux distributions d'abondance de chacun des quatre milieux. À la limite, il nous serait donc permis de statuer qu'en phase de complexité maximale, ces quatre habitats présentent une distribution d'abondance proche du modèle de Preston mais que parmi les quatre, la typhaie et l'érablière rouge se distinguent des deux autres, par leur ajustement au modèle de Motomura. Lecordier et Lévesque (1972, in Daget, 1976) ont proposé que la lognormalité des distributions d'abondances implique que les effectifs des espèces dépendent tous d'un même ensemble de facteurs biotiques et abiotiques. Une telle distribution correspond au cas où l'importance relative des ressources utilisées par chaque espèce d'un même peuplement est déterminée par un grand nombre de facteurs se comportant comme autant de variables indépendantes. Elle s'applique donc à des communautés se développant dans des milieux productifs dans lesquels une grande variété de facteurs écologiques permet un partage équilibré des ressources (Ramade, 1984).

Inagaki (1967) a montré qu'une distribution d'abondance ajustée au modèle log-linéaire de Motomura "implique que tous les individus de toutes les espèces aient besoin pour subsister d'une surface minimale rigoureusement égale" (Daget, 1976, p. 33). Ceci laisse donc supposer que la fraction des ressources utilisée par chaque espèce est sensiblement constante pour l'ensemble de la séquence des espèces constituant un peuplement (Ramade, 1984).

L'interprétation écologique associée à l'utilisation des modèles de distribution d'abondance invite à la prudence d'autant plus que les dytiscides adultes ne sont pas les seuls à convoiter les ressources de l'étang. Or, puisque ces modèles sont appliqués sur des peuplements constitués d'espèces de tailles variables, il nous

apparaît peu probable que la fraction des ressources utilisée par Liodessus fuscatus ou Liodessus affinis dont la taille dépasse à peine 2 mm puisse être rigoureusement égale à celle d'Acilius semisulcatus, de Hydaticus modestus ou encore de Hydaticus piceus près de sept fois plus grands que ces derniers. En ce sens, le modèle de Preston paraît mieux adapté à l'ensemble de nos communautés.

Considérant nos données, nous pouvons tout de même soulever que la saulaie et la lande à cassandre paraîsse imposer des contraintes différentes de celles retrouvées dans la typhaie et l'érablière rouge à sapin où deux modèles de distribution d'abondance s'appliquent. Déjà cette constatation va à l'encontre des propos de Larson (1985) qui ne voit chez les coléoptères Dytiscidae, qu'une faible influence des interactions interspécifiques sur la structure des peuplements. Dans la mesure où les espèces apparaissent dans des milieux productifs, il lui apparaît difficile de concevoir qu'il puisse exister des limites dans l'approvisionnement en nourriture ou même une quelconque compétition interspécifique pour les ressources. Cet argument nous apparaît cependant difficile à supporter. Compte tenu de la grande diversité d'un milieu comme la typhaie, (26 espèces) et considérant du même coup que la majorité des espèces récoltées se voulait de petite taille et de taille modérée (3-10 mm), il nous semble inévitable que s'instaure une forme de compétition interspécifique pour le partage des ressources. Zimmerman (1960) paraît partager également cette opinion dans son étude sur les quatres espèces du genre Laccophilus présentes en Indiana: "The assumption is, therefore, that these species compete with one another to some extent and affect each other's existence." p. 141.

Plus haut (4.4.2.3) nous avons soulevé le fait que l'assèchement pouvait avoir engendré un déséquilibre dans les divers peuplements étudiés. En ce sens, on peut

supposer que nous devrions observer également des modifications dans les distributions d'abondance de ces habitats. Nous avons ainsi choisi d'appliquer les mêmes modèles mais cette fois, en incorporant à la phase de complexité maximale l'échantillon suivant qui coïncide avec le début de la phase d'assèchement. Le modèle de MacArthur ne s'adaptait toujours pas. Par ailleurs, le modèle de Motomura ne s'appliquait plus à la distribution d'abondance de l'érablière rouge à sapin et il présentait un ajustement approximatif en relation avec les trois autres habitats. Enfin, le modèle de Preston demeurait toujours ajusté aux distributions de la saulaie et de la lande à cassandre mais ne s'appliquait plus aux deux autres milieux. À la lumière de ces résultats, il semble donc que la phase d'assèchement ait entraîné des modifications dans la structure des communautés de la typhaie et de l'érablière rouge à sapin. Cette observation se veut particulièrement intéressante pour la typhaie. L'utilisation des indices de diversité (4.4.2.3) n'avait-elle pas laissé entendre que la forte accumulation de débris organiques paraissait stabiliser l'habitat en période d'assèchement? Au-delà de cette stabilité il est donc permis de se demander si l'assèchement ne s'y est pas traduit par une modification des relations interspécifiques relativement au partage des ressources? La diminution des ressources disponibles, ne pourrait-elle avoir entraîné le départ d'espèces présentant une aptitude pour le vol, les Dytiscinae par exemple? Galewski, (1971) a déjà suggéré qu'un habitat comme la saulaie se distinguait de la typhaie par l'absence de Dytiscinae, à l'exception des espèces du genre Acilius. Nos résultats indiquent que la majorité des Dytiscinae récoltées le furent dans la typhaie. Leur nombre paraît cependant trop restreint pour avoir modifié à ce point l'application des modèles. Il est possible que d'autres espèces présentes dans la typhaie, proposent également une aptitude pour le vol. Cette question demeure cependant trop peu approfondie pour permettre la justification de notre hypothèse.

L'utilisation des modèles de distribution d'abondance laisse donc entendre qu'il existe dans nos habitats des conditions d'existence qui permettent de les opposer entre eux. Cette constation se veut d'autant plus intéressante qu'elle ajoute aux arguments contribuant à distinguer la saulaie et la typhaie. Dans la mesure où la saulaie demeure un milieu nettement moins diversifié que la typhaie (4.4.2.2), il semble logique que les rapports interspécifiques qui s'y soient instaurés diffèrent de ceux prévalant dans des habitats comme la typhaie. Il est permis de se demander s'il ne s'agit pas ici d'un facteur qui puisse intervenir dans le choix d'habitats de certaines espèces.

4.5 Phénologie

4.5.1 Résultats

Dans une approche phénologique, il importe que le nombre de spécimens soit suffisamment important pour que se dessinent des profils dont on puisse discuter. C'est pour cette raison que notre discussion ne portera que sur les 20 espèces les plus abondantes que nous avons récoltées. De plus, de manière à faciliter la présentation des résultats, il nous est apparu plus pertinent de discourir des espèces en association avec des groupes de milieux. La section 4.3 nous aura permis en ce sens de distinguer trois types de milieux: le complexe tourbière, auquel peut maintenant se greffer la pessière, le complexe saulaie-typhaie et l'érablière rouge à sapin. Cet arrangement d'habitats permet en général un regroupement assez précis d'espèces. De fait, les seules qui ne respectent pas cette délimitation sont: Hydroporus n. sp. cf. nigellus, et, à un degré moindre, Hydroporus tristis que se partagent l'érablière rouge à sapin et la tourbière; Hydroporus fuscipennis et Acilius semisulcatus, de même que Liodessus affinis et Hydroporus tenebrosus qu'on

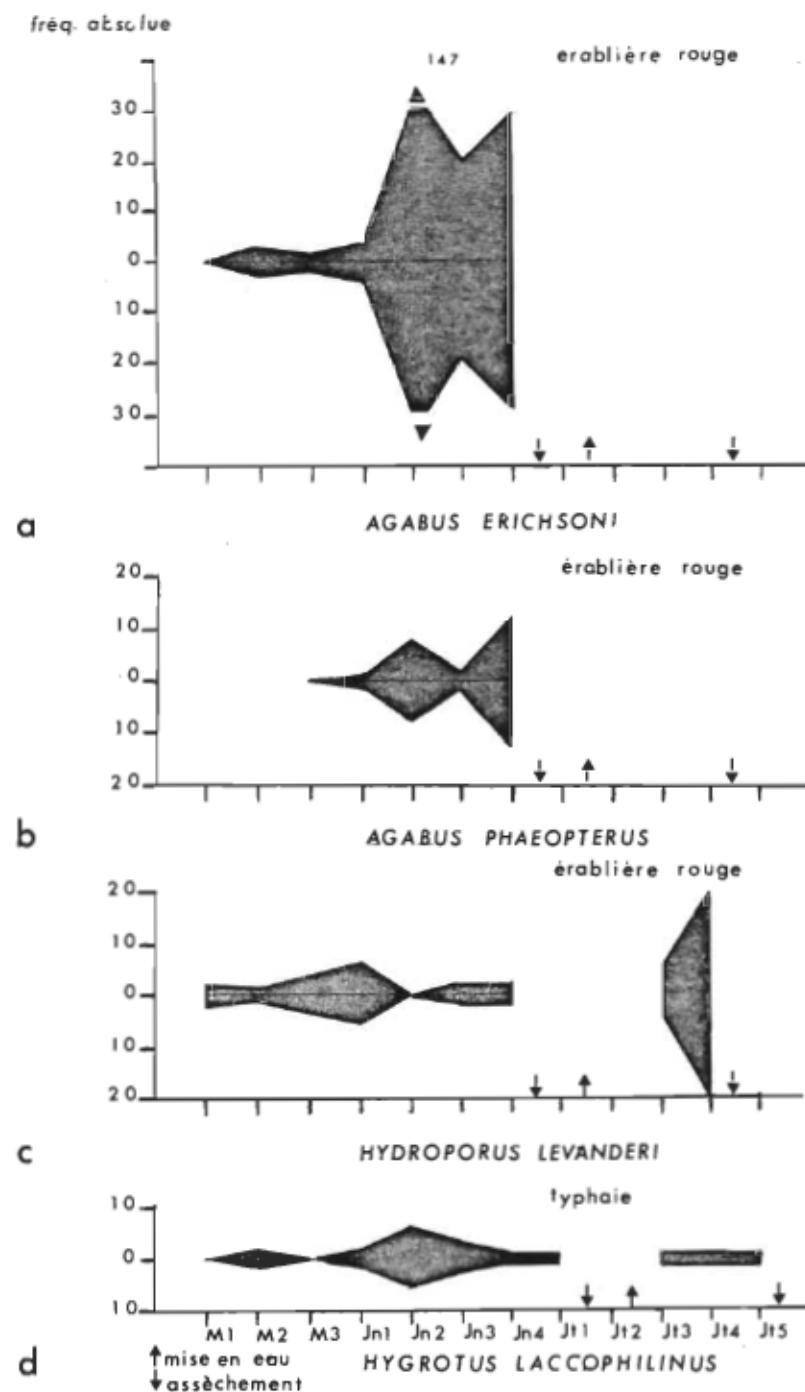


Figure 23. Cycles d'abondances des principales espèces de Dytiscidae récoltées en Basse-Mauricie durant l'été 1984.

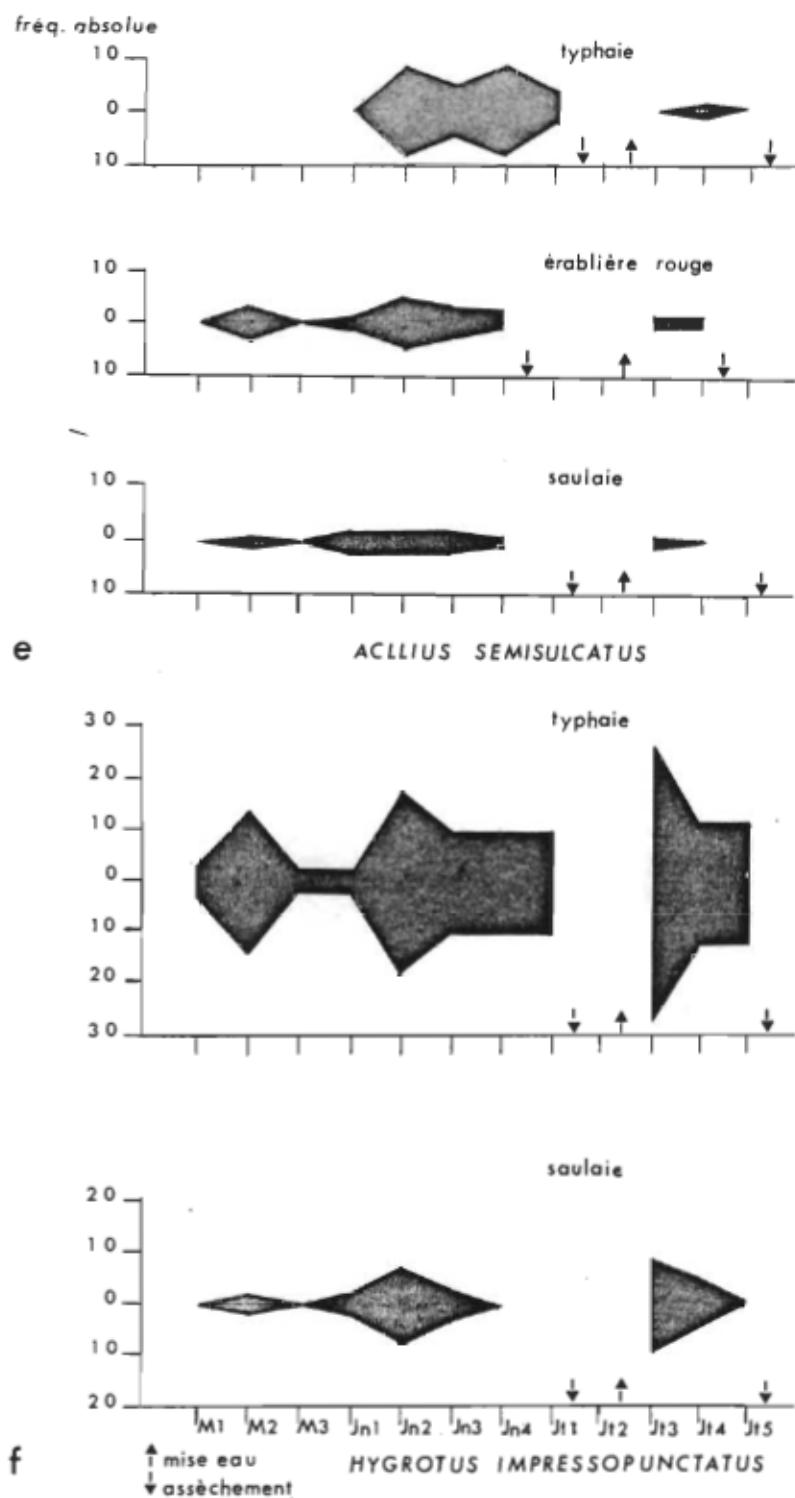


Figure 23. (suite)

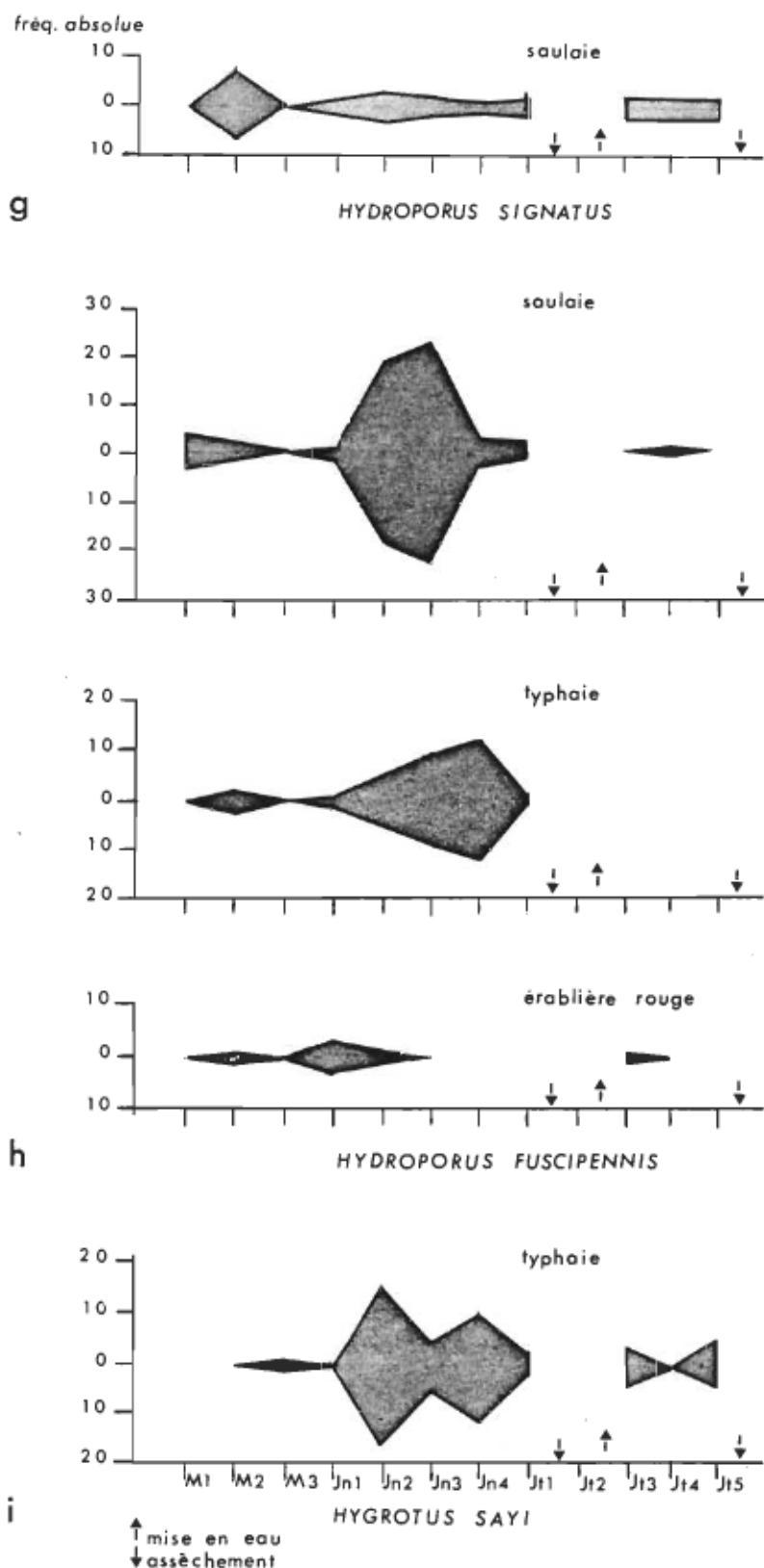


Figure 23. (Suite)

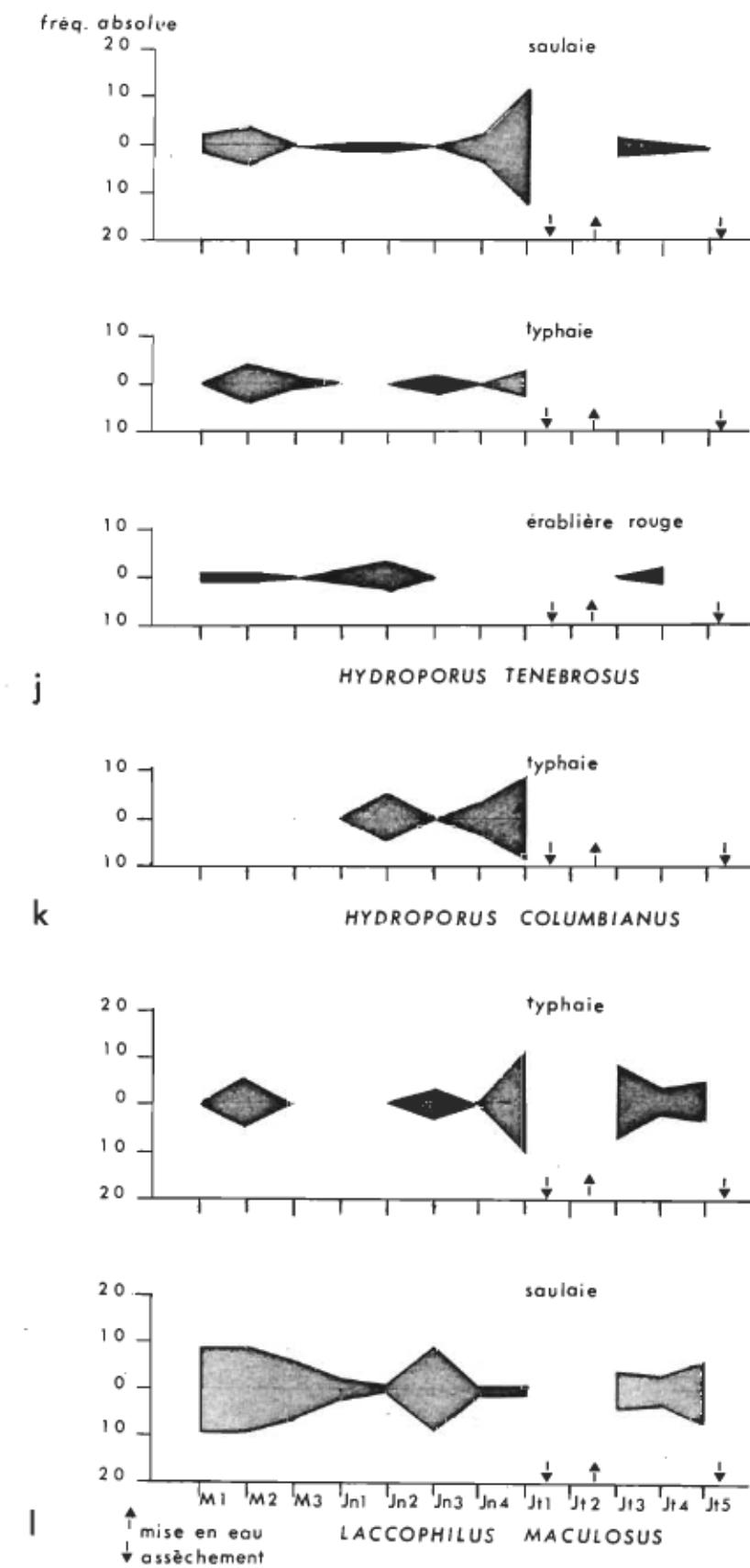


Figure 23. (Suite)

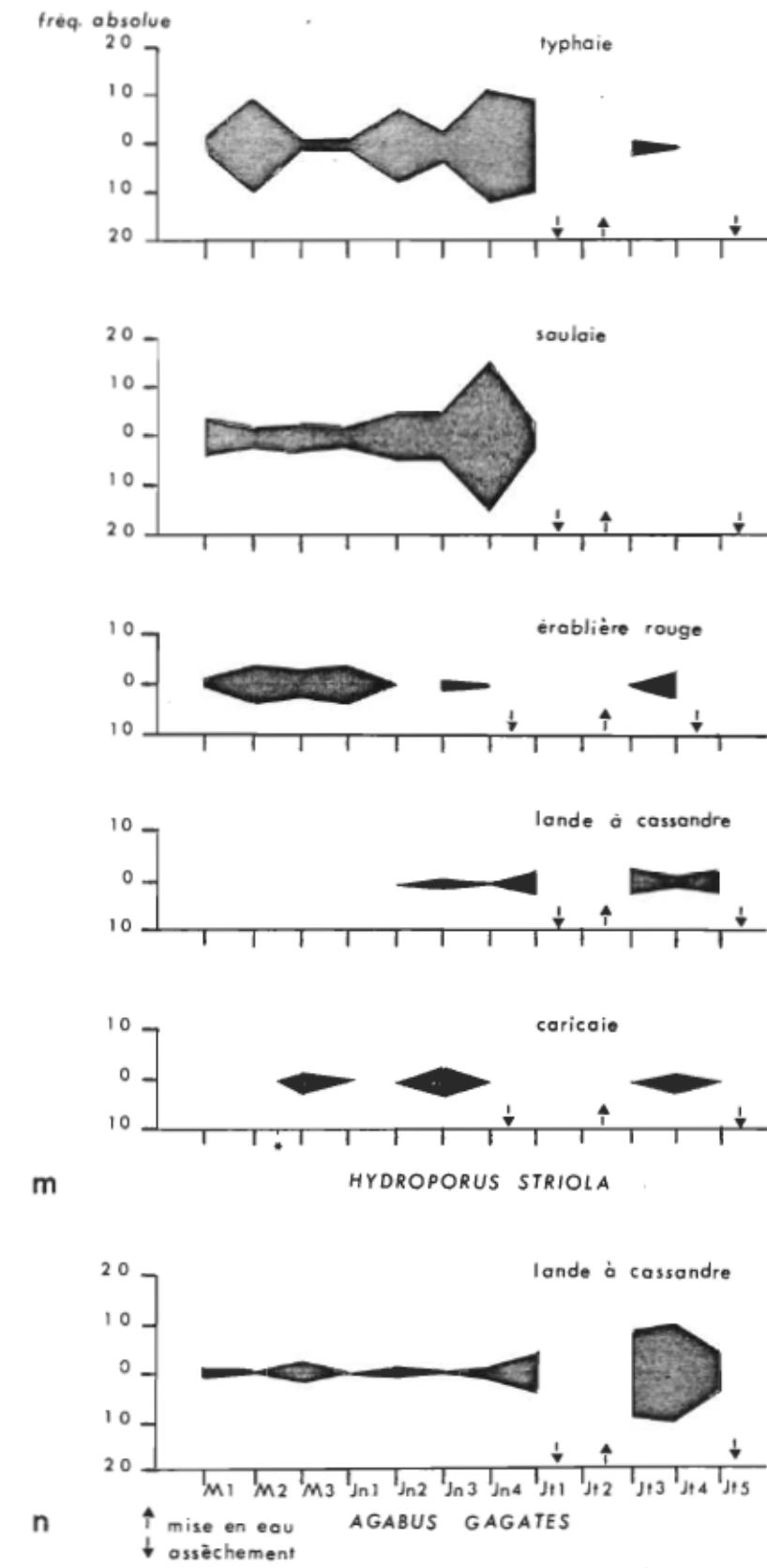


Figure 23. (Suite)

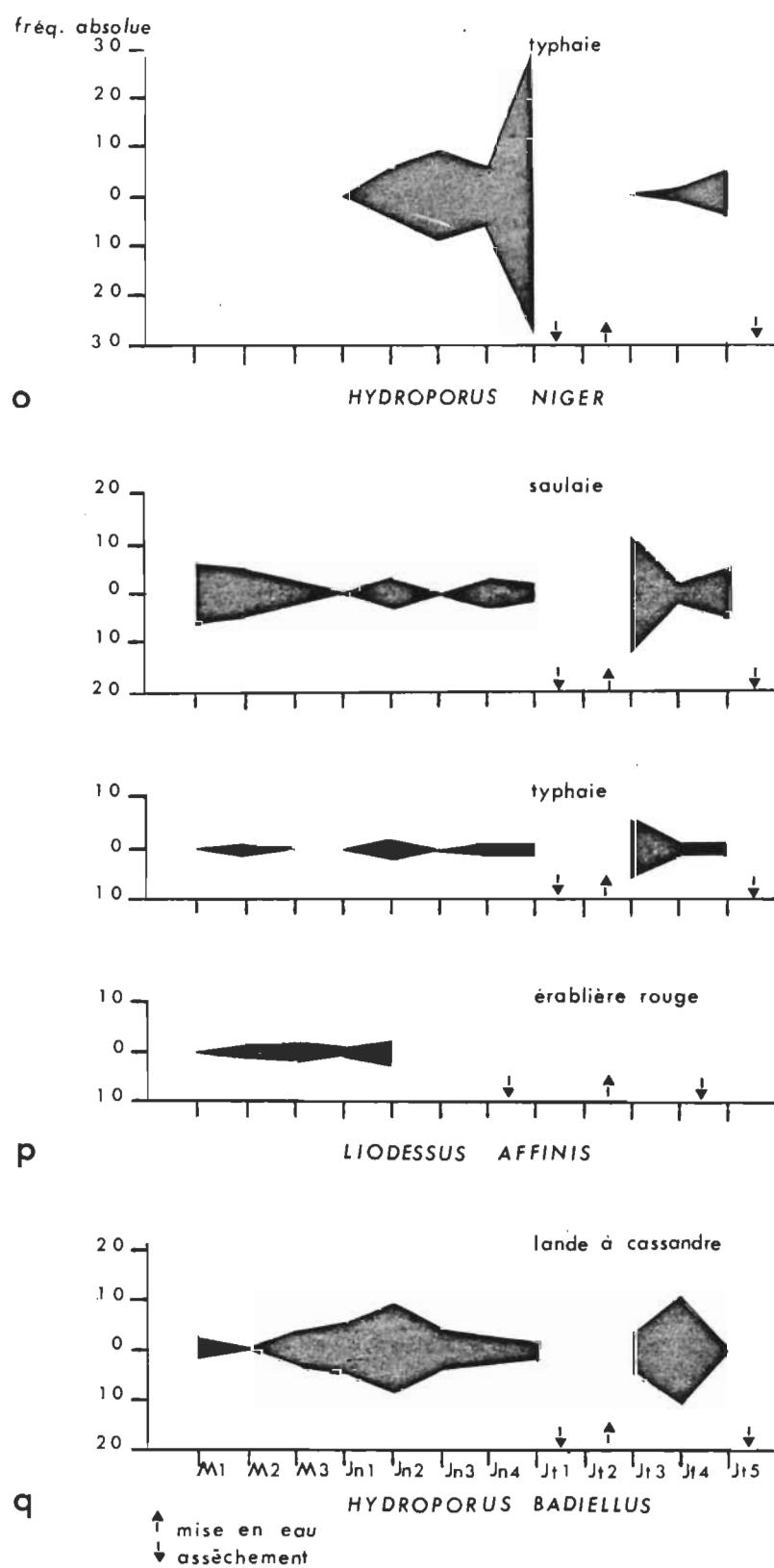


Figure 23. (Suite)

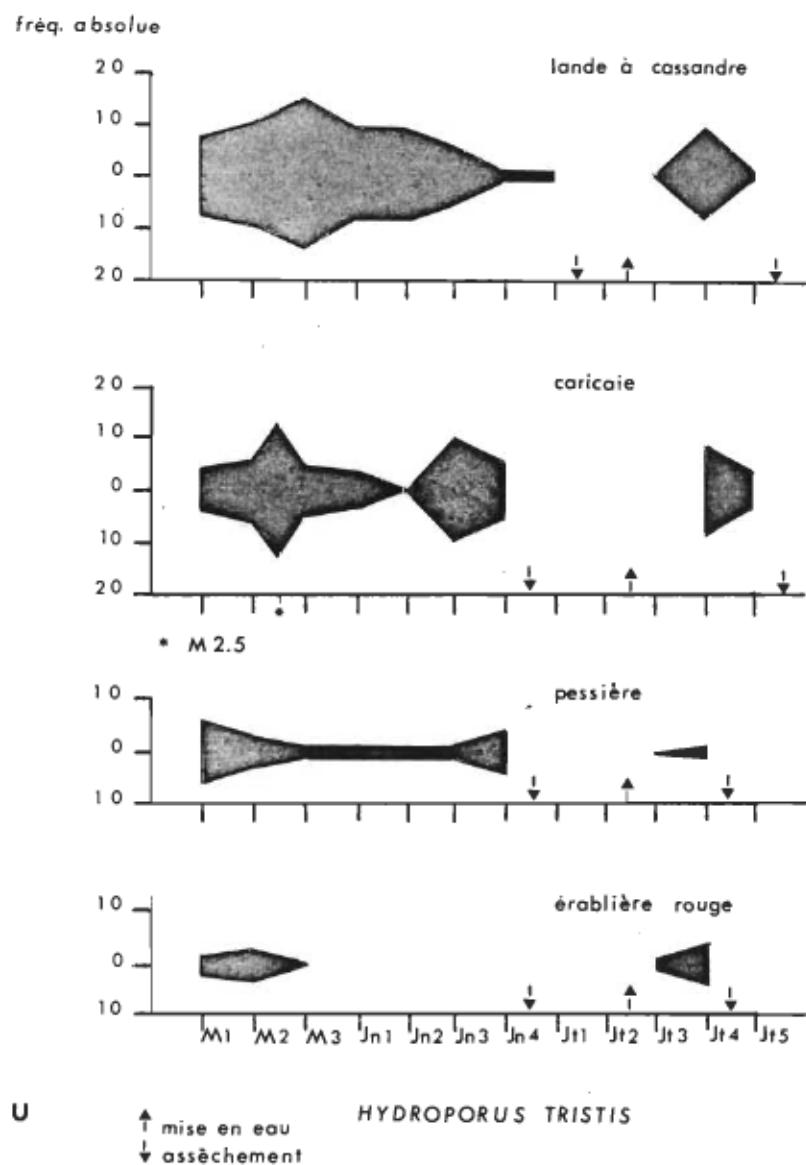


Figure 23. (Suite)

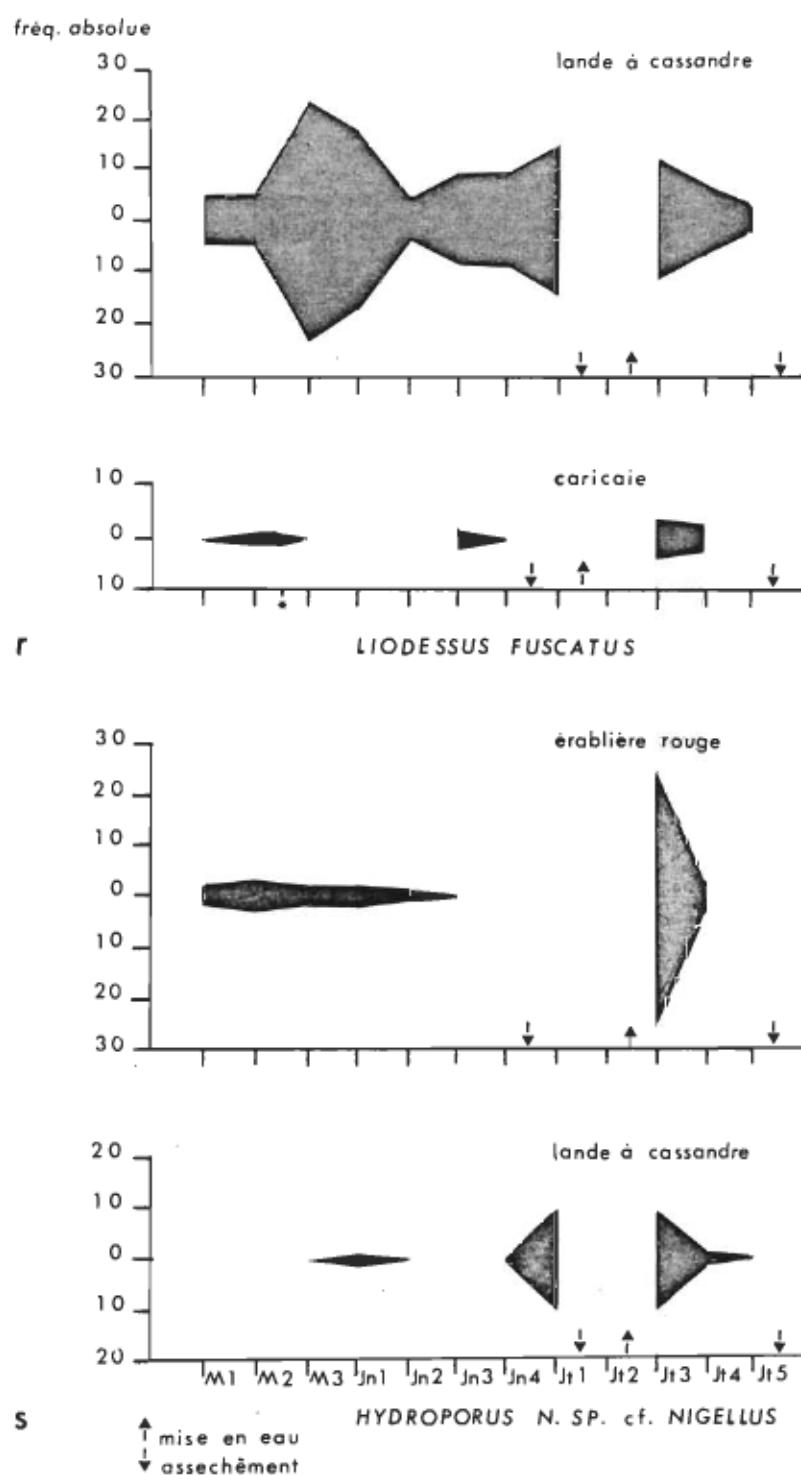


Figure 23. (Suite et fin)

retrouve à la fois dans l'érablière rouge à sapin et le complexe saulaie-typhaie; enfin, Hydroporus striola qui se rencontre dans chacun de ces trois types d'habitat.

4.5.1.1 Le complexe tourbière

Cinq espèces se veulent typiquement associées aux milieux sur tourbe: Hydroporus tristis, Hydroporus n. sp. cf. nigellus, Hydroporus badiellus, Agabus gagates et Liodessus fuscatus. Ce qu'il faut pourtant relever chez ces espèces c'est qu'elles ne se présentent pas de la même façon en terme de fréquence absolue. Hydroporus tristis (fig. 23u), pour un, montre une abondance plus marquée en début de saison, abondance qui diminue dans chacun des milieux jusqu'à la première phase d'assèchement. La caricaie à Carex strictior montre la seule exception à ce patron dans la mesure où on y observe une recrudescence du nombre d'individus à partir de la troisième séquence de juin (Jn3). Enfin, il importe de souligner que Hydroporus tristis fut récolté lors de la remise en eau dans des proportions semblables à celles du début de saison.

Liodessus fuscatus (fig. 23r) montre un patron d'abondance qui n'est pas sans rappeler le précédent. On y retrouve ainsi un pic d'abondance à la troisième séquence de mai (M3) suivi d'une diminution des effectifs jusqu'à Jt1, moment marqué d'une légère recrudescence. L'espèce continue d'être abondante après la remise en eau.

Hydroporus badiellus (fig. 23-q) se comporte toutefois différemment des deux autres. Alors qu'il se montre quasi absent durant la période de mai, on note une légère augmentation des effectifs qui se traduit par l'obtention d'un pic peu marqué à la deuxième séquence de juin (Jn 2). Ce pic est ensuite suivi d'une nouvelle baisse

des effectifs et ce n'est qu'après la remise en eau que s'obtiendra un nouveau pic d'abondance.

Enfin, par leur profil d'abondance, Hydroporus n. sp. cf. nigellus et Agabus gagates (fig. 23 s et n) se distinguent nettement des trois autres. Alors que la période de mai et juin se traduit par de faibles récoltes de ces deux espèces, on observe en juillet une hausse considérable des effectifs. Chez Hydroporus n. sp. cf. nigellus, il faut souligner que cette hausse débute juste avant la première phase d'assèchement en tourbière et se continue lors de la remise en eau. Ce pic est d'autant plus significatif qu'il s'apparente à celui observé pour cette même espèce dans l'érablière rouge à sapin.

4.5.1.2. Érablière rouge à sapin

Quatre espèces offraient ici des abondances qui les rendaient intéressantes sur le plan phénologique: Hydroporus n. sp. cf. nigellus, dont nous venons de relater la présence en milieux sur tourbe, Hydroporus levanderi, Agabus erichsoni et Agabus phaeopterus.

Agabus erichsoni (fig. 23 a), tout en présentant des abondances de loin plus importantes que celles d'Agabus phaeopterus, n'en suscite pas moins un patron de distribution qui s'apparente à celui de cette espèce (fig. 23 b). Ainsi, jusqu'à la seconde séquence de juin, (Jn 2), ce n'est que très peu d'individus de ces deux espèces qui furent capturés. Durant le reste de juin s'observe cependant une hausse remarquable des effectifs. Puis avec l'assèchement, aucun autre spécimen ne devait être récolté.

Hydroporus levanderi (fig. 23 c) montre quant à lui, une distribution d'abondances qui s'apparente à celle observée pour Hydroporus n. sp. cf. nigellus (fig. 23 s). Très peu abondante en mai et juin, cette espèce présente une nette augmentation du nombre d'individus lors de la remise en eau de juillet.

4.5.1.3. Complexe Saulaie-Typhaie

La saulaie et la typhaie, on l'a dit, offrent la particularité de partager plusieurs espèces. Les espèces concernées par nos considérations sont: Hygrotus impressopunctatus, Hygrotus laccophilinus, Hydroporus signatus, Hydroporus fuscipennis, Hydroporus tenebrosus, Hydroporus striola, Laccophilus maculosus, Acilius semisulcatus, Hydroporus columbianus, Hygrotus sayi, Hydroporus niger et Liodessus affinis.

De toutes les espèces que nous venons d'énumérer, Hygrotus impressopunctatus présentent les plus fortes abondances. La saulaie et la typhaie partagent à son égard des profils semblables (fig. 23 f) avec un premier pic d'abondance à la deuxième séquence de juin (Jn 2) et un second après la remise en eau. La coincidence de ces pics ne doit cependant pas masquer un autre pic observé lors de la deuxième séquence de mai dans la typhaie. Soulignons également les fortes abondances observées durant toute la période de juin dans la typhaie.

Même si on observe quelques spécimens dans l'érablière rouge à sapin, c'est toutefois dans la saulaie et la typhaie que se retrouvent les abondances significatives de Hydroporus fuscipennis (fig. 23 h). Ce qui ne manque pas de frapper dans ces deux milieux, c'est la grande ressemblance qui se dégage de leur distribution d'abondance. La plupart des spécimens ne furent en effet capturés que durant la

période couverte par les trois dernières séquences de juin. Acilius semisulcatus (fig. 23 e) présente à peu près le même profil, tout au moins pour la typhaie, où il fut récolté en plus grande abondance.

Laccophilus maculosus (fig. 23 l) montre pour les 2 habitats des abondances marquées en début de saison suivies d'une baisse graduelle dans les effectifs jusqu'à la troisième séquence de juin. Alors s'amorce une légère augmentation de l'abondance de l'espèce dans la saulaie. Dans la typhaie, ce deuxième pic précède l'assèchement de l'étang. Lors de la remise en eau, cette espèce fut encore récoltée dans des proportions importantes.

Hydroporus striola (fig. 23 m) fut retrouvé dans 5 des 6 milieux analysés. C'est toutefois au sein de la saulaie et de la typhaie qu'il fut le plus souvent rencontré. Dans l'ensemble, son cycle d'apparition montre des différences entre ces deux habitats. Dans la typhaie, le début de saison se marque d'un pic d'abondance suivi d'une chute importante jusqu'à la deuxième séquence de juin (Jn 2). L'espèce redevient alors abondante jusqu'à l'assèchement du milieu. Ce deuxième pic d'abondance fut également observé dans la saulaie ce qui permet de rapprocher ces deux milieux. Il faut cependant y noter l'absence de pic en début de saison. Cette espèce fut rarement rencontrée lors de la seconde phase de mise en eau.

Liodesmus affinis (fig. 23 p) se partage aussi entre trois milieux. Plus fréquente dans le complexe saulaie-typhaie, l'espèce montre un pic d'abondance très tardif qui s'actualise avec la remise en eau.

Parmi les espèces caractéristiques de la saulaie et de la typhaie, il en est trois qui demeurent strictement liées à la typhaie: Hydroporus columbianus (fig. 23 j), Hygrotus sayi (fig. 23 i) et Hydroporus niger (fig. 23 o). Ces trois espèces présentent également la particularité de n'apparaître de façon significative qu'à la deuxième séquence de juin (Jn 2) pour connaître leur maximum d'abondance durant la période couvrant la deuxième séquence de juin et la première de juillet, avant l'assèchement.

Enfin, reste trois espèces qui ont en commun d'être peu ou pas significatives sur le plan phénologique. Hygrotus laccophilinus (fig. 23 d) et Hydroporus signatus (fig. 23 g) furent en effet récoltés uniformément tout au long de la saison d'échantillonnage. C'est ce qu'exprime la distribution monotone de leur fréquence absolue. Enfin, Hydroporus tenebrosus (fig. 23 j) présente à peu près le même profil à l'intérieur des trois habitats où il fut récolté sauf peut-être le léger pic d'abondance observé dans la saulaie dans la première séquence de juillet (Jt 1).

4.5.2 Discussion

Il convient d'être prudent dans les conclusions à tirer des profils phénologiques que nous venons de tracer. C'est que plusieurs difficultés vont à l'encontre de pareilles considérations, dont la principale demeure liée à la carence de travaux de nature écologique. Pis encore, le manque de connaissances quant au cycle vital des coléoptères Dytiscidae se double du fait que tout en présentant un stade adulte aquatique certaines espèces peuvent survivre plus d'une année (Balduff, 1935). Comment dès lors analyser la présence de l'adulte? Peut-on véritablement parler d'un pic lié à l'émergence d'adultes? Faut-il plutôt y voir la conséquence d'un phénomène migratoire en relation avec l'activité reproductrice ou encore le

résultat de modifications subies par l'habitat? Il est certain qu'une connaissance plus approfondie de la biologie des larves pourrait fournir quelques réponses à ces interrogations. Sauf, que la rareté des travaux taxinomiques ayant concerné les larves nous constraint le plus souvent à négliger cette composante des peuplements naturels.

Notre démarche nous aura tout au moins permis de mettre en relief des patrons d'abondance qui méritent considération. Nous avons en effet constaté que les principales espèces ne présentaient pas toujours des séquences d'apparition comparables. On retrouve ainsi des espèces plus précoces: Hydroporus tristis, Liodesmus fuscatus, Hygrotus impressopunctatus et Laccophilus maculosus. Ces espèces offrent également la particularité de présenter un second pic d'abondance associé à la deuxième phase de mise en eau. On rencontre ensuite un certain nombre d'espèces dont la phase d'expansion coïncide avec l'avènement de juin. On aura reconnu ici, Hydroporus badiellus, Agabus erichsoni, Agabus phaeopterus, Hydroporus fuscipennis, Hydroporus columbianus, Hydroporus niger, Hygrotus sayi et Acilius semisulcatus. Hydroporus striola, quoique de façon différente, pourrait être associé à ce groupe d'espèces. Enfin on retrouve d'autres espèces qualifiées d'espèces tardives dans la mesure où leur pic d'abondance est apparu à la fin de la saison d'échantillonnage. Ce sont: Hydroporus n.sp. cf. nigellus, Agabus gagates, Hydroporus levanderi et Liodesmus affinis. Pareils résultats, on en conviendra, ne peuvent que suggérer une succession temporelle chez les espèces exploitant un même biotope. Les successions d'espèces ne sont cependant pas strictement les mêmes selon les habitats. C'est ainsi que nous retrouvons des espèces précoces (Agabus erichsoni, Agabus phaeopterus) et des espèces tardives (Hydroporus levanderi et Hydroporus n.sp. cf. nigellus) dans l'érablière rouge à sapin alors que s'observent des espèces précoces (Hygrotus impressopunctatus) et de mi-saison

(Hydroporus fuscipennis, Hydroporus columbianus, Hydroporus niger, Hygrotus sayi) dans la typhaie. La lande à cassandre et la saulaie présentent quant à elle les trois types d'espèces. Dans le premier habitat on retrouve Hydroporus tristis et Liodessus fuscatus comme espèces précoce, Hydroporus badiellus à la mi-saison et Agabus gagates à titre d'espèces tardives. Dans la saulaie, Laccophilus maculosus s'est montré plus abondant au printemps, Hydroprorus fuscipennis à la mi-saison et Liodessus affinis à la fin de la saison.

Les milieux temporaires, par la richesse de la faune qui les caractérise, constituent des habitats recherchés par la plupart des coléoptères aquatiques. Ils constituent en effet des milieux très dynamiques à l'intérieur desquels peuvent s'observer des successions annuelles d'espèces (Young, 1960). Fernando (1960, p. 115) a déjà démontré que "certain species of aquatic insects are found colonizing small bodies of water and have seasonal movements into these habitats when feeding and breeding take place". C'est aussi ce qui relève Young (1960) en constatant que:

The greater part of the list of species of any temporary pond... is largely composed of species which migrate in from habitats in the surrounding area... some of these migrants are present only as adults and perhaps only fortuitously; others which find suitable breeding places in the pond persists for longer period. (p. 163)

Deux grands motifs semblent donc animer le déplacement des coléoptères aquatiques: la reproduction et l'alimentation. Ces deux aspects constituent, à notre sens, autant de réponses permettant d'expliquer les pics d'abondance que nous avons relevés. On peut se demander cependant si la reproduction ne constitue pas, des deux, le facteur prépondérant d'une migration massive. Un argument qui milite

en faveur d'une telle constatation pourrait être la nécessité de voir augmenter la probabilité de rencontre entre les individus d'une même espèce. Cette nécessité ne s'impose pas aux individus en quête de nourriture. Voilà qui pourrait justifier la récolte sporadique de certaines espèces. Pareille hypothèse, dans la mesure où nous l'assumons comme justifiée, invite donc à penser que pour chacune des espèces dont nous avons discuté, les pics d'abondance pourraient correspondre à une phase de reproduction ou d'émergence. Dans un même ordre d'idée, Hydroporus signatus, Hygrotus laccophilinus et Hydroporus tenebrosus par leur profil d'abondance monotone pourraient constituer des espèces en quête de nourriture.

Il est intéressant de noter que le stade larvaire semble également influencer le cycle d'abondance des adultes. Barman (1972) constate à cet effet chez Hydroporus undulatus:

When adults collected... began to lay eggs in laboratory subsequent attempts to obtain additional adults material... revealed that this species had undergone a sharp decline in number... (p. 53)

Dans ses considérations sur les Dytiscidae de la région de New York, Barman (1972) analyse certaines espèces qu'on retrouve dans la présente étude. Au sujet de Laccophilus maculosus l'auteur rapport avoir récolté des larves du troisième stade de la fin avril jusqu'à la mi-août avec un cycle d'abondance beaucoup plus marquée de la fin mai jusqu'en juin. Considérant les délais qui existent entre cette région et la nôtre, on peut tout de même relever une coincidence dans l'apparition des stades larvaires puisque c'est à la fin mai que nous avons observé les premières larves de cette espèce. Par ailleurs, un coup d'oeil à la figure 231 permet de constater que cette espèce présentait deux pics d'abondance: en début et en fin de saison

d'échantillonnage. Parlant du genre Laccophilus, Wiggins et al (1980) précisent que les espèces de ce genre migrent dès le printemps vers des étangs temporaires afin d'assurer la reproduction. Or, il semble que dès l'apparition des larves, les adultes soient amenés à disparaître de l'habitat; la compétition avec les différents stades larvaires s'en trouve réduite. C'est du moins ce que laisse entendre les propos de Barman (1972) qui rapporte avoir très peu récolté d'adultes en présence d'un grand nombre de larves. Sur la base du cycle d'abondance de Laccophilus maculosus, on peut tenter d'expliquer le profil des espèces qui comme cette dernière, présentent deux pics d'abondance. Le pic printannier serait lié à l'activité de reproduction. S'ensuivrait un déclin des populations occasionné soit par une migration massive ou par la mort des adultes ayant hiverné. Enfin le pic plus tardif pourrait coïncider avec la phase d'émergence (Zimmerman, 1960).

Le second groupe d'espèces associait les espèces qualifiées de mi-saisonnères. Parmi elles, Agabus erichsoni est reconnue par certains comme traversant la période de l'hiver au stade oeuf (James, 1969; Wiggins et al, 1980) et, par d'autres, au stade adulte (Larson, 1975; Larson et Nilsson, 1985). Si l'on s'avérait juste que "the eggs hatch in early springs after being subjected to 0°C", (Barman, 1972, p. 76), nous pourrions dès lors concevoir que le pic d'abondance de juin soit associé à une phase d'émergence. Barman (1972) rapporte avoir récolté des deuxième et troisième stade aussi tôt que le 1^{er} et le 8 mai dans la région de New York. Ces observations permettent donc d'appuyer notre hypothèse. Par ailleurs, l'absence d'adultes durant la phase larvaire pourrait aussi être justifié par la pression migratoire exercée par les larves sur les adultes ou encore par la mort des adultes ayant hivernés. Considérons Hydroporus niger, retrouvé également dans le groupe d'espèces de mi-saison. "Adults of the species was collected... only after the peak in larval abundance had occurred" (Barman, 1972, p. 61). Encore une fois,

ces observations suggèrent que le pic d'abondance que nous avons observé pour cette autre espèce soit lié à l'émergence des adultes. Pareille généralisation paraît donc acceptable pour l'ensemble des espèces mi-saisonnières. Toutes ces espèces pourraient donc se reproduire tôt au printemps ou même passer l'hiver sous forme d'oeuf.

Reste maintenant à considérer le groupe des espèces plus tardives. Comment expliquer ces divers pics d'abondance à un moment où les milieux sont tous sur le point de s'assècher? Si on suppose qu'il s'agit là d'une phase migratoire en vue de la reproduction, on se voit forcer de constater, à l'encontre des propos de Wiggins et al (1980), que ces espèces se sont montrées incapables de détecter la phase humide de durée suffisante pour le développement de leur progéniture. Par contre, s'il devait s'agir d'une phase d'émergence, comment expliquer l'absence d'adultes durant une aussi longue période. En supposant qu'ils se soient reproduits avant que ne débute notre échantillonnage il faudrait alors envisager une quelconque adaptation ayant permis un développement plus lent de l'oeuf ou de la larve. Ce n'est visiblement qu'en approfondissant la biologie de ces espèces qu'on trouvera réponses à ces questions.

CHAPITRE V

CONCLUSION

Jusqu'à présent, les Dytiscidae du Québec n'avaient toujours été abordés que par le biais d'inventaires fauniques plus larges concernant l'ensemble des coléoptères (Brown, 1930 à 1937; Chagnon, 1940; Chagnon et Robert, 1962; Laroche, 1979), ou encore par les récoltes de quelques entomologistes amateurs. Constatant la grande diversité et le rôle écologique de cette famille dans les milieux d'eau douce, nous avons décidé d'entreprendre une étude sur les dytiscides de la Basse-Mauricie.

Sur le plan faunistique, nos considérations auront permis d'apporter de nombreuses corrections à la liste publiée antérieurement par Laroche (1979). Parmi les 58 espèces que nous avons récoltées, une nouvelle espèce mondiale, Hydroporus n. sp. cf. nigellus et, jusqu'à preuve du contraire, une nouvelle mention canadienne, Hygrotus sylvanus, portent à 139 le nombre des espèces québécoises de Dytiscidae. Il faut en outre ajouter qu'avec les 78 espèces maintenant connues en Basse-Mauricie, nous détenons, selon toute vraisemblance, une image relativement complète des espèces qui pourraient se retrouver en zone tempérée. Ces premières constatations ne permettent cependant pas d'ignorer la quasi absence d'informations concernant la distribution des Dytiscidae au Québec. Il serait donc des plus intéressants que soient entreprises des prospections qui puissent favoriser la mise en relief de variations latitudinales et longitudinales dans les patron de répartitions des diverses espèces du territoire québécois. Cet aspect se veut d'autant plus

intéressant que les Dytiscidae se présentent comme une famille relativement cosmopolite ce qui ouvre la voie à des considérations phylogénétiques intéressantes.

Nos propos de nature écologique revêtent aussi leur part d'intérêt compte tenu de la quasi absence de travaux du genre concernant les Dytiscidae nord-américains. On s'en souviendra, l'hypothèse principale de cette étude établissait que, pour chaque niveau de végétation caractérisé par un type de sol, une végétation et des conditions physico-chimiques particulières, devrait correspondre une composition typique en dytiscides adultes. Cinq types d'habitats furent ainsi soumis à notre analyse. Les résultats obtenus s'avèrent intéressants sous différents aspects. D'abord parce qu'ils permettent de croire qu'on puisse dorénavant appliquer cette méthode dans la cartographie des habitats à dytiques. Le principal obstacle qui s'oppose à toute généralisation demeure cependant l'approche stationnelle privilégiée dans cette étude. Pour que soient confirmés nos observations, il faudrait analyser plusieurs habitats d'un même niveau de végétation et de niveaux différents. Reste que nos résultats demeurent probants. Lorsqu'on constate que des systèmes écologiques aussi semblables que la saulaie et la typhaie se distinguent par la composition globale de leur communauté, en dépit de nombreuses espèces communes, on peut présumer de l'efficacité de la méthode. Nos résultats demeurent également intéressants dans la mesure où ils laissent supposer que les Dytiscidae adultes sélectionnent un type particulier d'habitats qu'ils caractériseraient par leur présence et leur abondance. C'est ce que reflèteraient les classes d'espèces relevées dans nos propos. Que ces habitats soient caractéristiques de ces espèces, on ne saurait l'affirmer sans la prospection de multiples habitats.

Dans la mesure où certaines espèces ont, de toute évidence, privilégié, parfois strictement, certains milieux, il nous fallait considérer certains facteurs biotiques et abiotiques dans l'explication de ce phénomène. C'est ce que nous avons tenté d'analyser par le biais de la diversité et des distributions d'abondance. La structure du fond des mares, le type de végétation, le caractère ouvert ou fermé des habitats, et, à un moindre degré, la conductivité et l'acidité, semblent participer à l'instauration de conditions locales qui influent directement ou indirectement sur la diversité des peuplements de dytiscides. Sous un aspect temporel, l'assèchement progressif des mares et le développement de la végétation herbacée aquatique ou semi-aquatique paraissent constituer deux forces susceptibles d'agir directement et avec emphase sur la composition des peuplements de milieux temporaires. Les Dytiscidae nous sont apparus sensibles à ces éléments structuraux de leur environnement. On peut donc y trouver confirmation aux propos de Galewski (1971) pour qui les facteurs structuraux demeurent les plus susceptibles d'expliquer la répartition des coléoptères Dytiscidae. Mais il y a sûrement plus.

L'analyse des relations espèces-milieux ne serait pas complète si elle n'incluait pas la reconnaissance de ce que, pour une espèce donnée, le milieu avec lequel elle interagit n'est pas composé uniquement de variables physiques mais aussi des autres espèces avec lesquelles elle est en interaction positive ou négative. (Legendre et Legendre, 1979, Tome 2, p.80.)

C'est cet aspect plus fin de la structure des communautés que nous avons tenté d'aborder en utilisant les modèles de distribution d'abondance. Il nous auront permis de dégager entre les milieux des différences qui ajoutaient aux éléments déjà discuté. Encore une fois, saulaie et typhaie furent-elles présentées comme deux habitats distincts. Il nous est donc apparu que chacun des milieux analysés

proposait des conditions d'existence fort différentes, conditions que les adultes étaient en mesure de saisir, puisqu'ils les occupaient d'une telle façon qu'on puisse y observer des compositions fauniques particulières. C'est ce qui nous autorisait à parler de préférence dans le choix de l'habitat. La compréhension d'un tel phénomène demeure cependant liée à l'échelle de perception que se donne le chercheur. Dans la mesure où nous avions choisi d'analyser l'ensemble des Dytiscidae de plusieurs habitats, nous nous retrouvions dans une situation telle qu'il devenait impossible de pousser à fond cette question. On ne parle pas de la même chose, de la même façon, selon que l'on s'adresse à 100, 10 ou une seule personne. De même, on ne peut aspirer au même type d'information selon qu'on a retenu comme taxocène d'analyse, la famille complète, le genre ou l'espèce. Voilà qui devrait suffire à replacer les facteurs physico-chimiques dans un contexte approprié. S'il est juste de prétendre que les éléments structuraux d'un habitat interviennent dans la répartition des espèces de Dytiscidae, il nous apparaît qu'il faille pousser beaucoup plus loin dans la compréhension du lien strict qui unit chaque espèce à son milieu. En cela réside la nécessité de considérer de tels facteurs.

Toutes nos constatations n'en auront pas moins contribué à rehausser la signification écologique des coléoptères Dytiscidae adultes. Reste que, en accord avec Galewski (1971), une étude écologique complète ne saurait l'être sans la considération de la composante larvaire des communautés. À l'instar d'autres groupes d'insectes, l'étude de la biologie et de l'écologie des populations larvaires pourrait même permettre des éclaircissements quant à la distribution des différentes espèces. Comme le souligne Baribeau (1981) dans une étude sur les Tabanidae:

Le type de milieu de développement larvaire ... pourrait très bien contribuer à délimiter l'aire de répartition d'une espèce donnée ... Par exemple, une espèce se développant exclusivement en milieux tourbeux par rapport à une espèce ubiquiste, serait confinée aux régions nordiques. (p. 106)

Dans un même ordre d'idée, une meilleure connaissance des stocks larvaires eût permis d'accéder à une discussion d'un tout autre niveau sur le plan phénologique. En dehors des considérations qui nous ont permis de distinguer des espèces précoces, mi-saisonnères et tardives, il nous aurait alors été permis de discourir plus à fond quant au sens véritable qu'il convenait d'attribuer aux divers pics d'abondance que nous avons identifiés. Aussi apparaît-il nécessaire de travailler sur les populations larvaires. Cependant, tant sur le plan écologique, taxinomique que biologique, l'état actuel de nos connaissances freine considérablement les travaux de ce genre. C'est avec l'objectif d'axer éventuellement la recherche sur les populations larvaires de coléoptères Dytiscidae que fut entreprise cette étude. Une meilleure connaissance de l'imago nous apparaissant comme un préalable nécessaire à pareille entreprise.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON, R.D. 1962. The Dytiscidae of Utah: Keys, original citation, types and Utah distribution. *The Great Basin Naturalist.* 22: 54-75.
- ANDERSON, R.D. 1967. Proposed faunal affinities of Utah Dytiscidae with the emphasis on the genus Hygrotus Stephens. *Proc. Utah. Acad. Sci.* 44: 358-365.
- ANDERSON, R.D. 1971. A revision of the Nearctic representatives of Hygrotus. (Coleoptera: Dytiscidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 64: 503-512.
- ANDERSON, R.D. 1976. A revision of the Nearctic representatives of Hygrotus group II and III. (Coleoptera: Dytiscidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 69: 577-584.
- ANDERSON, R.D. 1983. A revision of the Nearctic representatives of Hygrotus group IV, V and VI. (Coleoptera: Dytiscidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 76(2): 173-196.
- BALDUFF, W.V. 1935. The bionomics of entomophagous coleoptera. Reprint. 1962. E.W. Classey Ltd Hampton. Middlesex England. 220 pp.
- BALFOUR-BROWNE, F. 1934a. The proventriculus in Dytiscidae (Col.) as a taxonomic character. *Stylops.* 3: 241-244.
- BALFOUR-BROWNE, F. 1934b. Systematic notes upon British Coleoptera. Part III. *Entomologist's Monthly Magazine.* London. 70: 175-180.
- BALFOUR-BROWNE, F. 1935. The proventriculus in the Dytiscidae (Col.) as a taxonomic character. Second note. *Stylops.* 4: 191.
- BALFOUR-BROWNE, F. 1940. British water beetles. Volume I. Ray Society. No 127. London. 375 pp.
- BALFOUR-BROWNE, F. 1950. British water beetles. Volume II. Ray Society. No 134. London. 394 pp.
- BALFOUR-BROWNE, J. 1943. A new generic name in the Dytiscidae (Coleoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London.* (B). 12: 172.
- BALFOUR-BROWNE, J. 1944. New names and new synonymies in the Dytiscidae (Col.) *Annals and Magazine of Natural History.* 78: 346-359.
- BALFOUR-BROWNE, J. 1948. The aquatic Coleoptera of Newfoundland and Nova Scotia. *Canadian Entomologist.* 80: 156-165.
- BAMEUL, F., FOSTER, G.N. et HOLMEN, M. 1982. Recent data on the distribution and ecology of Agabus melanarius (Col. Dytiscidae) in France, Denmark and Great-Britain. *Entomologiste (Paris)* V. 38(4-5) p. 159-172.

- BARIBEAU, L. 1977. Recensement quantitatif de l'avifaune des prairies humides de Trois-Rivières-Ouest. Séminaire présenté à l'Université du Québec à Trois-Rivières. (Non-publié).
- BARIBEAU, L. 1981. Distribution des Tabanidae (Diptera) au Québec et écologie des populations larvaires de deux tourbières. Thèse présentée à l'Université du Québec à Trois-Rivières pour l'obtention du M.Sc. 154 p. (Non-publiée.)
- BARIBEAU, L. et MAIRE, A. 1983. Spatial distribution of tabanidae (adults and larvae) in two bogs of southern Quebec. Mosquito News. Vol. 43. No 1: 24-29.
- BARMAN Jr., E.H. 1972. The biology and immature stages of selected species of Dytiscidae (Coleoptera) of central New York State. Ph.D. Cornell University. 207 pp.
- BENZECRI, J.P. et coll. 1973. L'analyse des données. Tome I: La taxinomie, Tome II: l'analyse des correspondances. Dunod. Paris. viii+615. vii+619 p.
- BERTRAND, H. 1925. Captures et élevages des coléoptères aquatiques. Ann. Soc. Ent. France. 94: 441-446.
- BERTRAND, H. 1927. Captures et élevages des larves de coléoptères aquatiques. Ann. Soc. Ent. France. 96: 241-246.
- BERTRAND, H. 1928. Les larves et nymphes des Dytiscides, Hygrobiides, et Haliplides. Encyclopédie Entomologique. 10: 1-366. Paul Lechevalier, Éditeur.
- BERTRAND, H. 1930. Mission saharienne Augiéras-Draper 1927-1928. Larves de Dysticidae. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 2: 381-382.
- BERTRAND, H. 1932a. Captures et élevages de larves de Coléoptères aquatiques. Ann. Soc. Entomol. France. 101: 131-140.
- BERTRAND, H. 1932b. Sur deux larves inédites de Dytiscides. (Coleoptera). Entomol. Soc. France. Paris. Livre centen. 329-336.
- BERTRAND, H. 1933. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Ann. Soc. Entomol. France. 102: 181-184.
- BERTRAND, H. 1941. Deux larves inédites du genre Hydaticus Leech. (Col.) du Cameroun occidental (Mission P. Lepesme, R. Paulian, A. Villiers 1939). Bull. Soc. Entomol. France. 46: 134-137.
- BERTRAND, H. 1948a. Sur la biologie des larves de Copelatus. Er. (Col. Dytiscidae). Bull. Soc. Entomol. France. 56: 35-38.
- BERTRAND, H. 1948b. Larves d'Hydrocanthares (Dytiscidae et Gyrinidae). Explor. Parc. Nat. Albert. Miss. H. Damas. (1935-1936). Brussels, no 17: 1-17.

- BERTRAND, H. 1949. La larve de *Eretes* Cast. (Col. Dytiscidae) Mem. Inst. Sci. Madagascar. Tanarive(A). 3: 333-340.
- BERTRAND, H. 1951a. Captures et élevages des larves de coléoptères aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France. 56: 25-29.
- BERTRAND, H. 1951b. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France. 56: 101-105.
- BERTRAND, H. 1952. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France. 57: 91-95.
- BERTRAND, H. 1954a. Les insectes aquatiques d'Europe. Volume I, Paul Lechevalier, Éditeur. Paris. VI. 556 p.
- BERTRAND, H. 1954b. La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fascicule II. XXIII. Larves d'Hydrocanthares. Mem. Inst. Franc. Afr. Noire. 40: 283-299.
- BERTRAND, H. 1955. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France. 60: 50-59.
- BERTRAND, H. 1957. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Dytiscides de l'Europe méridionale. Bull. Soc. Entomol. France. 61: 153-157.
- BERTRAND, H. 1961. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France. 66: 16-21.
- BERTRAND, H. 1963. Captures et élevages de larves de coléoptères aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France. 68: 223-225.
- BERTRAND, H. 1969. Tableau de détermination des larves de Coléoptères aquatiques de la région éthiopienne. Ann. Univ. Abidjan. 1969. Ser. II. fasc. 1. p. 7-49.
- BERTRAND, H. 1972. Larves et nymphes des coléoptères aquatiques du globe. 804 pp. + 561 fig. Abbeville. France. F. Paillart.
- BINET, D. 1977. Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien. Écologie descriptive et dynamique. Thèse. Univ. Paris VI. 282 p.
- BINET, D. 1978. Analyse globale des populations de Copepodes pélagiques du plateau continental ivoirien. Cah. O.R.S.T.O.M. Se. Oceanogr. 16: 19-61.
- BISTRÖM, O. 1979. A revision of the genus Derovatellus (Coleoptera: Dytiscidae) in Africa. Acta. Entomol. Fenn. 35: 1-28.
- BISTRÖM, O. 1982. Yola spp. from Africa with the description of Yola panerii new species (Col. Dytiscidae). Ann. Entomol. Fenni. V. 48(4). P. 116-118.
- BISTRÖM, O. 1983a. New records of 3 Cybister species from Southern Africa. (Col. Dytiscidae). Ann. Entomol. Fenni. V. 49. No 2: 63.

- BISTRÖM, O. 1983b. Hyphydrus aequatorialis n. sp. described from Cameroon. (Coleoptera: Dytiscidae). Entomologica Scandinavica. V. 14(1): 67-68.
- BISTRÖM, O. 1983c. Hyphydrus holmeni n. sp. from Nepal. (Coleop. Dytiscidae). Entomologica Scandinavica. V. 14(1): 107-108.
- BISTRÖM, O. 1983d. New records of Hyphydrus and Derovatellus with description of 2 new Hyphydrus species. Ann. Entomol. Fennici. V. 49(4): 117-121.
- BISTRÖM, O. 1983e. Distribution of Bidessus and Hydroglyphus species in eastern Fennoscandia. (Col. Dytiscidae Bidessini). Not. Entomol. 1983. Vol. 63(2): 61-62.
- BISTRÖM, O. 1983f. Bidessus species from Africa with the description of B. glabrescens n. sp. (Col. Dytiscidae). Ann. Entomologici. Fennici. V. 49(4): 122-123.
- BISTRÖM, O. 1983g. Distribution of the genus Hygrotus in eastern fennoscandia. (Col. Dytiscidae Hydroporini). Not. Entomol. V. 63(2): 63-64.
- BISTRÖM, O. 1983h. Revision of the genus Yola and Yolina new status (Col. Dytiscidae). Acta. Zool. Fenn. V. 0(176): 1-67.
- BISTRÖM, O. 1984a. Description of Hyphydrus halomela n. sp. and Hyphydrus gibbosus n. sp. with new records of Derovatellus, Hyphydrus, Yola and Yolina. (Col. Dytiscidae). Ann. Entom. Fennici. V. 50(3): 89-92.
- BISTRÖM, O. 1984b. Hyphydrus dismorphus n. sp. from Thailand (Col. Dytiscidae). Ann. Entomol. Fenni. V. 50(1): 21-22.
- BISTRÖM, O. 1984c. Notes on the genus Hyphydrus, with description cf. H. imitator n.sp. (Col. Dytiscidae). Ann. Entomol. Fenni. V. 50(2): 51-54.
- BISTRÖM, O. et SILFVENBERG, H. 1981. Hydroglyphus Motschulsky, a senior synonym of Guignotus Houlbert. (Col. Dytiscidae). Ann. Entomol. Fenni. 47: 124.
- BOURASSA, J.P., ALARIE, Y. et LECLAIR, R. 1984. Distribution and habitat selection of Dytiscidae of southern Quebec. Entomologica Basiliensis. (Sous presse.)
- BOVING, A.G. 1913. Studies relating to the anatomy, the biological adaptations and the mechanism of oviposition in the various genera of Dytiscidae. Internale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographic. Biol. Suppl. Ser. V. (1912): 1-28.
- BRANCUCCI, M. 1980. Observations sur l'écologie des Dytiscides dans les points d'eau de la rive sud du lac Nouchâtel. (Coleoptera: Dytiscidae). Bulletin de la Société entomologique suisse. 53: 365-378.
- BROWN, W.J. 1930a. New species of Coleoptera I. Canadian Entomologist. 62: 87-92.

- BROWN, W.J. 1930b. Coleoptera of the north shore of the Gulf of the St-Lawrence. Canadian Entomologist. 62: 231-237.
- BROWN, W.J. 1931. New species of Coleoptera II. Canadian Entomologist. 63: 115-132.
- BROWN, W.J. 1932a. New species of Coleoptera III. Canadian Entomologist. 64: 3-12.
- BROWN, W.J. 1932b. Additionnal notes on the Coleoptera of the north shore of the Gulf of the St-Lawrence. Canadian Entomologist. 64: 198-209.
- BROWN, W.J. 1933. New species of Coleoptera IV. Canadian Entomologist. 65: 43-46.
- BROWN, W.J. 1937. The Coleoptera of Canada's eastern arctic. Canadian Entomologist. 69: 106-111.
- CARR, F.S. 1920. An annotated list of the Coleoptera of northern Alberta. Alberta Natural History Society. Red Deer. 8 p.
- CARR, F.S. 1930. New Canadian Coleoptera -1. Canadian Entomologist. 62: 278-279.
- CHAGNON, G. 1940. Contribution à l'étude des coléoptères de la province de Québec. Le Naturaliste Canadien et ACFAS Québec.
- CHAGNON, G. et ROBERT, A. 1962. Principaux coléoptères de la province de Québec. 2^e édition. Presse de l'Université de Montréal. 440 p.
- COLE, J. et FISHER, S.G. 1976. Annual Metabolism of a Temporary Pond Ecosystem. The American Middland Naturalist. 100(1): 15-22.
- CUPPEN, J.G.M. 1983. On the habitats of three species of the genus Hygrotus Stephens (Coleoptera: Dytiscidae). Freshwater Biology. 13: 579-588.
- DAGET, J. 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, VIII+172 p.
- DAJOZ, R. 1975. Précis d'écologie. Gauthier-Villars. X+549 p.
- DALI, H.V., DOYEN, J.T. et EHRLICH, P.R. 1978. Introduction to insect biology and diversity. McGraw-Hill Inc. 564 p.
- DANKS, M.V. 1978. Canada and its insect fauna. Memoirs of the Entomological Society of Canada. No 108. 573 p.
- DAUSSIN, G.L. 1979. Rediscovery of Hygrotus sylvanus new record (Coleoptera Dytiscidae). Entomol. News. 90: 207-208.
- DE MARZO, L. 1973. Note morfologiche sulle larve mature di sei specie del genere Agabus Leach. Entomologica. Vol. IX.

- DE MARZO, L. 1974a. Morfologia dei tre stadi larvali di Melanodytes pusturlatus Rossi. Entomologica. Vol. X.
- DE MARZO, L. 1974b. Note morfologiche sul I e II stadio larvale di sei specie del genere Agabus Leach. Entomologica. Vol. X.
- DE MARZO, L. 1976a. Studi sulle larvae dei Coleotteri Dytiscidi 4, morfologiche sulle larvae dei tre stadi larvali di Copelatus haemorrhoidalis F. Entomol. Basi. 12: 89-106.
- DE MARZO, L. 1976b. Studi sulle larvae dei Coleotteri Dyticidi 5. Note morfologiche sulle larvae dei tre specie del genere Laccophilus Leach. Entomol. Basi. 117-129.
- DE MARZO, L. 1976c. Studi sulle larvae dei Coleotteri Dytiscidi 6. Studio per fini sistematici del comportamento dei caratteri delle mandibule sulle larvae di alcune specie della subf. Colymbetinae. Entomol. Basi. 12: 179-198.
- DE MARZO, L. 1977a. Study of larvae of dytiscid Coleoptera. VII: Some remarks on the evolutionary meaning of the mandibular characters in the larvae of some species of the subfamily Dytiscinae. Entomol. Basi. 13: 71-84.
- DE MARZO, L. 1977b. Morphologia dei tre stadi larvali di Oreodytes rivalis Gyll. e Hyphidrus aubei Ganglb e considerazioni sul comportamento di alcuni caratteri esoscheletrici nelle larve della subf. Hydroporinae. Entomologica Basi. XIII.
- DE MARZO, L. 1978a. Studio sulle larve Coleotteri Dytiscidi 9, Morfologia delle mandibulle delle larve in alcune species subf. Laccophilinae e Hydroporinae. Ipotesi sulla derivazione morfogenetica dei relativi modelli di mandibola. Entomol. Basi. 14: 137-157.
- DE MARZO, L. 1978b. Studio per fini sistematici del comportamento dei caratteri delle mandibulle nelle larve di alcune species della subf. Colymbetinae. Atti. Congr. Naz. Ital. Ent. 11: 73-78.
- DE MARZO, L. 1979. Anatomia e funzionamento dell'apparato succiante cibario. Faringeo in alcune forme larvarie delle subf. Dytiscinae, Colymbetinae, Laccophilinae e Hydroporinae. Entomologica, Basi. XV. 10-IX.
- DETTNER, K. 1976. Populations dynamische untersuchungen an Wasserkafern zweier Hochmoore des Nordshwarzwaldes. Arc. Hydrobiol. 77: 375-402.
- DRIVER, E.A. 1977. Chironomid communities in small prairie ponds: some characteristics and controls. Freshwat. Biol. 7: 121-133.
- ELLIOT, J.M. 1979. Statistical Analysis of samples of Benthic Invertebrates. Freshwater Biological Association, Scientific publication. No 25. 157 p.
- FALL, H.C. 1917. New Dytiscidae. Journal of the New York Entomological Society. 25: 163-182.

- FALL, H.C. 1919. The North American species of Coelambus. Mount Vernon. New York. 20 pp.
- FALL, H.C. 1922. A review of the North American of Agabus. Mount Vernon. New York. 36 pp.
- FALL, H.C. 1923. A revision of the North American species of Hydroporus and Agaporus. Privately printed. 129 pp.
- FALL, H.C. 1926. A list of the Coleoptera taken in Alaska and adjacent parts of the Yukon Territory in the summer of 1924. Pan-Pacific Entomologist. 2: 127-154.
- FALL, H.C. 1927a. New Coleoptera XII. Canadian Entomologist. 59: 136-141.
- FALL, H.C. 1927b. the North American species of Ilybius. (Coleoptera Dytiscidae). Entomological News. 38: 281-185.
- FALL, H.C. 1932. Random notes and descriptions (Coleoptera). Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 27: 145-150.
- FALL, H.C. 1934. A new name and other miscellaneous notes (Coleoptera). Pan-Pacific Entomologist. 10: 171-174.
- FERNANDO, C.H. 1960. The colonization of small freshwater habitats by aquatic insect. 1: General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. Ceylon J. Sci. (Bio. Sci). Vol. 1(2): 115-154.
- FERNANDO, C.H. et GALBRAITH, D. 1973. Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. Verh. Internat. Verein. Limnol. 18: 1564-1575.
- FRANCEZ, A.J. et BRUNHES, J. 1983. Odonates des tourbières d'Auvergne (Massif central français) et répartition en France des Odonates adultes. Notul. odonatol. Vol. 2(1): 1-16.
- FRONTIER, S. et COLL. 1982. Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris et Les Presses de l'Université Laval, Québec, 494 p.
- GALEWSKI, K. 1963. The immature stages of Central European species of Rhantus Dej. (Col. Dytiscidae). Polkie Pismo Entomologiczne 33: 3-93.
- GALEWSKI, K. 1964 a. Immature stages of the Central European species of Colymbetes Clairville. (Col. Dytiscidae). Annales Zoologici, 22: 23-55.
- GALEWSKI, K. 1964 b. The hibernation of the adults of the European species of Dytiscidae out of water (Coleoptera). Polkie Pismo Entomologiczne 34: 25-40.
- GALEWSKI, K. 1966. Developmental stages of the Central European species of Ilybius Erichson (Col. Dytiscidae) Polkie Pismo Entomologiczne 36: 117-211.

- GALEWSKI, K. 1967. The description of pupae of Colymbetes paykulli Fr. and C. dolobratus (Payk) with a key to the identification of pupae of Colymbetes Clairville. (Col. Dytiscidae). Ann. Zool. 24: 367-374.
- GALEWSKI, K. 1968 a. The description of larvae of Colymbetes dolobratus (Payk) with keys to the identification of larvae of the European species of Colymbetes Clairville. (Col. Dytiscidae), Ann. Zool. 26: 227-238.
- GALEWSKI, K. 1968 b. Description of larvae of Agabus uliginosus L. and A. congener (Thumb) (Col. Dytiscidae). Ann. Zoologici. 26: 323-332.
- GALEWSKI, K. 1971 a. Diving beetles (Col. Dytiscidae) of the Bieszczady monts. Fragn. Fauna. 17: 179-211.
- GALEWSKI, K. 1971 b. A study on morphobiotic adaptations of European species of the Dytiscidae (Coleoptera). Polkie Pismo Entomologiczne 41: 488-702.
- GALEWSKI, K. 1972 a. The first and second stage larvae of Agabus unguicularis Thoms. Bull Acad. Pol. Sci. Ser. sci. Biol. 20: 177-181.
- GALEWSKI, K. 1972 b. The second and third stage of Agabus fuscipennis (Payk). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. sci. Biol. 24: 237-240.
- GALEWSKI, K. 1973 a. Stadial differentiation in larvae of the Dytiscidae. (Coleoptera). Polkie Pismo Entomologiczne 43: 15-25.
- GALEWSKI, K. 1973 b. Description of the second and third stage larvae of Agabus subtililis Er. and A. nigroaenius Er. (Col. Dytiscidae) with some data on their biology. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. sci. Biol. 21: 519-529.
- GALEWSKI, K. 1973 c. Diagnostic characters of larvae of Central European species of Hydaticus Leach (Col. Dytiscidae) with some notes on their biology. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. sci. Biol. 21: 511-518.
- GALEWSKI, K. 1973 d. Generic characters of the larvae of the subfamily Dytiscinae with a key to the Central European genera. Polkie Pismo Entomologiczne 43: 491-498.
- GALEWSKI, K. 1973 e. On syntopic (sympatric. s. str.) species and pair-species occurrence pattern in larvae of the Dytiscidae (Col.). Polkie Pismo Entomologiczne 43: 225-231.
- GALEWSKI, K. 1973 f. Some notes on the generic characters of the larvae of the subfamily Colymbetinae (Dytiscidae) with a key for the identification of the European genera. Polkie Pismo Entomologiczne 43: 215-224.
- GALEWSKI, K. 1974 a. Some notes on the mandibles form and the feeding habits of the adults of the European species of the Dytiscidae. (Coleoptera). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 22: 405-415.
- GALEWSKI, K. 1974 b. The ovipositor and egg-laying habits of the European species of Agabus Leach. (Col. Dytiscidae) Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 22: 693-702.

- GALEWSKI, K. 1974 c. The description of the third stage larvae of Hydrovatus cuspidatus Kunze. (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 22: 577-582.
- GALEWSKI, K. 1974 d. The third stage larvae of the Agabus affinis Payk. group with the description of the larvae of A. biguttulus Thoms. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 22: 569-576.
- GALEWSKI, K. 1974 e. Diagnostic characters of larvae of European species of Graphoderus Dejean with an identification key and some notes on their Biology. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 22: 485-494.
- GALEWSKI, K. 1974 f. The description of the third stage larvae of Agabus neglectus Er. and A. cholconatus. (Panz). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 22: 685-691.
- GALEWSKI, K. 1975. Description of the unknown larvae of the genera Hydaticus Leach and Graphoderus Dejean (Col. Dytiscidae) with some data on their biology. Ann. Zool. 32: 249-268.
- GALEWSKI, K. 1976 a. On the ecology of European species of Agabus Leach (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 24: 93-95.
- GALEWSKI, K. 1976 b. On the identification of larvae of Agabus guttulus Payk. and A. biguttulus. Thoms. (Col. Dytiscidae) with some data on the biology of the species. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 24: 97-100.
- GALEWSKI, K. 1976 c. Larval characters of Agabus bipustulatus L., A. solieri aubé, A. subtilis Er. and A. nigroaeneus Er. (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 24: 145-150.
- GALEWSKI, K. 1976 d. On the identification of larvae of Agabus paludosus Fab. (Col. Dytiscidae) with a key to the Central European Agabus species found in running water. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 24: 101-106.
- GALEWSKI, K. 1978a. First stage larvae of Agabus subtilis Er., A. nigroaeneus Er. and A. fuscipennis (Payk.) (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 26: 313-316.
- GALEWSKI, K. 1978 b. The description of the third stage larvae of Coelambus polonicus Aubé (Col. Dytiscidae) with a key to the known larvae of the Central European species of Coelambus Thoms. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 26: 309-312.
- GALEWSKI, K. 1978 c. The first stage larvae of Agabus affinis (Payk.), A. unguicularis Thoms and A. biguttulus Thoms. (Col. Dytiscidae) Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 26: 389-392.
- GALEWSKI, K. 1978 d. Diagnostic characters of the larvae of the European species of Laccophilus Leach (Col. Dytiscidae) Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 26: 263-268.

- GALEWSKI, K. 1978 c. Diagnostic characters of the third stage larvae of the Central European of Agabus Leach (Col. Dytiscidae) with a key to their identification. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 26: 161-172.
- GALEWSKI, K. 1979 a. A description of the 3rd stage of Agabus arcticus (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 217: 487-492.
- GALEWSKI, K. 1979 b. Description of the 1st, 2nd and 3rd stage of Agabus sericornis (Col. Dytiscidae) Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 27: 493-500.
- GALEWSKI, K. 1979 c. Some notes on the 3rd stage larvae of Agabus chalconotus and A. melanocornis (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 27: 501-504.
- GALEWSKI, K. 1980. 3rd stage larvae of European species of Agabus (Col. Dytiscidae) Pol. Pismo. Entomol. 50 (1): 3-70.
- GALEWSKI, K. 1984 a. 1st stage larvae of Agabus sturmi, A. labiatus and A. undulatus (Col. Dytiscidae). Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. V.30 (1-12): 69-74.
- GALEWSKI, K. 1984 b. Descriptions of the 1st and 3rd stage larvae of Agabus striolatus (Col. Dytiscidae) Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. V.30 (1-12): 75-80.
- GASSMANN, M. 1974. La faune des coléoptères aquicoles du marais de Kloten. Thèse ETH No 5232.
- GUIGNOT, F. 1931. Sur la systématique des Agabus. Bulletin de la société entomologique de France, 36: 201-203.
- GUIGNOT, F. 1933. Les Hydrocanthares de France. Toulouse. 1033 pp.
- GUIGNOT, F. 1936. Contributions à la systématique des Agabus (Col. Dytiscidae) Bulletin de la Société entomologique de France, 41: 186-191.
- GUIGNOT, F. 1939. Contribution à l'étude des Bidessus. Bull. Soc. Étude Sci. nat. Vaucluse 10: 51-61.
- GUIGNOT, F. 1946. Genotypes des Dytiscoidea et des Gyrinoidea. Revue française d'Entomologie. 13: 112-118.
- GUINOCHEZ, M. 1973. Phytosociologie. Masson, Paris, 237 p.
- GREEN, R.H. 1979. Sampling Design and Statistical Methods for environmental Biologists. John Wiley and Sons, 257 p.
- HATCH, M.H. 1928. Studies on Dytiscidae. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 23: 217-229.
- HATCH, M.H. 1933 a. Studies on Hydroporus. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 28: 21-27.

- HATCH, M.H. 1933 b. Records of coleoptera from Montana. Canadian Entomologist. 65: 5-15.
- HATCH, M.H. 1938. Report on the Coleoptera collected by Dr. Victor B. Scheffer on the Aleutian Islands in 1937. Pan-Pacific Entomologist 14: 145-149.
- HATCH, M.H. 1939. The cordatus group of Agabus (Col. Dytiscidae) Entomological News. 50: 104-106.
- HATCH, M.H. 1944. Two new adephagid water beetles from the Pacific Northwest. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 34: 45-47.
- HATCH, M.H. 1951. Studies on the Coleoptera of the Pacific Northwest, 4; Carabidae, Dytiscidae Gyrinidae. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 46: 113-122.
- HATCH, M.H. 1953. The beetles of the Pacific Northwest. Part 1: Introduction and Adephaga. University of Washington Publications in Biology 16, 340 pp.
- HARTLAND-ROWE, R. 1966. The fauna and ecology of temporary pools in Western Canada. Verh. Intern. Verein. Limnol. 16: 577-584.
- HEUSS, K. 1975. Die Entwicklung der Besiedlung in einem neumentstandenden Gewässer, dargestellt an den Ciliaten und Wasserkäfer. Symp. Biol. Hung. 15: 165-272.
- HILDREW, A.G. et TOWNSEND, C.R. 1975. The distribution of two predators and their prey in an iron rich stream. Journal of animal ecology. 45: 41-57.
- HILL, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method for ordination. J. Ecol. 61: 237-249.
- HILL, M.O. 1974. Correspondence Analysis: a neglected multivariate method. Appl. Statist. 23 (3): 340-354.
- HILSENHOFF, W.L. 1975. Notes on nearctic Acilius (Dytiscidae) with the description of a new species. Annals of the Entomological Society of America. 68: 271-274.
- HOCH, K. 1968. Die aquatilen Koleoptera westdeutscher Augewässer insbesondere des Mundunggsgebietes des Sieg. Decheniana 120: 81-133.
- HOCH, K. et HORN A. 1954. Beitrag zur Kenntnis des Koleoptera Fauna der rheinischen Moorgebiete. Decheniana 102B: 9-39.
- HORNER, J.G.B. 1973. A morphometric study of the genus Thermonectus Dejean. Ph. D. Thesis New Mexico State University, 144 pp.
- HULBERT, S.H. 1971. The non concept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology 52: 577-586.
- INAGAKI, H. 1967. Mise au point de la loi de Motonura et essai d'une écologie évolutive. Vie et Milieu, 18 (1), B, 153-166.

- JACKSON, D.J. 1958. Egg-laying and egg-hatching in Agabus bipustulatus L. with notes on aviposition in other species of Agabus. Trans. Roy. Entomol. Soc. (London). 110: 53-80.
- JAMES, H.G. 1969. Immature stages of diving beetles (Col. Dytiscidae), notes on their habitats and life history, and a key to aquatic beetles of vernal woodland pools in southern Ontario. Proc. Ent. Soc. Ontario. 100: 52-97.
- LAROCHELLE, A. 1979. Liste des coléoptères du Québec, Cordulia, Supplément 9, 54 p.
- LARSON, D.J. 1975. The predaceous water beetles, (Coleoptera, Dytiscidae) of Alberta: systematics, natural history and distribution. Quaestiones Entomologicae 11: 245-498.
- LARSON, D.J. 1985. Structure in temperate predaceous diving beetle communities (Coleoptera Dytiscidae) Holarctic Ecology. 8: 18-32.
- LARSON, D.J. et PRITCHARD, G. 1974. Organs of possible stridulatory function in water beetles (Col. Dytiscidae). Coleop. Bull. 28: 53-63.
- LARSON, D.J. et ROUGHLEY, R.E. 1983. Recognition of Ilybius vittiger new-combination, new record in North America. (Col. Dytiscidae) Can. Entomol. V. 115 (1): 7-16.
- LARSON, D.J. et NILSSON, A.N. 1985. The holarctic species of Agabus (sensu lato) Leach (Col. Dytiscidae). Can. Ent. 117: 119-130.
- LEBLANC, A. 1979. Dynamique des populations d'Entomostracés (Cladocera, Copepoda) vivant en associations avec les larves de culicides (Diptera) dans les milieux astatiques de la Basse-Mauricie. Thèse de maîtrise. Université du Québec à Trois-Rivières, 173 p. (Non-publiée)
- LEBLANC, A., MAIRE, A. et AUBIN, A. 1981. Écologie et dynamique des populations de copépodes (Cyclopoida) des principaux types de milieux astatiques temporaires de la zone tempérée du Québec méridional. Journal canadien de zoologie, vol. 59, 5: 722-732.
- LEECH, H.B. 1937. A new North American Agabus with notes on other species (Col. Dytiscidae) Can. Ent. 69: 146-150.
- LEECH, H.B. 1938 a. Description of three new species of Agabus from Hudson Bay (Col. Dytiscidae). Can. Ent. 70: 123-127.
- LEECH, H.B. 1938 b. A study of the Pacific Coast species of Agabus Leach, with a key to the Nearctic species. Unpublished master's thesis, Berkeley, California, Berkeley Library.
- LEECH, H.B. 1939. On some nearctic species of Agabus with the description of a new species. (Col. Dytiscidae). Can. Ent. 71: 217-221.
- LEECH, H.B. 1940. Description of a new species of Laccornis with a key to the nearctic species (Col. Dytiscidae) Can. Ent. 72: 122-128.

- LEECH, H.B. 1941 a. Description of two new species of water beetles of the genus Hydroporus from California. (Col. Dytiscidae). Pan-Pacific Entomologist 17: 129-132.
- LEECH, H.B. 1941 b. The dates of the publication of two articles on Coleoptera by John L. LeConte, issued in 1845. Entomological News 52: 290-291.
- LEECH, H.B. 1942 a. Dimorphism in the flying wings of a species of water beetles, Agabus bifarius (Kirby) (Col. Dytiscidae). Annals of the Entomologist Society of America 35: 76-80.
- LEECH, H.B. 1942 b. Key to the nearctic genera of water beetles of the tribe Agabini, with some generic synonymy. (Col. Dytiscidae). Annals of the Entomological Society of America 35: 355-362.
- LEECH, H.B. 1942 c. New or insufficiently known nearctic species and subspecies of Agabus (Col. Dytiscidae). Canadian Entomologist 74: 125-136.
- LEECH, H.B. 1945 a. The specific characters and distribution of Agabus vancouverensis and A. nypomelas (Col. Dytiscidae) Can. Ent. 77: 77-78.
- LEECH, H.B. 1945 b. Three new species of neartic Deronectes (Col. Dytiscidae) Can. Ent. 77: 105-110.
- LEECH, H.B. 1948 a. Some nearctic species of Hydradephagid water beetles, new and old. (Coleoptera) Can. Ent. 80: 89-96.
- LEECH, H.B. 1948 b. Contributions toward a knowledge of the insect fauna of lower California. No 11. Coleoptera: Halaplidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae, Limnebidae. Proceedings of the California Academy of Sciences. 25: 348-420.
- LEECH, H.B. 1949 a. New species and subspecies of nearctic water beetles (Col. Dytiscidae and Hydrophilidae). Wasmann Club Collector. 7: 245-256.
- LEECH, H.B. 1949 b. Addendum to an article "Some Nearctic species of Hydrodephagid water beetles, new and old (Coleoptera)" Can. Ent. 81: 233.
- LEECH, H.B. 1964. A new species of Agabus from the Death Valley region of California (Col. Dytiscidae). Col. Bull. 18: 79-82.
- LEECH, H.B. et CHANDLER, H.P. 1956. Aquatic Coleoptera, pp. 295-371, in Usinger, R.L., Aquatic insects of California. University of California Press, Berkeley.
- LEGENDRE, L et LEGENDRE, P. 1979. Écologie numérique. Tomes 1 et 2, Masson Paris, 197 pp.; 256 pp.
- LEVÉQUE, C. 1972. Mollusques benthiques du lac Tchad: écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. Cah. ORSTOM, Hydrobiol. 6 (1): 3-45.

- MAIRE, A. 1977. Identification des biotopes à larves de moustiques des tourbières de la Basse-Mauricie (Québec Méridional). *Nat. Can. (Qué.)* 104: 429-440.
- MAIRE, A. 1980. Écologie comparée des espèces de moustiques holarctiques (Diptera, Culicidae) *Can. J. Zool.* 58: 1582-1600.
- MAIRE, A. 1982. Selectivity by six snow-melt mosquito species for larval habitats in Quebec subarctic string bogs. *Mosquito News.* Vol 42, 2: 236-243.
- MAIRE, A. et AUBIN, A. 1976. Inventaire et classification écologique des biotopes à larves de moustiques (Culicidae) de la région de Radisson (Territoire de la Baie de James, Québec) *Can. J. Zool.* 54: 1979-1991.
- MAIRE, A. et AUBIN, A. 1980. Les moustiques du Québec. (Diptera Culicidae): Essai de synthèse écologique. *Mem. Soc. Entomol. Qué.* 6: 1-106.
- MAIRE, A. et BUSSIÈRES, B. 1983. Analyse quantitative des populations larvaires de moustiques (Diptera: Culicidae) dans l'Hemiarctique (Poste-de-la-Baleine, Québec). *Can. J. Zool.* 61: 2539-2549.
- MAIRE, A. MAILHOT, Y. et AUBIN, A. 1979. Caractérisation écologique des biotopes à larves de moustiques (Culicidae) du littoral subarctique de la Baie de James, Québec. *Can. Entomol.* 111: 251-272.
- MATTHEY, W. 1971. Écologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Rev. Suisse. Zool.* 78: 367-536.
- MAY, R.M. 1976. Theoretical ecology. Principles and applications. W.B. Saunders Company. 317 pp.
- MORIYA, K. 1959. An ecological study of temporary pools after thawing. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Uni. Ser. VI. Zool.* 14.
- NEEDHAM, J.C. et WILLIAMSON, H.V. 1907. Observations on the natural history of diving beetles. *American Naturalist.* 477-494.
- NICOLAI, V. et DROSTE, M. 1984. The ecology of Lancetes clausii Muller. the sub-antarctic water beetle of South Georgia. *Polar biology.* 3: 39-44.
- NILSSON, A.N. 1978. Pykare från en översvämmad strandäng vid vindelälven (Col. Dytiscidae). *Ent. Tidskr.* 99: 85-86.
- NILSSON, A.N. 1979a. The Dytiscid (Col. Dytiscidae) fauna of province of Västerbotten, Northen Sweden. *Fauna Norlandia.* 10: 1-32+3 planches.
- NILSSON, A.N. 1979b. Second and third stage larvae of Agabus serricornis Paykull. (Col. Dytiscidae). *Ent. Scand.* 10: 317-320.
- NILSSON, A.N. 1980. Morphology and Habitats of the larval stages in the predaceous water beetle species Agabus arcticus and A. confinis (Col. Dytiscidae). *Entomologia Generalis.* 6: 355-361.

- NILSSON, A.N. 1981a. The aquatic insect fauna of undrained glacial kettle holes with special reference to Dytiscidae. Coleoptera Fauna Norlandica. 2: 1-13.
- NILSSON, A.N. 1981b. The larval stages of Ilybius angustior Gyllenhal. (Col. Dytiscidae). Ent. Scand. 12: 194-198.
- NILSSON, A.N. 1981c. The Fennoscandian species of the genus Hydaticus Leech. (Col. Dytiscidae). Ent. Scand. 12: 103-108.
- NILSSON, A.N. 1982a. A key to the identification of the known third stage larvae of the Fennoscandian species of the genus Agabus Leach. (Col. Dytiscidae). Ent. Scand. 13: 333-338.
- NILSSON, A.N. 1982b. Aquatic Coleoptera of the northern Swedish Bothnian coast. In K. Müller ed. Coastal Research in the Gulf of Bothnia. The Hague 1982. pp. 273-283.
- NILSSON, A.N. 1982c. The larval stages of Agabus elongatus Gyll. and A. wasastjernae (Sahlb.) (Col. Dytiscidae). Ent. Scand. 13: 69-76.
- NILSSON, A.N. 1983a. The larval stages of Agabus approximatus Fall and Agabus congener Thunberg. (Col. Dytiscidae). Aquatic Insects. V. 5: 9-15.
- NILSSON, A.N. 1983b. The larva of the predoceous water beetle Coelambus novemlineatus. (Col. Dytiscidae). Aquatic Insects. 5: 45-50.
- NILSSON, A.N. 1983c. Identities of Hydroporus eugeniae Zaitsev and Hydroporus nigellus Mannerheim (Col. Dytiscidae). Ent. Scand. 14: 197-202.
- NILSSON, A.N. 1983d. Ilybius vittiger Gyllenhal, n. comb. (Col. Dytiscidae) with description of its larval instars. Ent. Scand. 14: 49-56.
- NILSSON, A.N. 1983e. The larva of the predoceous water beetley. Agabus striolatus. (Col. Dytiscidae). Ent. Scand. 14: 316-320.
- NILSSON, A.N. 1984a. Species richness and succession of aquatic beetles in some kettle hole ponds in northern Sweden. Holarct. Ecol. 7: 149-156.
- NILSSON, A.N. 1984b. The diving predaceous water beetles (Coleoptera: Noterinae and Dytiscidae) of the Baltic Island of Gotland Sweden. Entomol. Tidskr. 105: 93-98.
- NILSSON, A.N. et DANELL, K. 1982. The annual and seasonal successions of larvae and imagines of water beetles in a shallow man-made lake in Northern Sweden. Aquatic Insect. 3: 233-243.
- NILSSON, A.N. et LARSON, D.J. 1985. A reexamination of some Dytiscidae (Coleoptera) from Newfoundland and adjacent areas. Annales Entomologici. Fennici. 50: 123-135.
- PALMER, M. 1981. Relationship between species richness of macrophytes and insects in some waterbodies in the Norfolk Breckland. Ent. Mon. Mag. 117: 35-46.

- PAUTOU, G. 1975. Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seysel et Lyon. Mem. D. Sci. Univ. Sci. Med. Grenoble. France. 375 pp.
- PAUTOU, G., AIN, G., COUSSERANS, J., GABINAUD, A. et SIMONNEAU, P. 1973. Cartographie écologique appliquée à la démoustication. Doc. Cartogr, Écol. Univ. Sci. Med. Grenoble, France. X1: 1-16, 1 carte couleur, ht.
- PIELOU, E.C. 1975. Ecological diversity. John Wiley and Sons, New-York, Viii + 165 p.
- RAMARDE, F. 1984. Éléments d'écologie: écologie fondamentale. Mc Graw-Hill, Paris IX + 397 p.
- ROCHETTE, R.A. 1983. A preliminary checklist of the Hydroporus vilos group with a key to the species groups of the genus Hydroporus. The Coleopterist's Bulletin 37: 153-158.
- ROUGHLEY, R.E. et PENGELLY, D.H. 1981. Classification, phylogeny and zoogeography of Hydaticus Leach. (Col. Dytiscidae). of North America. Quaest. Entomol. 17: 249-309.
- ROY, D. et HARPER, P.P. 1981. An analysis of an adult trichoptera community in the Laurentian highlands of Quebec. Hol. Ecol. 4: 102-115.
- SAVIGNAC, R. 1981. Dynamique des populations larvaires de trois espèces de Culicidae (Diptera) dans quelques milieux humides de la Basse-Mauricie (Québec). Thèse de maîtrise. Université du Québec à Trois-Rivières, 94 p. (Non-publiée)
- SHERMAN, J.D. 1913. Some habits of the Dytiscidae. Journal New-York Entomological Society. Vol. XXI: 43-54.
- SHARP, D. 1882. On aquatic carnivorous Coleoptera or Dytiscidae. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society 2: 1-1003.
- SIMPSON, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature. London. 163: 688.
- SNEATH, P.H.A. et SOKAL, R.R. 1973. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman. San Francisco. XV + 573 p.
- SPANGLER, P.J. Natural history of Plummars island Maryland. XIV. Biological notes and description of the larva and pupa of Copelatus glyphicus Say. (Col. Dytiscidae) Proc. Biol. Soc. Wash. 75: 19-24.
- TÉTART, J. 1974. Les Entomostracés des milieux peu profonds de la vallée du Rhône, essai d'étude écologique: composition des associations et répartition des espèces. Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Grenoble, Tome 64-65, pp. 109-245.
- TIMMINS, B.V. et WATTS, C.H.S. 1981. Beetles of dunes lakes and ponds in Northeastern new South-Whales. J. Aust. Ent. Soc. 20: 77-82.

- TRACY, B.H. et HILSENHOFF, W.L. 1981. The female of Graphoderus manitobensis with notes on identification of female Graphoderus (Col. Dytiscidae) the Great lakes entomologists. 15: 163-164.
- VINCENT, B. 1974. Contribution à l'étude écologique et à l'aménagement piscicole d'un étang du Bas-Dauphiné. Thèse de Doctorat de 3^e cycle. Université Scientifique et Médicale de Grenoble, 192 p. (Non-publiée).
- WALLIS, J.B. 1924. Two new species of Coelambus. Can. Entomol. 56: 105-108.
- WALLIS, J.B. 1926. Some new coleoptera. Can. Entomol. 58: 89-95.
- WALLIS, J.B. 1933 a. Three new species of Hydroporus belonging to the vilis group (Coleoptera) Can. Entom. 65: 261-262.
- WALLIS, J.B. 1933 b. Some new Dytiscidae (Coleoptera). Can. Entomol. 65: 268-278.
- WALLIS, J.B. 1939 a. Hydaticus modestus Sharp versus Hydaticus stagnalis Fab. in North America (Col. Dytiscidae). Can. Entomol. 71: 126-127.
- WALLIS, J.B. 1939 b. The genus Graphoderus Aubé in North America (north of Mexico) (Coleoptera: Dytiscidae). Can. Entomol. 71: 128-130.
- WALLIS, J.B. 1939 c. The genus Ilybius Er. in North America (Col. Dytiscidae). Can. Entomol. 71: 192-199.
- WALLIS, J.B. 1950. A new species of Dytiscus Linn. (Col. Dytiscidae). Can. Entomol. 82: 50-52.
- WALLIS, J.B. 1973. An annotated list of the Hydradephaga (Coleoptera Insecta) of Manitoba and Minnesota. Quaestiones entomologicae 9: 99-114.
- WATTS, C.H.S. 1970. The larvae of some Dytiscidae (Coleoptera) from Delta, Manitoba. Canadian Entomologist 102: 716-728.
- WESENBERG-LUND, C. 1913. Biologische Studien über Dytisciden. Inter. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl., Serv. V. 1: 1-129.
- WESENBERG-LUND, C. 1943. Biologische der Süsswasserinsekten. Kobenhavn. PP. 250-308.
- WICKHAM, H.F. 1895 a. The coleoptera of Canada VIII. The Haliplidæ and Dytiscidae of Ontario and Quebec. Can. Entomol. 27: 69-76.
- WICKHAM, H.F. 1895 b. The coleoptera of Canada IX. The Dytiscidae (Colymbetini) of Ontario and Quebec. Can. Entomol. 27: 117-122.
- WICKHAM, H.F. 1895 c. The coleoptera of Canada X. The Dytiscidae (Dytiscini and Cybistrini) of Ontario and Quebec. Can. Entomol. 27: 149-153.
- WIGGINS, G.B., MACKAY, R.J. et SMITH, I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. Arch. Hydrobiol. Suppl. 58 172: 97-206.

- WILLIAMS, G.B. 1936. Biological studies in Hawaiian water loving insects. Part I. Coleoptera. Proc. Haw. Entomol. Soc. 9: 244-261.
- WILSON, C.B. 1923. Water beetles in relation to pond fish culture with life histories of those found in fishpond at Fairport, Iowa. Bull. United States Bureau Fish. Wash., 39: 231-345.
- YOUNG, F.N. 1951. A new water beetle from Florida, with a key to the species of Desmopachria of the United States and Canada. (Col. Dytiscidae) Bulletin of the Brooklyn Entomological Society 46: 107-112.
- YOUNG, F.N. 1953 a. A new species of Bidessus from southern Michigan (Col. Dytiscidae) Bulletin of the Brooklyn Entomological Society 48: 111-112.
- YOUNG, F.N. 1953 b. A new Hydroporus from Michigan, with notes on other members of the Hydroporus vilis group (Col. Dytiscidae) Bulletin of the Brooklyn Entomological Society 48: 116-122.
- YOUNG, F.N. 1953 c. Two new species of Matus with a key to the known species and subspecies of the genus (Col. Dytiscidae). Annals of the Entomological Society of America 46: 49-55.
- YOUNG, F.N. 1953 d. The types of Hydradephaga in the W.S. Blatchley Collection, with generic reassessments and synonymies (Col. Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Haliplidae) Can. Ent. 85: 113-119.
- YOUNG, F.N. 1954. The water beetles of Florida. University of Florida Press. Gainesville. IX + 238 p.
- YOUNG, F.N. 1956. A preliminary key to the species of Hydrovatus of the eastern United States (Col. Dytiscidae) Coleopterist's Bulletin 10: 53-54.
- YOUNG, F.N. 1960 a. Notes on the water beetles of Southampton Island in the Canadian Arctic. (Col. Dytiscidae and Haliplidae) Can. Entomol. 92: 275-278.
- YOUNG, F.N. 1960 b. The water beetles of a temporary pond in southern Indiana. Proceedings of the Indiana Academy of Science 69: 154-164.
- YOUNG, F.N. 1963 a. The nearctic species of Copelatus Erichson (Col. Dytiscidae). Quaterly Journal of the Florida Academy of Sciences 26: 56-77.
- YOUNG, F.N. 1963 b. Two new North American species of Hydrovatus, with notes on other species (Col. Dytiscidae). Psyche 70: 184-192.
- YOUNG, F.N. 1963 c. A new species of Laccophilus from the Bahamas. (Col. Dytiscidae) American Museum Novitates (2152): 1-5.
- YOUNG, F.N. 1967 a. A key to the genera of American Bidessine water beetles, with descriptions of three new genera. (Col. Dytiscidae, Hydroporinae) Coleopterists Bulletin 21: 75-84.

- YOUNG, F.N. 1967 b. The Hydroporus blanchardi-tigrinus complex. (Col. Dytiscidae). The Florida Entomologist 50: 63-67.
- YOUNG, F.N. 1969. A checklist of the American Bidessini (Coleoptera: Dytiscidae, Hydroporinae) Smithsonian contributions to Zoology 33: 1-5.
- YOUNG, F.N. 1970. Two new species of Hydrodessus from Suriname, with a key to the known species. Studies on the fauna of Suriname and other Gruanas 49: 152-158.
- YOUNG, F.N. 1974. Review of the predaceous water beetles of the genus Anodocheilus (Coleoptera: Dytiscidae, Hydroporinae). Occas. Papers of the museum of zoology, University of Michigan 670: 1-18.
- YOUNG, F.N. 1977. Predaceous water beetles of the genus Neobidessus Young in the America north of Colombia. (Coleoptera: Dytiscidae, Hydroporinae). Occasional papers of the museum of zoology, University of Michigan 681: 1-24.
- YOUNG, F.N. 1978. A new predoceous water beetle from the eastern United States: Hydroporus (Sternoporus) psammodytes. Coleopterist's Bulletin 32: 189-192.
- YOUNG, F.N. 1979. A key to the Nearctic species of Celina with descriptions of new species. (Coleoptera: Dytiscidae). J. Kansas Ent. Soc. 52: 820-830.
- YOUNG, F.N. 1980. Predaceous water beetles of the genus Desmopachria Badington: the subgenera with descriptions of new taxa (Coleoptera: Dytiscidae) Rev. Biol. Trap. 28: 305-321.
- YOUNG, F.N. 1981 a. A new species of Agabus from the Southwestern United States. (Coleoptera: Dytiscidae) the Coleopterist's Bulletin. 35: 349-351.
- YOUNG, F.N. 1981 b. Predaceous water beetles of the genus Desmopachria: the D. convexa group and D. grana group. (Coleoptera: Dytiscidae). Occas. Pap. Fla. State Collect Arthropods. 2: 1-11.
- YOUNG, F.N. 1981 c. Predoceous water beetles of the genus Desmopachria Badington: The leechi-glabriuscula group (Coleoptera: Dytiscidae) Pan-Pacific Entomol. 57: 57-64.
- YOUNG, F.N. 1981 d. Predoceous water beetles of the genus Neobidessus Young from South-America. (Coleoptera: Dytiscidae). The coleopterist's Bulletin 35: 317-340.
- YOUNG, F.N. 1984. 2 new species of Hydroporus neoporus from the Southeastern United States. (Coleoptera: Dytiscidae) Coleopterist's Bulletin. 38: 185-189.
- YOUNG, F.N. et LONGLEY, G. 1976. A new subterranean aquatic beetle from Texas (Coleoptera: Dytiscidae, Hydroporinae) Ann. Ent. Soc. Amer. 69: 787-792.

- YOUNG, F.N. et WOLFE, G.W. 1984. Hygrotus Berneri new species of water beetle from Florida. (Coleoptera: Dytiscidae) J. Kans. Entomol. Soc. 57: 130-133.
- ZALOM, F.G., GRIGARICK, A.A. et WAY, M.O. 1980. Diel flight periodicities of some Dytiscidae associated with California rice paddies. Ecological Entomology 5: 183-187.
- ZAITSEV, F.H. 1953. Fauna of the U.S.S.R. Coleoptera. Volume 4. Amphizoidae, Hygrobidae, Haliplidae, Dytiscidae, Gyrinidae. Version anglaise (1972) Israel Program for Scientific translation, 401 pp.
- ZIMMERMAN, J.R. 1960. Seasonal population changes and habitat preferences in the genus Laccophilus (Coleoptera: Dytiscidae) Ecology, 41: 141-152.
- ZIMMERMAN, J.R. 1970. A taxonomic revision of the aquatic beetle genus Laccophilus (Dytiscidae) of North America. Memoirs of the American Entomological Society 26: 1-275.
- ZIMMERMAN, J.R. 1980. Use of multivariate procedures in studies of species problems in the sculptilis group of North American Colymbetes (Coleoptera: Dytiscidae) Coleopterist's Bulletin, 34: 213-226.
- ZIMMERMAN, J.R. 1981 a. Reticulate evolution in Colymbetes (Coleoptera: Dytiscidae) Pan-Pacific Ent. 57: 43-51.
- ZIMMERMAN, J.R. 1981 b. A revision of the Colymbetes of North America (Dytiscidae). Coleopterist's Bulletin 35: 1-51.
- ZIMMERMAN, J.R. 1982. The Deronectes (Coleoptera: Dytiscidae) of the southwestern United States, Mexico and Guatemala. Coleopterist's Bulletin 36: 412-438.
- ZIMMERMAN, J.R. et SMITH, R.L. 1975 a. The genus Rhantus (Coleoptera: Dytiscidae) in North America Part 1. General account of the species. Trans. Amer. Ent. Soc. 101: 33-123.
- ZIMMERMAN, J.R. et SMITH, R.L. 1975 b. A survey of Deronectes (Coleoptera: Dytiscidae) of Canada, the United States and Northern Mexico. Trans. Amer. Ent. Soc. 101: 651-722.
- ZIMMERMANN, A. 1919. Die Schwimmkäfer des Deutschen Entomologischen Museums in Berlin. Dahlem. Archive für Naturgeschichte 83: 68-249.
- ZIMMERMANN, A. 1920. Coleopterorum catalogues pars 71, Dytiscidae, Haliplidae, Hygrobidae, Amphizoïdae. Volum 4, Berlin, 326 pp.
- ZIMMERMANN, A. 1921. Zoologische Ergebnisse zweier in den Jahren 1902 und 1904 durch die sinaihalbinsel untermommener botanischer Studienreisen, Dytiscidae und Gyrinidae. Entomologische Bleetter Fuer Biologie und Systematik der Koefer 17: 84-91.

- ZIMMERMANN, A. 1934. Monographie der paläarktischen Dytisciden V.
Colymbetinae. (1. teil: Copelatini, Agabini: Gattung Gaurodytes Thoms)
Koleopterologische Rundschau 80: 138-214.
- ZIMMERMANN, A. 1935. Monographie der Paläarktischen Dytisciden. VI.
Colymbetinae (2. teil. Agabini; Colymbetini: Gattung Ilybius Er.)
Koleopterologische Rundschau 21: 61-92.

Annexe 1

Dytiscidae recensés en Basse-Mauricie.

<i>Agabus erichsoni</i>	<i>Hydroporus niger</i>
<i>Agabus opacus</i>	<i>Hydroporus rotabilis</i>
<i>Agabus phaeopterus</i>	<i>Hydroporus undulatus</i>
<i>Agabus semipunctatus</i>	<i>Hydroporus levanderi</i>
<i>Agabus subfuscatus</i>	<i>Hydroporus tristis</i>
<i>Agabus ambiguus</i>	<i>Hydroporus striola</i>
<i>Agabus falli</i>	<i>Hydroporus n. sp. cf. nigellus</i>
<i>Agabus bifarius</i>	<i>Hydroporus destellus</i>
<i>Agabus wasastjermae</i>	<i>Hydroporus badiellus</i>
<i>Agabus inscriptus</i>	<i>Hydroporus aequus</i>
<i>Agabus gagates</i>	<i>Hydroporus paugus</i>
<i>Agabus thomsoni</i>	<i>Hydroporus stagalis</i>
<i>Agabus aethracinus</i>	<i>Hydroporus brevicornis</i>
	<i>Hydroporus hockingi</i>
<i>Acilius sylvanus</i>	<i>Hygrotus sylvanus</i>
<i>Acilius semisulcatus</i>	<i>Hygrotus turbidus</i>
<i>Acilius mediatus</i>	<i>Hygrotus laccophilinus</i>
<i>Acilius fraterculus</i>	<i>Hygrotus sayi</i>
<i>Copelatus glyphicus</i>	<i>Hygrotus impressopunctatus</i>
<i>Coptotomus interrogatus</i>	<i>Hygrotus picatus</i>
<i>Colymbetes sculptilis</i>	<i>Hygrotus dissimilis</i>
	<i>Hygrotus farctus</i>
	<i>Hygrotus nubilis</i>
<i>Desmopachria convexa</i>	<i>Ilybius ignorans</i>
<i>Dytiscus fasciventris</i>	<i>Ilybius biguttulus</i>
<i>Dytiscus harrisii</i>	<i>Ilybius incognitus</i>
<i>Dytiscus cordieri</i>	<i>Ilybius discedens</i>
<i>Dytiscus verticalis</i>	<i>Ilybius pleuriticus</i>
<i>Dytiscus hybridus</i>	<i>Laccophilus maculosus</i>
<i>Dytiscus dauricus</i>	
<i>Deroecetes griseostriatus</i>	<i>Liodesmus affinis</i>
	<i>Liodesmus fuscatus</i>
<i>Graphoderus perplexus</i>	<i>Laccophilus conwideus</i>
<i>Graphoderus liberus</i>	<i>Laccophilus lateralis</i>
<i>Hydroporus signatus</i>	<i>Neoscutopterus horioni</i>
<i>Hydroporus fuscipeennis</i>	<i>Neoscutopterus angustus</i>
<i>Hydroporus tenebrosus</i>	
<i>Hydroporus rectus</i>	<i>Rhaetus birotatus</i>
<i>Hydroporus columbianus</i>	<i>Rhaetus consimilis</i>

Annexe 1 (suite)

Rhabdosciurus sinuatus
Rhabdosciurus suturellus
Rhabdosciurus wallisi

Uvarus granarius

Annexe 2

Répartition des espèces de Dytiscidae récoltées en Basse-Mauricie durant 1984

Espèces	I	II	III	IV	V	VI
<i>Agabus ambiguus</i>	●					
<i>Agabus falli</i>	●					
<i>Coptotomus interrogatus</i>	●					
<i>Colymbetes sculptilis</i>	●					
<i>Dytiscus cordieri</i>	●					
<i>Dero rectes griseostriatus</i>	●					
<i>Hydaticus piceus</i>	▲					
<i>Graphoderus perplexus</i>	●					
<i>Ilybius incarinatus</i>	●					
<i>Hydroporus de stellus</i>	▲					
<i>Agabus subfuscatus</i>	●		●			
<i>Desmopachria convexa</i>	▲		●			
<i>Hydaticus modestus</i>	▲		●			
<i>Ilybius biguttulus</i>	▲		▲			
<i>Hygrotaurus turbidus</i>	▲		▲			
<i>Hygrotus sayi</i>	□		●			
<i>Hygrotus dissimilis</i>	●		●			
<i>Hydroporus columbianus</i>	□		●			
<i>Hydroporus undulatus</i>	▲		●			
<i>Agabus erichsoni</i>	▲			□		
<i>Acilius sylvanus</i>	●		●			
<i>Rhaetus bivittatus</i>	▲		●			
<i>Hygrotus picatus</i>	●		●			
<i>Hydroporus notabilis</i>	▲		●			
<i>Acilius semisulcatus</i>	□		▲		□	
<i>Hygrotus laccophilinus</i>	□		●		●	

Annexe 2 (suite)

Espèces	I	II	III	IV	V	VI
<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	□	□	●			
<i>Hydroporus signatus</i>	▲	□	▲			
<i>Hydroporus tenebrosus</i>	▲	□	▲			
<i>Hydroporus niger</i>	□	▲		●		
<i>Laccophilus maculosus</i>	□	□	●		●	
<i>Liodesmus affinis</i>	□	□	▲		●	
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	□	□	▲		●	
<i>Hydroporus striola</i>	□	□	□	□	▲	
<i>Dytiscus harrisii</i>		●				
<i>Laccornis conoides</i>		●	●			
<i>Agabus semipunctatus</i>	●				▲	
<i>Agabus gagates</i>	●			□	●	●
<i>Hydroporus tristis</i>	●	□	□	□	□	
<i>Agabus opacus</i>		●				
<i>Agabus phaeopterus</i>		□				
<i>Copelatus glyphicus</i>		●				
<i>Hygrotus sylvanus</i>		●				
<i>Dytiscus fasciventris</i>		●		●		
<i>Ilybius ignarus</i>		●			▲	
<i>Hydroporus levanderi</i>	□					●
<i>Hydroporus n.sp. cf. nigellus</i>	□		□	●	●	
<i>Hydroporus rectus</i>			▲			
<i>Neoscutopterus hornii</i>			●			
<i>Liodesmus fuscatus</i>		□		□		
<i>Ilybius discedens</i>		▲			●	
<i>Agabus bifarius</i>		●		▲		
<i>Hydroporus paugus</i>		●		●		

Annexe 2 (suite et fin)

