

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'ENTOMOFAUNE DES CÔNES DE SAPIN BAUMIER (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL)
ET SON IMPACT SUR LA RÉGÉNÉRATION.

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

ÉDITH CADIEUX

FÉVRIER 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

Accroché à la cime d'un arbre géant
Je suis dérangé par le vent
Je pense à revenir chez moi
C'est bête mais là-bas les planchers ne bougent pas

[...]

Accroché à la cime d'un arbre géant
Je suis balancé par le vent
Des millions de petites feuilles vertes et argents
Dansent comme les vagues sur l'océan

Les Trois accords
Extrait de Gros Mammouth Chanson

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Hubert Morin, pour la confiance qu'il a eue en moi et son aide tout au long de la réalisation du projet. Son encadrement et ses conseils pertinents m'ont permis de mener à terme ce projet. Merci également à M. Jean Turgeon du Centre de Foresterie des Grands-Lacs. Ses connaissances sur les insectes des cônes et des graines m'auront permis de parfaire la méthodologie de ce projet, mais également d'acquérir les notions nécessaires à la prise de données, à l'analyse des résultats et à la rédaction des différents chapitres de cette thèse.

Récolter les cônes, les disséquer et observer les graines une à une était un vrai travail de moine. Merci à tous ceux et celles dont la patience a été mise à rude épreuve, et à tous ceux, sans qui l'installation des dispositifs et la récolte de données n'auraient pas été possibles. D'abord Catherine Boudreault qui a été mon aide de terrain au cours de deux étés, mais également Jean-Guy Girard, Patrice Desmeules, Jean-Luc St-Germain, Audrey Turcotte, Audrey Murray, François Hébert, Doris Chalifour, Marie-Josée Tremblay et Sabrina Duchesne...en espérant ne pas en avoir oublié.

Merci à Germain Savard pour son aide sur le terrain et le support logistique; à François Gionest pour son aide sur le terrain et sa collaboration tout au long du projet; à Jacques Allaire pour son aide au Pavillon de la recherche forestière et ses conseils; à Denis Walsh pour ses conseils en statistique et pour la recherche bibliographique; à Chuck Brown et Kathryn Nystrom, tous deux du Centre de Foresterie des Grands Lacs, respectivement pour la réalisation des radiographies et l'identification des lépidoptères; à Terry Wheeler, de l'Université du McGill, pour l'identification des Chloropidae.

Merci à mes amis, dont Annie Plourde et Jacques Allaire, sans qui mon passage à Chicoutimi n'aurait certes pas été pareil. Un gros merci à François Hébert, qui a partagé ma vie au cours de trois années et qui m'a toujours appuyé, surtout lors des passes plus difficiles. Sans lui, certaines périodes auraient sans doute été beaucoup plus sombres. L'amitié qui découle de cette relation m'a permis de trouver chez lui un support moral au cours des deux dernières

années, d'obtenir des points de vue différents du mien et des conseils en cours de rédaction qui m'auront permis d'améliorer ce travail.

Merci à mes parents Thérèse et Jean-Louis qui, même à distance, m'ont toujours appuyé et qui m'ont permis de terminer la rédaction de cette thèse dans les meilleures conditions possibles. Un merci spécial à mon papa qui m'a transmis, alors que j'étais toute petite, sa curiosité pour la nature. Merci à mon frère qui sera, je n'en doute pas, toujours là pour moi. À François Bélanger pour son écoute aux cours des derniers mois. J'envoie également un gros bisou à Pénélope, pour son amour inconditionnel.

Finalement, je remercie le Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et M. Jean Turgeon, pour leur support financier et matériel tout au long du projet.

TABLES DES MATIERES

REMERCIEMENTS	III
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
LISTE DES FIGURES.....	XIII
RÉSUMÉ.....	XV
CHAPITRE 1.	
INTRODUCTION.....	1
1.1. Problématique	2
1.2. Diversité et écologie des insectes des graines et des cônes, chez le genre <i>Abies</i>	5
1.2.1. Quelques définitions	5
1.2.2. Richesse spécifique et structure de la communauté.....	6
1.2.3. Relation entre les conophytes et leur hôte	10
1.3. Impact de la prédation par les conophytes	12
1.3.1. Sur la production semencière	12
1.3.2. Impact des conophytes sur la régénération.....	13
1.4. Développement du cône chez le genre <i>Abies</i>	14
1.5. Objectifs et structure de la thèse	16
1.5.1. Chapitre 2	17
1.5.2. Chapitre 3	18
1.5.3. Chapitre 4	19
1.6. Références	20

CHAPITRE 2.

LA COMMUNAUTÉ DES CONOPHYTES ASSOCIÉS AU SAPIN BAUMIER (ABIES BALSAMEA (L.) MILL) ET SON ÉCOLOGIE EN FORÊT BORÉALE QUÉBÉCOISE .. 32

Résumé	33
2.1. Introduction	34
2.2. Méthodologie	37
2.2.1. Aire d'étude	37
2.2.2. Récolte des cônes	37
2.2.3. Dissection des cônes et radiographie des graines	38
2.2.4. Identification des insectes récoltés.....	39
2.2.5. Colonisation des cônes.....	40
2.2.6. Traitement des données	41
2.3. Résultats	45
2.3.1. Description de la communauté.....	45
2.3.2. Colonisation des cônes.....	47
2.3.3. Relations entre les espèces	49
2.4. Discussion	50
2.4.1. Description de la communauté.....	50
2.4.2. Colonisation des cônes.....	54
2.4.3. Relations entre les espèces	57
2.5. Conclusion.....	59
2.6. Références	60

CHAPITRE 3.

IMPACT DES CONOPHYTES SUR LA PRODUCTION SEMENCIÈRE DU SAPIN BAUMIER (ABIES BALSAMEA (L.) MILL) EN FORÊT BORÉALE..... 85

Résumé	86
--------------	----

3.1. Introduction	87
3.2. Méthodologie	90
3.2.1. Aire d'étude	90
3.2.2. Échantillonnage.....	91
3.2.3. Laboratoire.....	91
3.2.4. Traitement des données	92
3.3. Résultats	94
3.3.1. Morphologie des cônes et caractérisation de la production de graines.....	94
3.3.2. Impact des conophytes sur les cônes et sur la production de graines	95
3.4. Discussion	98
3.4.1. Morphologie des cônes et caractérisation de la production de graines.....	98
3.4.2. Impact des conophytes sur les cônes et sur la production de graines	99
3.5. Conclusion.....	103
3.6. Références	104

CHAPITRE 4.

IMPACT DE LA PRÉDATION DES GRAINES PAR LES CONOPHYTES SUR LA DENSITÉ DES SEMIS DE SAPIN BAUMIER (ABIES BALSAMEA (L.) MILL.) EN FORÊT BORÉALE	122
--	-----

Résumé	123
--------------	-----

4.1. Introduction	124
-------------------------	-----

4.2. Méthodologie	126
-------------------------	-----

4.2.1. Aire d'étude	126
---------------------------	-----

4.2.2. Échantillonnage.....	127
-----------------------------	-----

4.2.3. Traitement des données	129
-------------------------------------	-----

4.3. Résultats	131
----------------------	-----

4.3.1. Caractérisation de la production semencière et de la prédation prédispersion....	131
---	-----

4.3.2. Émergence des semis	132
4.3.3. Effet de la production semencière et de la prédation prédispersion sur l'émergence des semis	133
4.4. Discussion	133
4.4.1. Caractérisation de la production semencière et de la prédation prédispersion....	133
4.4.2. Impact de la production semencière et de la prédation prédispersion sur les émurgents.....	137
4.5. Conclusion.....	140
4.6. Références	141
CHAPITRE 5.	
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	162
5.1. La communauté d'insectes associés aux cônes de sapin baumier	163
5.2. L'impact des conophytes sur la production semencière.....	164
5.3. Impact des conophytes sur l'émergence des semis.....	165
5.4. De la cime... au sol...	166
5.5. Perspectives.....	168
5.6. Contribution de la thèse.....	168
5.7. Références	141
APPENDICE A.	
DESCRIPTION DES MORPHO-ESPÈCES.....	176

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1. Ordre, famille et genre et hôtes respectifs des conophytes s'alimentant des cônes et ou des graines des principales espèces du genre <i>Abies</i> en Amérique du Nord.	8
Tableau 1.2. Inventaire des espèces d'insectes associées aux cônes de sapin baumier et répartition selon leur habitude alimentaire.....	9
Tableau 2.1. Distribution des cônes disponibles dans les différents échantillonnages, pour les années 2003 et 2004.....	70
Tableau 2.2. Description des différentes catégories dans lesquelles les graines ont été classées, lors de l'examen visuel des cônes et des graines et lors de la lecture des radiographies des graines.	71
Tableau 2.3. Identité des insectes trouvés à l'intérieur des cônes de sapin baumier récoltés sur le site du Lib26..	72
Tableau 2.4. Abondance totale et abondance moyenne des larves et pourcentage dans la récolte des espèces de conophytes retrouvées dans les cônes de sapin baumier du Lac Libéral récoltés au cours des mois d'août 2003 et 2004.....	74
Tableau 2.5. Abondance totale et abondance moyenne des larves de conophytes et distribution de fréquence de chaque guide dans la récolte, pour chacune des guildes alimentaires présentes dans les cônes de sapin baumier, août 2003 et 2004.....	75
Tableau 2.6. Diversité de la communauté de conophytes et des guildes alimentaires présents dans les cônes d'une sapinière boréale située au Lac libéral pour les années 2003 et 2004 (cônes récoltés aux mois d'août).	76

Tableau 2.7. Dates où des œufs (ou des larves de premier stade larvaire) ont été retrouvés dans les cônes et stade de développement des cônes au cours desquels des larves ont été retrouvées pour les années 2003 et 2004.....	77
Tableau 2.8. Corrélations entre les espèces de conophytes retrouvées dans les cônes de sapins baumier, en considérant l'abondance totale des espèces dans les cônes, puis la répartition de celles-ci à l'intérieur du cônes.....	78
Tableau 2.9. Analyse de contingence et coefficient de contingence entre les trois paires de conophytes conopspermatophages ou spermatophages, en fonction de leur absence ou de leur présence dans les différentes portions des cônes, pour les années 2003 et 2004.....	79
Tableau 3.1. Caractéristiques des cônes de sapin baumier exposés (moyenne des cônes), récoltés aux mois d'août 2003 et 2004, dans une sapinière boréale au nord du Lac-St-Jean.	113
Tableau 3.2. Nombre moyen et pourcentage de graines pleines, vides et endommagées par cône et le rendement réel en graines des cônes, obtenus à partir de cônes de sapin baumier récoltés aux mois d'août 2003 et 2004, dans une sapinière boréale.	114
Tableau 3.3. Dégâts externes observés sur les cônes de sapin baumier récoltés au mois d'août 2003 et 2004 dans une sapinière boréale.....	115
Tableau 3.4. Nombre de cônes attaqués et taux d'attaque des cônes par les différentes espèces de conophytes.....	116
Tableau 3.5. Abondance moyenne des différentes espèces conophytes, dans les cônes récoltés la fin août dans une sapinière boréale.	117

Tableau 3.6. Nombre de graines détruites (par cône récolté et par cône attaqué) par chacune espèce de conophyte phytophage, pour les cônes récoltés fin août dans une sapinière boréale.....	118
Tableau 3.7. Taux de prédation des graines associés aux espèces se nourrissant des graines, au niveau de la production totale de graines.	119
Tableau 3.8. Proportions des graines pleines, vides et endommagées, dans les cônes exposés et les cônes couvert en 2003 et 2004.	120
Tableau 4.1. Différentes caractéristiques des huit sapinières matures sélectionnées, au Saguenay-Lac-St-Jean.	150
Tableau 4.2. Description des différentes catégories dans lesquelles les graines ont été classées, lors de l'examen visuel des cônes et des graines et de la lecture des radiographies des graines.	151
Tableau 4.3. Production semencière du sapin baumier et taux de prédation des conophytes, estimées à l'aide des trappes à graines disposées dans chacune des huit sapinières étudiées au cours des trois années d'échantillonnage.....	152
Tableau 4.4. Taux de prédation des différentes espèces de conophytes, pour les deux années d'échantillonnage et proportion des dégâts associée à chacune des espèces, moyenne des huit sites.	153
Tableau 4.5. Impact de l'année et du type de quadrat sur la densité des émergents de sapin baumier; résultats d'une analyse multivariée répétée, à deux variables (MANOVAr)..	154
Tableau 4.6. Densité totale des émergents de sapin baumier (par m ²) des huit sapinières étudiées au cours des trois années d'échantillonnage.....	155

Tableau A.1. Description et identification des morpho-espèces composant la banque de référence utilisée dans le cadre de ce projet.....	175
---	-----

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1. Développement du cône femelle chez le sapin baumier, au cours de la 2^e année du cycle de développement, soit entre l'éclatement du bourgeon, au printemps, et l'ouverture du cône, à la fin de l'été.....15
- Figure 2.1. Graines de sapin baumier radiographiées. En première ligne, des graines non parasitées, soit: a) une graine pleine et b) une graine vide, et, en deuxième ligne, des graines parasitées par c) une larve de *Dasineura* sp., d) une larve de *Dasineura* sp. attaquée par un parasitoïde et e) une larve de *Megastigmus specularis*.....80
- Figure 2.2. Distribution de fréquence du nombre d'espèces cohabitant à l'intérieur d'un même cône de sapin, pour les cônes récoltés aux mois d'août 2003 et 2004 dans une sapinière située au nord du lac St-Jean.....81
- Figure 2.3. Distribution de fréquences du nombre de guildes cohabitant à l'intérieur d'un même cône, pour les cônes récoltés aux mois d'août 2003 et 2004 dans une sapinière située au nord du Lac-St-Jean.....82
- Figure 2.4. Périodes d'attaque des cônes de sapin baumier, des différentes espèces de conophytes répertoriées dans l'étude, dans une sapinière boréale. L'astérisque indique les espèces pour lesquelles les données proviennent de la littérature.83
- Figure 2.5. Analyses par composantes principales en considérant l'abondance des espèces au niveau des cônes (par cône) et la répartition des espèces à l'intérieur des cônes (par portion).84
- Figure 3.1. Longueur des cônes couverts (sous bonnette) et exposés récoltés à la fin août de 2003 et 2004, dans une sapinière boréale. Un test de Tuckey a été réalisé pour établir les différences entre les années et les stades.....121

Figure 4.1. Distribution des huit sapinières matures sélectionnées pour l'études et réparties dans la région du Saguenay et du Lac-St-Jean.	156
Figure 4.2. Schéma des parcelles échantillons pour le suivi des pluies de graines et de l'établissement des semis. Légende : trappes à graines (cercle), quadrats sous exclos (carré hachuré) et quadrats témoins (carré blanc).	157
Figure 4.3. Trappes à graines, à gauche, et quadrat avec exclos, à droite.	158
Figure 4.4. Proportions de graines pleines, vides et taux de prédation, pour les trois années d'échantillonnage (moyenne des huit sapinières échantillonnées au Saguenay-Lac St-Jean).....	159
Figure 4.5. Densité des émergents de sapin baumier dans les quadrats témoins et les exclos, pour les trois années d'échantillonnage.	160
Figure 4.6. Régression multiple entre les log de taux de prédation des conophytes et de la production semencière (variables indépendantes) et le log de la densité des émergents.	161
Figure 5.1. Production semencière moyenne des huit sites (a) et taux de prédation (b) obtenus grâce à la récolte des cônes au lib26, au relevé des trappes à graines du Lib26 et moyenne des huit sites à l'étude.	175

RÉSUMÉ

Les conophytes sont un groupe d'insectes spécialisés dans l'exploitation des cônes : leur développement est lié obligatoirement à la présence de ceux-ci. Plusieurs espèces conophytes se nourrissent du cône et des graines et ont un impact important sur la production semencière. Les espèces s'attaquant au sapin baumier (*Abies balsamea*) sont mal connues, tout comme leur impact sur la production de graines et sur la régénération des peuplements. Le présent projet vient pallier le manque de connaissances. Il présente l'inventaire des insectes présents et la structure de la communauté, fait la relation entre les périodes de colonisations de conophytes et le développement du cône et établit certaines interactions entre les différentes espèces de conophytes. Au niveau de la production semencière, le projet a permis d'évaluer l'impact des conophytes sur la production semencière du sapin baumier. Il constitue également une première tentative de relier les pertes observées au niveau des cônes et la densité des émergents de sapin baumier. Un dispositif d'échafaudage, installé dans une sapinière boréale, a permis l'accès aux cimes des arbres, permettant la récolte des cônes sur une base périodique. Ces récoltes ont permis 1) d'identifier les insectes qui parasitent les cônes du sapin baumier, en forêt boréale, 2) d'estimer les périodes d'attaques des conophytes, 3) d'établir des relations entre les différentes espèces et 4) d'évaluer leur impact sur la production semencière. Les trois premiers points sont traités dans le chapitre 2, alors que l'impact des conophytes sur la production de graines fait l'objet du chapitre 3. Un deuxième dispositif, comprenant des grilles de trappes à graines et des quadrats pour le suivi de l'émergence des semis, a été installé dans huit sapinières (chapitre 4). Il a été possible d'établir un lien entre la prédation, la prédispersion et la régénération, en se concentrant essentiellement sur l'émergence des semis. Au cours des années 2003 et 2004, les conophytes ont colonisé l'ensemble des cônes récoltés à l'aide du dispositif d'échantillonnage. Douze espèces ont été inventoriées, principalement des espèces phytophages. Si trois de ces espèces sont abondantes (*Dasineura* sp., *Earomyia aterrima* et *Megastigmus specularis*), les autres demeurent relativement rares. La communauté est par conséquent très peu diversifiée. Les périodes d'attaque s'échelonnent sur plus de deux mois, par contre, la plupart des espèces colonisent le cône avant la lignification de celui-ci. Malgré la cohabitation de plusieurs espèces au sein d'un même cône, peu de relations de compétition ont pu être établies entre les espèces phytophages. Les tests ont toutefois permis de faire ressortir, en 2004, une relation négative entre *Dasineura* sp. et *Earomyia aterrima*, et une relation positive entre *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*. La présence des conophytes, dans les cônes, a engendré des pertes au niveau de la production semencière. Ces pertes sont relativement faibles en 2003, alors que 26,6 % des graines produites ont été endommagées. Par contre, le taux de prédation a augmenté significativement en 2004. La faible production semencière en 2004 a concentré les larves dans peu de cônes : l'abondance des larves a doublé et le taux de prédation a atteint 89,3 % de la production de graines. Par conséquent, très peu de graines pleines ont été produites cette année-là. Les données de prédation, obtenues à l'aide du dispositif de trappes à graines, reflètent ce qui a été observé dans les cônes. Les deux dispositifs permettent de constater qu'il existe une relation entre la production semencière et l'abondance des larves. Les variations interannuelles dans la production semencière engendrent des variations inverses dans l'abondance des conophytes et les dégâts associés. Ainsi les taux de prédation

sont faibles lors des années de forte production semencière. Par contre, les dégâts sont très importants en 2004, une année de faible production semencière. Cet effet se répercute au niveau des semis puisque la densité des émergents est quasiment nulle lors de ces faibles années de production semencière. Cela résulte de l'effet combiné d'un très faible taux de graines pleines et d'un important taux de prédation. Les conophytes ont donc, non seulement un effet sur la production de graines pleines, mais également sur la densité des émergents de sapin baumier. Il est cependant peu probable, dans des sapinières naturelles, que cet impact se répercute sur l'établissement des semis et donc sur la régénération des peuplements. Dans ces peuplements, la régénération est assurée par la présence d'une banque de semis permanente. Pour que les conophytes aient un impact sur la régénération, il faudrait que des taux de prédation élevés soient atteints au cours de plusieurs années consécutives, au moment de la constitution de la banque de semis permanente. Il serait toutefois intéressant d'étudier l'effet de ces insectes dans des sapinières en phase de régénération.

Mots-clés : *Abies balsamea*, conophytes, prédation prédispersion des graines, production semencière, régénération, sapin baumier.

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1.1. Problématique

La forêt boréale représente 77 % du couvert forestier au Canada, ce qui en fait le biome forestier le plus important (Gouvernement du Canada 2005). Ce territoire est dominé par les conifères et constitue la limite nordique des peuplements fermés dans l'est. Au Québec, si l'on exclut la sous-zone de la toundra forestière, la forêt boréale couvre environ 850 900 km² (Parent 2007). D'un point de vue écologique, la forêt boréale est une réserve de biodiversité importante, tant au niveau des écosystèmes présents que des espèces animales et végétales. Elle joue également un rôle économique important. Environ 350 000 hectares de forêts (sur l'ensemble du Québec) sont coupés annuellement, permettant ainsi de créer près de 78 000 emplois directs (Parent 2007). L'industrie forestière est l'un des principaux moteurs économiques dans certaines régions de la province. Le maintien et la régénération de cet écosystème est donc important pour la société québécoise.

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) est l'une des principales essences de ce biome dans l'est canadien (Ordre des ingénieurs du Québec 1996). Au Québec, l'espèce est présente de l'extrémité sud de la province jusqu'au domaine de la pessière noire à lichens, où elle atteint sa limite nordique (Sirois 1997). En forêt boréale, elle domine dans la sapinière à bouleau blanc, mais des peuplements continus sont également présents dans le domaine de la pessière noire à mousses (Ordre des ingénieurs du Québec 1996).

La dynamique des sapinières boréales est intimement liée aux perturbations qui peuvent affecter les peuplements de façon récurrente sur de grandes superficies. Les feux, les épidémies d'insectes défoliateurs, particulièrement celles de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), et les chablis sont les principales perturbations naturelles touchant les sapinières boréales (Bergeron et Dubuc 1989, Morin et Laprise 1990, Sirois 1997, Bergeron 2000, Ruel 2000, Jardon *et al.* 2003). Les coupes forestières constituent également une perturbation majeure.

La stratégie reproductive du sapin est basée sur la constitution d'une banque de semis (Ghent *et al.* 1957, MacLean 1988, Morin 1994, Morin et Laprise 1997, Johnson *et al.* 2003).

L'installation de la banque de semis permanente (i.e. celle qui va participer au renouvellement du peuplement) se ferait à l'intérieur d'une fenêtre assez limitée dans le temps, qui s'ouvre suite au passage d'une perturbation. Ces perturbations modifieront certains paramètres dans le peuplement (apport lumineux, création de nouveaux microsites favorables) ce qui va favoriser l'établissement des semis. Après quelques années, tous les bons microsites auront été colonisés, le couvert se sera refermé, ce qui limitera l'établissement de nouveaux semis. En fait, il a été montré, qu'une fois la banque de semis permanente bien en place, les nouveaux émergents ont des taux de survie très faibles (Morin *et al.* 2008).

Trois principaux facteurs affectent la mise en place de la banque de semis. Le sapin est une espèce tolérante à l'ombre et ses besoins en lumière sont faibles. Cependant un minimum de 3 % de la densité de flux de lumière photosynthétique est nécessaire pour la survie et la croissance des semis (Parent *et al.* 2002). La disponibilité de bons substrats est également essentielle. Différentes études ont montré que, pour le sapin baumier, les substrats ayant la capacité de retenir l'humidité, comme les troncs en décomposition recouverts de mousses, sont généralement les plus favorables (Place 1955, Simard *et al.* 1998, Parent *et al.* 2003). Le troisième facteur est la disponibilité des graines. La reproduction par graines est le principal mode de recrutement des semis chez le sapin baumier (Bakuzis et Hansen 1965, Frank 1990). L'établissement des semis est généralement plus important suite aux bonnes années semencières (Duchesneau et Morin 1999), qui se produisent à un intervalle de 2 ou 4 ans (Frank 1990). Une concordance, entre les patrons de distribution des graines et des émergents, a également été observée dans certains peuplements (Duchesneau et Morin 1999).

Jusqu'à récemment, et malgré l'importance des sapinières dans le paysage forestier québécois, peu d'études avaient été menées pour approfondir les connaissances sur la dynamique naturelle des sapinières boréales. Suite à une étude détaillée sur le sujet (Morin 1994), quatre placettes permanentes ont été mises en place au nord du lac St-Jean (49°46' N; 72°35' O) en 1994 pour effectuer une étude démographique approfondie. Les études menées ont permis, entre autres, d'acquérir de l'information sur la structure des peuplements (Morin et Laprise 1997), l'établissement des semis (Duchesneau et Morin 1999, Morin *et al.* 2008) et

sur la croissance des arbres (Deslauriers *et al.* 2003a, 2003b). Un suivi de la production semencière y est également effectué. Ce suivi a permis de constater la présence de prédation prédispersion des graines, c'est-à-dire la prédation qui a lieu avant la dispersion des graines, attribuée à la présence d'insectes des cônes et des graines. Le pourcentage de graines détruites par les insectes représente entre 0,82 % et 54,55 % (selon les sites et les années) des graines récoltées dans les trappes à graines entre 1994-1995 et 2000-2001 (H. Morin, données non publiées). L'omniprésence de ces insectes et l'importance des dégâts certaines années soulèvent des questions quant à leur impact sur la régénération du sapin baumier et sur leur rôle dans la dynamique des sapinières.

Plusieurs espèces animales se nourrissent de graines, autant avant qu'après la dispersion de celles-ci. Malgré le fait que les deux types de prédation aient le potentiel de diminuer la disponibilité de graines, les effets de la consommation des graines après leur dispersion ont été davantage étudiés. Les différentes études, sur la prédation post-dispersion, montrent que les animaux qui consomment les graines de conifères peuvent prélever une portion considérable des graines (Louda 1989, Crawley 1992, Cornett *et al.* 1998). Les graines de sapin baumier n'échappent pas à la prédation post-dispersion (Abbott et Hart 1960, Cornett *et al.* 1998, Simmonet 2001) même si dans certains peuplements mixtes de pins et sapins il a été montré qu'elles n'étaient pas consommées préférentiellement (Duchesne 2000, Simmonet 2001). L'exclusion des petits mammifères a permis d'obtenir, dans certaines études, une augmentation des semis (Cornett *et al.* 1998) et certains auteurs ont avancé qu'une forte abondance de petits rongeurs associée à une faible année de production semencière, pourrait limiter le recrutement des semis (Simmonet 2001). Cependant, cela n'implique pas nécessairement une diminution de la densité du peuplement adulte futur.

Les prédateurs pré-dispersion des graines peuvent être des oiseaux, des mammifères (Janzen 1971, Smith et Balda 1979, Whelan *et al.* 1991) et des insectes. Ces derniers sont cependant considérés comme les plus importants prédateurs de graines pendant la phase pré-dispersion (Crawley 1992, Turgeon *et al.* 1994). Les insectes des cônes ont particulièrement retenu l'attention, principalement en raison de leurs impacts potentiels dans les vergers à graines. Les différentes études ont montré, qu'à l'instar des prédateurs post-dispersion, les insectes

des cônes peuvent diminuer de façon importante la production semencière (Tripp et Hedlin 1956, Mattson 1978, Shea 1989a, 1989b, Fogal et Larocque 1992, Schowalter 1994). Toutefois, ces études n'ont pas statué sur l'impact de ces insectes sur la régénération.

La prédation prédispersion, effectué par les conophytes, est un facteur susceptible d'avoir un impact sur la production semencière chez le sapin baumier. Leur présence dans les cônes risque de diminuer la quantité de graines pleines produites et libérées, particulièrement les années de faibles production semencière. En diminuant les graines pleines pouvant être libérées, les conophytes pourraient également avoir un effet sur la constitution de la banque de semis de sapin baumier. Puisque la production semencière est un élément important de la dynamique des sapinières, il s'avère essentiel de clarifier le phénomène de prédation prédispersion par des conophytes et d'évaluer le rôle de ces insectes dans cette dynamique.

1.2. Diversité et écologie des insectes des graines et des cônes, chez le genre *Abies*

1.2.1. Quelques définitions

Chez les conifères, les insectes qui s'attaquent aux graines et aux cônes peuvent être divisés en deux grandes catégories. Certaines espèces phytophages s'attaquent à plusieurs parties de l'arbre. Ces espèces, qui se nourrissent préférentiellement sur des parties de l'arbre autres que les cônes mais qui incluent ceux-ci dans leur alimentation, sont regroupées sous le terme « **hétéroconophyte** » (Turgeon *et al.* 1994). La tordeuse des bourgeons de l'épinette peut être classée dans ce groupe. Un deuxième groupe réunit les insectes dont le développement est lié obligatoirement à la présence des cônes : les **conophytes** (Turgeon *et al.* 1994).

Les conophytes les plus étudiés sont les espèces phytophages. Celles-ci peuvent être regroupées en trois **guildes** selon **l'exploitation qu'elles font de leur habitat et sans considérer la présence ou non de lien taxonomique** (Roques 1991, Turgeon *et al.* 1994, Fauth *et al.* 1996) :

- 1) Les **spermatophages** se nourrissent exclusivement des graines. Les larves de ce groupe complètent tout leur stade larvaire à l'intérieur d'une seule graine, la détruisant entièrement.
- 2) Les **conophages** consomment les tissus du cône sans s'attaquer directement aux graines. Dans certains cas, les larves peuvent fusionner les graines aux écailles rendant leur dispersion impossible (Tripp 1955, Hedlin *et al.* 1980). Puisque ces insectes ne détruisent pas les graines, leur impact sur la production semencière est faible et indirect.
- 3) Finalement, les **conospermatophages** s'attaquent à la fois aux tissus du cône et aux graines. Cette catégorie regroupe la majorité des espèces présentes dans les cônes. Les larves de ce groupe creusent des galeries à l'intérieur du cône. Elles peuvent détruire plus d'une graine (Scurlock *et al.* 1982, Shea 1989a, Roques 1993, Turgeon *et al.* 1994). Le patron de déplacement dans le cône des conospermatophages est généralement propre à l'espèce.

D'autres conophytes, qui ne s'alimentent cependant pas du cône ou des graines, colonisent également cet habitat. Certains d'entre eux sont des insectes **entomophages**, c'est-à-dire qu'ils s'attaquent à d'autres insectes. Cette appellation regroupe les **parasitoïdes** (insecte qui se développent aux dépens d'un autre insecte, entraînant sa mort) et des prédateurs. Ces deux groupes sont liés de près aux conophytes phytophages. Finalement, plusieurs espèces sont spécialisées pour exploiter les tissus morts (**saproxylophages**), les déchets (**détritivores**) ou les champignons (**mycophages**) présents dans les galeries creusées par les conophytes (Roques 1991)

L'ensemble des groupes d'insectes mentionnés ci-haut forme ce qu'il est possible de considérer comme une **communauté**. Une communauté étant définie, ici, comme un ensemble organisé d'espèces dans un espace défini et à un moment précis (Fauth *et al.* 1996).

1.2.2. Richesse spécifique et structure de la communauté

Le reboisement des aires coupées et l'amélioration génétique ont mené, après la deuxième guerre mondiale, à la création de plusieurs vergers à graines (Hedlin 1961). Dès lors, les

insectes des cônes et des graines ont reçu une attention grandissante. La littérature comporte donc quantité d'informations sur les insectes associés aux cônes. Cependant, l'intérêt s'est porté essentiellement sur les espèces affectant la production semencière (i.e. conophytes phytophages). Ainsi, plusieurs espèces (saproxylophages, parasitoïdes, prédateurs, détritivores) n'ont pas été inventoriées ou étudiées. Les portraits des communautés d'insectes des cônes et des graines sont donc généralement incomplets.

En Amérique du Nord, au moins 35 espèces de conophytes phytophages ont été inventoriées chez le genre *Abies*. Ces espèces se distribuent dans quinze genres répartis dans dix familles et cinq ordres, principalement ceux des Diptères, des Hyménoptères et des Lépidoptères (tableau 1.1). En Europe, sept espèces de conophytes sont associés à *Abies alba* (Roques 1983, Skrzypczynska 1989, Skrzypczynska *et al.* 1995). Les espèces entomophages, saproxylophages ou détritivores ont été inclus dans plusieurs études sur la communauté d'insectes des cônes d'*A. alba*, en Pologne, où au moins 25 espèces appartenant à ces groupes ont été dénombrées (Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1989). En Amérique du Nord, l'information sur ces insectes est fragmentaire. Kettela (1967) rapporte la présence de cinq espèces chez le sapin baumier alors que Lachance *et al.* (1985) en ont répertoriés sept (tableau 1.2).

Les principaux genres (*Megastigmus*, *Dasineura*, *Earomyia* et *Dioryctria*) sont communs à toutes les espèces de sapins et sont retrouvés également chez les autres genres de conifères (Hedlin *et al.* 1980, Turgeon *et al.* 2005). Par contre, au niveau des espèces, plusieurs sont restreintes à un seul hôte, ou du moins, un nombre restreint d'hôtes.

Tableau 1.1. Ordre, famille, genre et hôtes respectifs des conophytes s'alimentant des cônes et/ou des graines des principales espèces du genre *Abies* en Amérique du Nord.

Ordre	Famille	Genre (Nb d'espèces)	<i>Abies</i>							Références†	
			<i>amabilis</i>	<i>balsamea</i>	<i>Concolor</i>	<i>fraseri</i>	<i>grandis</i>	<i>lasiocarpa</i>	<i>magnifica</i>		<i>procera</i>
Lepidoptera	Tortricidae	<i>Barbara</i> (2)	X	X	X		X	X			1, 2, 4
		<i>Cydia</i> (1)			X		X			X	1, 2, 4, 8
		<i>Eucosma</i> (3)		X	X		X	X		X	1, 2, 4, 8
	Geometridae	<i>Eupithecia</i> (4)	X	X	X			X	X		1, 2, 4
	Pyralidae	<i>Dioryctria</i> (2)	X	X	X	X	X	X	X	X	1, 2, 4, 8, 11
Diptera	Cecidomyiidae	<i>Dasineura</i> (2)	X	X	X		X	X	X	X	1, 2, 3, 4, 7, 8, 9
		<i>Resseliella</i> (3)			X		X				4
		<i>Asynapta</i> (1)			X		X	X	X		1, 2, 4
		<i>Contarinia</i> (1)	X	X							2,12
	Anthomyiidae	<i>Strobilomyia</i> (2)		X	X		X	X			1, 2, 4, 5, 7
	Lonchaeidae	<i>Earomyia</i> (6)	X	X	X		X	X	X	X	1, 2, 4, 6, 7, 8
Hymenoptera	Torymidae	<i>Megastigmus</i> (6)	X	X	X	X	X	X	X	X	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10
Heteroptera	Coreidae	<i>Leptoglossus</i> (1)						X			1, 2
Homoptera	Aphididae	<i>Aldeges</i> (1)	X	X		X	X	X			1

†Références : 1- de Groot *et al.* 1994 ; 2- Hedlin *et al.* 1980 ; 3- Kettela 1967, 4-Miller et Ruth 1989. 5- Eastham et Jull 1999 ; 6- Owen et Morris 1998 ; 7- Shea 1989a ; 8- Scurlock *et al.* 1982 ; 9- Overhulser et Tanaka 1983 ; 10-Speers 1969 ; 11-Leidi et Neunziz 1986; Lachance *et al.* 1985

Tableau 1.2. Inventaire des espèces d'insectes associées aux cônes de sapin baumier et répartition selon leur habitude alimentaire. Le tableau inclut les espèces hétéroconophytes même si celles-ci ne sont pas incluses dans la présente étude.

Guilde	Lachance <i>et al.</i> 1985 (Québec)	Kettela 1967 (Nouveau-Brunswick)	de Groot <i>et al.</i> 1994 (revue de littérature)
Phytophages	<i>Contarinia</i> sp.	<i>Dasineura</i> sp.	<i>Dasineura</i> sp.
	Cecidomyiinae	<i>Megastigmus specularis</i>	<i>Megastigmus specularis</i>
	<i>Megastigmus specularis</i>	<i>Earomyia</i> sp.	<i>Earomyia</i> sp.
	<i>Earomyia aterrima</i>	<i>Strobilomyia</i> sp.	<i>Strobilomyia</i> sp.
	<i>Strobilomyia abietis</i>	<i>Dioryctria abietivorella</i>	<i>Barbara mappana</i>
	<i>Barbara mappana</i>		<i>Dioryctria reniculelloides</i>
	<i>Dioryctria reniculelloides</i>		<i>Dioryctria abietivorella</i>
	<i>Dioryctria abietivorella</i>		<i>Eupithecia albicapitata</i>
	<i>Eupithecia transcanadata</i>		<i>Eupithecia mutata</i>
		<i>Eucosma tocullionana</i>	
Entomophages	<i>Mesopolobus</i> sp.	<i>Platygaster</i> sp.	
	<i>Habrocytus</i> sp.	<i>Amblymerus</i> sp.	
Saproxylophages	<i>Gaurax atripalpus</i>	<i>Melanophtalma</i> sp.	
	<i>Fiebrigella</i> sp.	<i>Lonchaidae</i>	
		<i>Drosophila</i> sp.	
Myrmicophages	<i>Bradysia</i> sp.		
Hétéroconophytes	<i>Choristoneura fumiferana</i>		
	<i>Pulicalvaria piceaella</i>		
	<i>Acleris variana</i>		
	<i>Mindarus abietinus</i>		
	<i>Holocera immacuella</i>		

Finalement, la plupart des espèces inventoriées (soit 65 %) sont associées à la guildes des conospermatophages.

1.2.3. Relation entre les conophytes et leur hôte

La relation entre les conophytes et leur habitat a contribué à moduler l'écologie de ces insectes. Chaque espèce possède une période d'attaque qui lui est propre, à un moment précis de la phénologie des cônes. Différentes études ont permis de cibler ces périodes et de dresser une chronologie des attaques (Overhulser et Tanaka 1983, Roques 1983, Roques 1988, Schowalter 1994, Sweeney et Turgeon 1994, Turgeon *et al.* 2005). Cette synchronie permettrait aux insectes de profiter au maximum des ressources du cône. La plupart des espèces pondent au moment de la pollinisation ou peu de temps après. À ce moment, le cône est facilement pénétrable. De plus, ceci permet aux insectes de profiter du moment où il y a la plus grande concentration d'éléments nutritifs et d'humidité, période qui s'étend de la pollinisation jusqu'au début de la période de lignification des écailles (Dickmann et Kozlowski 1969, Powell 1970, Prévost 1986, Roques 1991). Par la suite, le cône commence à se lignifier, ce qui rend l'oviposition plus difficile (les écailles sont plus épaisses et plus dures). Parallèlement, le taux d'humidité dans le cône diminue. Les conditions sont donc moins favorables pour le développement des oeufs et des larves, ce qui n'empêche pas certaines espèces, dont plusieurs du genre *Megastigmus*, de coloniser le cône plus tard en saison (Roques 1983, Turgeon *et al.* 2005).

La relation avec l'hôte va cependant au-delà de la phénologie du cône. Chez les conifères, la production de graines montre des variations interannuelles, avec de bonnes années qui se produisent à des intervalles plus ou moins réguliers (Franklin 1974, Houle et Filion 1993, Owens 1995). Chez le sapin baumier, ce cycle est de 2 à 4 ans (Frank 1990), un fait observé dans les sapinières boréales du Lac Libéral (Parent *et al.* 2003). Cette variation interannuelle semble avoir un impact sur les populations d'insectes associées aux cônes (Hedlin 1964, Cameron et Jenkins 1988, Roques 1988, Schowalter 1994).

Quand la production semencière est élevée, l'abondance des conophytes phytophages et leurs dégâts sont généralement faibles. Par contre, lorsque la production semencière est faible, et particulièrement suite à une forte année semencière, l'abondance des conophytes à l'intérieur des cônes et le taux de prédation sont généralement élevés (Hedlin 1964, Cameron et Jenkins 1988, Roques 1988, Schowalter 1994). En fait, les variations de production de graines, présentes chez les conifères, induiraient une réponse numérique, décalée d'une année, chez les populations de conophytes. Lors des bonnes années semencières, la nourriture est en abondance. Les populations de conophytes sont rassasiées et une majorité de graines échappent à la prédation (Tripp et Hedlin 1956, Mattson 1971, Mattson 1978, Schowalter 1994). Par contre, le taux de reproduction des insectes est généralement bon. L'année suivante, un nombre important d'adultes va émerger et se partager une ressource alimentaire limitée. Cet impact de la production semencière sur les populations de conophytes serait dû, entre autres, au fait que les conophytes sont spécialisés dans l'exploitation des cônes, et que la disponibilité de la ressource alimentaire (donc l'abondance des cônes) a un effet régulateur sur leurs populations (Mattson 1978, Roques 1988, Turgeon *et al.* 1994)

Certains auteurs ont suggéré que cette relation entre l'abondance des cônes (graines) et celle des insectes serait le résultat d'une co-évolution entre les conophytes et leurs hôtes. Selon eux, la co-existence entre les conophytes et leurs hôtes serait l'un des facteurs ayant favorisé l'apparition, chez les conifères, du phénomène de « masting year », c'est-à-dire la présence de fortes années de production semencière synchronisées et épisodiques (Janzen 1971, Silvertown 1980, Lalonde et Roitberg 1992, Fenner 1991). Selon l'hypothèse dite de « saturation des prédateurs », les arbres auraient évolué de façon produire des bonnes années de production semencière intercallées entre plusieurs années de faible production semencière. Le but étant de maintenir les populations d'insectes en faible abondance pendant plusieurs années, pour permettre, lors des années de fortes production semencière, la libération d'une grande proportion de graines pleines pouvant contribuer à la régénération des peuplements (Janzen 1971, Fenner 1991, Crawley 1992). Si le lien entre production semencière, population d'insectes de cônes et taux de prédation est bien documenté (Hedlin 1964, Miller *et al.* 1984, Schowalter 1994, Turgeon *et al.* 1994), il n'en demeure pas moins que d'autres facteurs, dont ceux environnementaux, doivent également être considérés car ils sont

certainement contribué au développement de cette stratégie de reproduction (Lalonde et Roitberg, Fenner 1991).

1.3. Impact de la prédation par les conophytes

1.3.1. Sur la production semencière

La présence de conophytes phytophages peut diminuer de façon substantielle la production semencière des conifères (Tripp et Hedlin 1956, Hedlin 1964, Werner 1964, Mattson 1978, Schowalter *et al.* 1985, Shea 1989a, Fogal et Larocque 1992, Schowalter 1994). La proportion de graines endommagées est généralement faible, mais les taux de prédation peuvent s'élever à plus de 70 %, voire jusqu'à plus de 90 % lors de certaines années. La situation chez le genre *Abies* est similaire alors que les dégâts se situent le plus souvent sous la barre du 30 % (Pfister et Woolwine 1963, Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska 1988, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a, Skrzypczynska *et al.* 1995). Des taux de plus de 50 % ont toutefois été observés chez *A. grandis* (50 %, Hedlin 1967) et *A. lasiocarpa* (61 %, Khulavy *et al.* 1976) et chez *A. procera* (75 %, Overhulser et Tanaka 1983). Le plus haut taux de prédation répertorié provient de l'étude de Skrzypczynska et collaborateurs (1995) qui ont observé un taux de prédation de 82,93 % des graines chez *Abies alba*. Chez le sapin baumier, les travaux de Kettela (1967) rapportent des pertes allant jusqu'à 11 % des graines produites. Par ailleurs, l'examen des graines récoltées dans des trappes à graines installées au Lac Libéral (forêt boréale québécoise) a permis d'évaluer que les pertes associées aux conophytes variaient entre 0,82 % et 54,55 % selon les années (H. Morin, données non publiées).

L'impact des conophytes sur la production semencière est très variable, d'une année à l'autre, mais également, d'un site à l'autre. La variation temporelle s'explique principalement par la relation entre les populations de conophytes et la production semencière mentionnée plus haut. Par contre, même si plusieurs chercheurs rapportent des variations spatiales, les études ne peuvent généralement pas en expliquer les raisons. Ces variations pourraient être reliées à des différences aux niveaux du climat (Miller et Ruth 1989), du type de peuplement

(Skrzypczynska 1988, Miller et Ruth 1989, Seifert *et al.* 2000), du type d'utilisation des terres adjacentes et de l'historique de l'aménagement de la forêt (Schowalter *et al.* 1985), ou encore, dû à la présence d'hôtes alternatifs (Shea 1989a).

1.3.2. Impact des conophytes sur la régénération

Plusieurs auteurs ont également suggéré que la prédation prédispersion des graines pourrait avoir un impact sur la dynamique des populations de plantes (Louda 1982a, Ehrlen 1996, Roques *et al.* 1999). Peu d'études ont évalué comment les réductions de graines viables, par des prédateurs prédispersion, affectent l'abondance future et la dynamique de population des plantes. Cette conclusion est donc basée principalement sur des évidences indirectes :

- 1) les pertes en graines peuvent être intenses et répétées (Mattson 1978, Roques 1993, Roques *et al.* 1999);
- 2) les expériences d'exclusion ont permis d'obtenir une augmentation des graines viables produites et libérées (Louda 1982a, Andersen 1988, Louda et Potvin 1995) et;
- 3) des études sur les prédateurs post-dispersion (petits mammifères) ont montré un impact sur l'abondance et la distribution des plantes (Whelan *et al.* 1991, Castro *et al.* 1999, Duchesne *et al.* 2000).

Plusieurs études sur la prédation prédispersion portent sur les herbacées. Certaines de ces études ont montré un impact important des insectes des graines sur l'abondance des nouvelles plantules ; impact qui persistait jusqu'au niveau des populations adultes (Louda 1982a, 1982b, Louda *et al.* 1990, Louda et Potvin 1995). Au niveau des arbres, les travaux de Crawley et Long (1995) indiquent que la diminution des graines causée par des insectes associés aux graines ne seraient pas toujours suffisante pour empêcher la présence de régénération au sol (Crawley et Long 1995) puisque la régénération ne dépend pas seulement de la quantité de graines produites, mais aussi d'autres facteurs dont la disponibilité de microsites favorables à l'émergence et à l'établissement des semis. Les études actuelles au niveau des conifères laissent présager un impact négatif (Roques 1993, Dormont et Roques 1999, Roques *et al.* 1999). Toutefois, cette conclusion est basée sur l'importance des pertes

semencières causées par les conophytes. Il n'est donc pas certain que les pertes observées se répercutent au niveau de la régénération.

1.4. Développement du cône chez le genre *Abies*

Le développement des cônes chez le genre *Abies* s'échelonne sur deux ans. La première année mène à la formation des bourgeons floraux, alors que la deuxième correspond à la croissance des cônes et à la production des graines (figure 1.1). Ce développement est similaire chez les différentes espèces du genre (Franklin et Ritchie 1970). Les bourgeons floraux éclatent au printemps de la deuxième année. Le cône va croître tout l'été, avant de se désarticuler à la fin de l'été pour libérer les graines produites. Au cours de sa croissance, le cône subira plusieurs changements morphologiques qu'il est possible d'observer et de différencier visuellement. Suite au débourrement des bourgeons, les bractées s'allongent et s'ouvrent pour permettre la pollinisation du cône (Franklin et Ritchie 1970). La fin de la période de réceptivité est marquée par l'apparition des écailles ovulifères qui, en croissant, vont comprimer les bractées vers l'axe du cône, empêchant ainsi le pollen d'entrer (Powell 1970). Le cône débute alors une période de croissance rapide des écailles ovulifères qui se stabilise lorsque le cône atteint presque sa taille maximale (Franklin et Ritchie 1970). C'est au cours de cette période de croissance que les graines et les ailes vont se développer (Powell 1970). Au moment où la croissance se stabilise, la lignification des écailles ovulifères commence et se poursuit jusqu'à la fin de l'été. Très peu de modifications externes sont visibles, cependant, à l'intérieur du cône, il y a maturation des graines (Franklin et Ritchie, Powell 1970). Parallèlement aux changements physiques, le cône et les graines subissent des changements physiologiques. Des auteurs ont démontré qu'en début de saison, la teneur en eau et en éléments nutritifs est importante dans les cônes (Ching et Ching 1962, Dickmann et Kozlowski 1969, Powell 1970). Cependant, au moment de la lignification, ces valeurs sont considérablement réduites. Ces modifications font en sorte que, selon la période de l'année, le cône est plus ou moins facilement attaquant, et contient des teneurs nutritives différentes. Le cône constitue donc, pour les conophytes, un habitat et une source de nourriture temporaire. Les conophytes ont su s'adapter à ces changements physiologiques en choisissant la période la plus appropriée pour le développement de leurs larves.

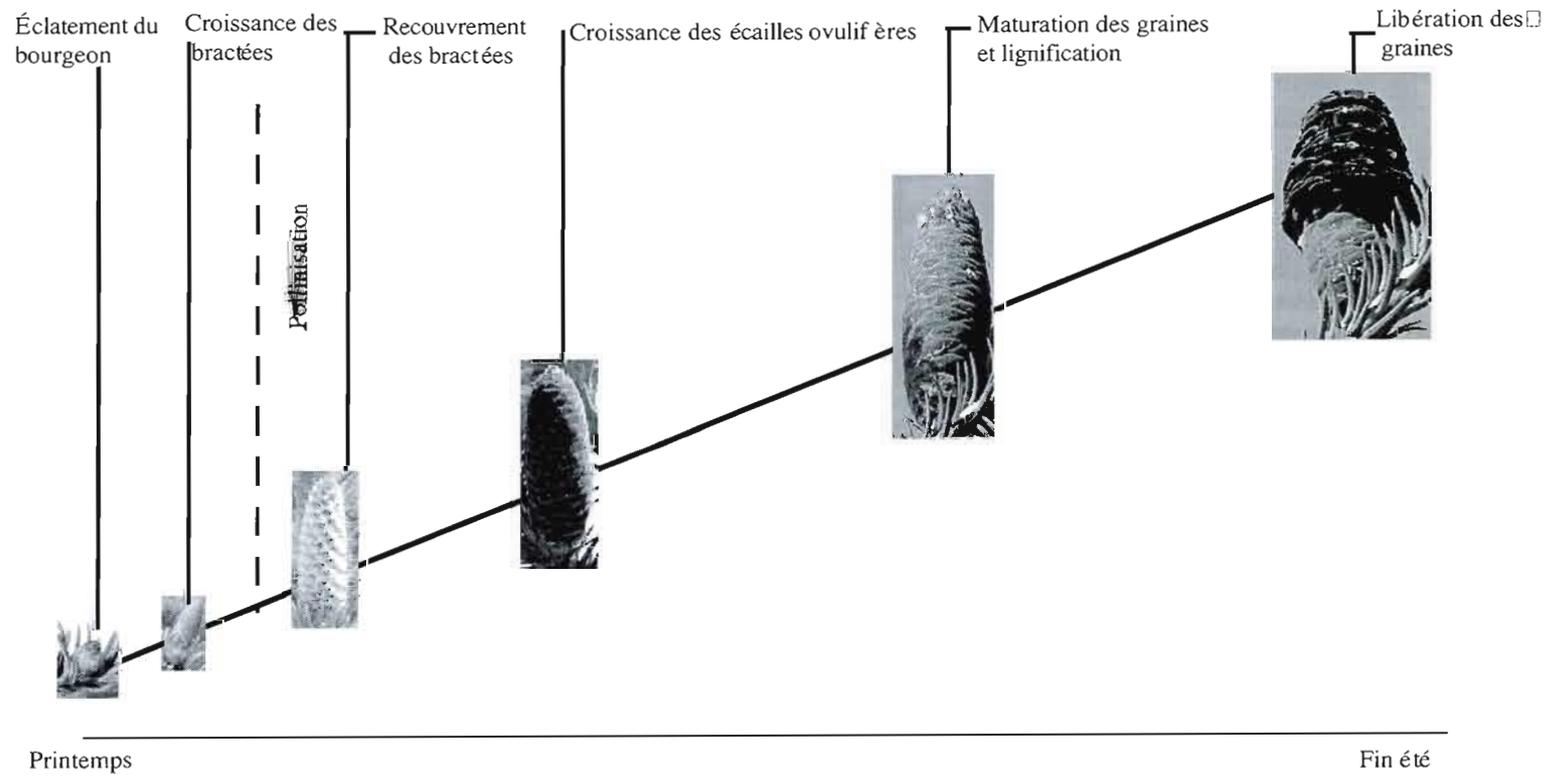


Figure 1.1. Développement du cône femelle chez le sapin baumier, au cours de la 2^e année du cycle de développement, soit entre l'éclatement du bourgeon, au printemps, et l'ouverture du cône, à la fin de l'été.

1.5. Objectifs et structure de la thèse

Les conophytes du sapin baumier ont reçu peu d'attention. Les connaissances sur la communauté d'insectes des graines et des cônes du sapin baumier en forêt boréale québécoise, ainsi que sur leur impact, tant au niveau de la production semencière que sur la régénération, sont donc presque inexistantes. L'ensemble du projet visait à combler ce manque. L'accent a été mis sur les espèces phytophages car ce sont les conophytes qui ont potentiellement le plus d'impact sur la production de graines pleines. Les espèces saproxylophages, parasitoïdes et prédatrices étaient donc secondaires. Quant aux espèces hétéroconophytes, telle la tordeuse des bourgeons de l'épinette, elles n'ont pas été intégrées à l'étude.

Le présent projet s'intègre dans une série d'études portant sur la dynamique des sapinières boréales. L'objectif principal était d'évaluer le rôle des conophytes dans cette dynamique et plus particulièrement sur la régénération des sapinières. Deux sous-objectifs en découlent, soit l'impact des conophytes sur la production semencière du sapin baumier et leur impact sur la densité des émergents.

Par ailleurs, puisqu'il existe peu d'informations sur l'écologie de la communauté de conophytes associés au sapin baumier, le projet avait également comme objectif d'évaluer la relation entre les différentes espèces et leur habitat (le cône).

L'identification des différentes espèces étant rendu nécessaire pour l'étude, l'inventaire de celles-ci et la description de la communauté constituent le dernier objectif de ce projet de recherche.

Le corps de la thèse compte trois chapitres, permettant d'atteindre les différents objectifs de recherche. Les deux premiers chapitres sont rédigés à partir des données obtenues par la récolte de cônes, sur des sapins d'un peuplement situé en forêt boréale, au nord du Lac-St-Jean. Ils se concentrent sur l'écologie des insectes des cônes du sapin baumier et sur leur

impact sur la production semencière. Les objectifs généraux associés à ces deux chapitres sont les suivants :

Chapitre 2 : Décrire la communauté de conophytes et les relations existant entre les différentes espèces et avec le développement du cône;

Chapitre 3 : Évaluer l'impact des insectes des cônes sur la production semencière

Le dernier chapitre porte sur les résultats obtenus grâce aux dispositifs de suivi des graines et des semis installés dans huit sapinières de la forêt boréale. Il est basé sur l'hypothèse que la prédation prédispersion effectuée par les conophytes a un impact sur l'émergence des semis. Le principal objectif du **chapitre 4** est d'évaluer l'impact des conophytes sur la densité des semis.

Ces chapitres s'imbriquent l'un dans l'autre, chacun avec une échelle de plus en plus grande. Le chapitre 2 dresse le portrait des insectes présents et des relations existant entre elles et leur habitat : il se concentre donc sur la communauté. Le chapitre 3 met la communauté en relation avec son hôte en évaluant l'impact de la communauté sur la production semencière. Finalement, le troisième niveau d'échelle est atteint avec le chapitre 4 qui présente l'impact des insectes, mais cette fois-ci sur la régénération des sapinières.

Note : Les chapitres 2, 3 et 4 sont le résultat du travail du candidat. Toutefois, Hubert Morin et Jean Turgeon ont participé à l'élaboration des idées de base.

1.5.1. Chapitre 2

Ce premier chapitre décrit la communauté d'insectes présente dans les cônes de sapin baumier, d'abord par un inventaire des espèces présentes dans les cônes de sapin baumier. Il présente également des informations sur la structure de la communauté à l'aide des mesures d'abondance, de richesse et de diversité de la communauté.

Deux indices de diversité ont été sélectionnés. Les études sur les communautés de conophytes montrent généralement qu'une ou deux espèces dominent le système (Skrzypczynska 1981, Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska *et al.* 1987, Miller et Ruth

1989, Shea 1989a). L'indice de Simpson a été retenu puisqu'il permet de faire ressortir cette dominance. Par ailleurs, les études ayant utilisé des indices de diversité ont opté pour celui de Margalef (Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1988, Skrzypczynska *et al.* 1990). Cet indice sera donc utilisé dans cette étude pour comparer les résultats de cette étude avec ce qui existe ailleurs dans la littérature.

Le chapitre présente également des données reliées à l'écologie des espèces soit la colonisation saisonnière des cônes par les différentes espèces ainsi que les relations existant entre les espèces.

1.5.2. Chapitre 3

Ce chapitre est la suite logique du chapitre 2, dans le sens où, après avoir déterminé quelles espèces sont présentes dans les cônes, on s'intéresse aux dégâts (ou leur absence) causés par chacune des espèces présentes.

L'objectif de ce chapitre est donc d'évaluer l'importance des dégâts associés à chacune des espèces de conophytes associées au sapin baumier et répertoriées dans l'étude, et d'évaluer leur impact commun sur la production semencière. Pour mieux mettre en perspective l'importance de cet impact, l'article caractérise d'abord le cône du sapin baumier et sa production semencière. L'évaluation des dégâts se fait à deux niveaux :

1. le taux d'attaque des cônes (pour chacune des espèces) et;
2. le taux de prédation des graines.

Le chapitre 3 constitue un premier pas vers l'évaluation de l'impact de la prédation prédispersion sur la régénération.

1.5.3. Chapitre 4

Ce chapitre transporte l'étude à une autre échelle, soit celle des sapinières. Il est basé sur les données issues de trappes à graines et de quadrats installés dans huit sapinières de la forêt boréale.

L'hypothèse de base est que la prédation prédispersion effectuée par les insectes des cônes a un impact sur la régénération des sapinières. Concrètement, l'impact a été évalué au niveau de l'émergence des semis. Les objectifs découlant de cette hypothèse sont :

- Déterminer le taux de prédation prédispersion dans la pluie de graines ainsi que la densité des émergents de sapin, pour chaque peuplement à l'étude;
- Déterminer s'il existe une relation directe entre l'abondance des graines et l'abondance des émergents et;
- Déterminer s'il existe une relation inverse entre le taux de prédation prédispersion des graines et l'abondance des émergents.

Le chapitre fait la relation entre la production semencière, le taux de prédation des graines et l'émergence de semis. En faisant le lien entre ce qui se passe dans la cime des arbres et ce qui en découle au niveau du sol, ce chapitre devient l'une des premières tentatives de vérifier l'impact concret des conophytes sur la régénération des conifères et plus particulièrement sur la densité des émergents. Effectivement, la plupart des études dans le domaine statuent sur la présence d'un impact sur la régénération dès lors que la prédation entraîne une diminution des graines viables libérées.

1.6. Références

- Abbott, H.F. et Hart, A.C. 1960. Mice and voles prefer spruce seeds. USDA, Northeastern forest experimental station. Station paper #153. 12 pages.
- Andersen, A. N. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos*. **52**: 337-340.
- Bakuzis, E.V. et Hansen, L. 1965. Balsam fir: a monographic review. University of Minnesota Press. Minneapolis. 445 pages.
- Beach, E.W. et Halpern, C.B., 2001. Controls on conifer regeneration in managed riparian forests: effects of seed source, substrate, and vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*. **31**: 471-482.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed-woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*. **81**: 1500-1516.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*. **79**: 51-63.
- Cameron, D. E. et Jenkins, M. J. 1988. Engelmann spruce losses caused by insects in northern Utah in a year of low cone production. *Great Basin Naturalist*. **48**: 508-511.
- Castro, J., Gomez, J. M., Garcia, D., Zamora, R. et Hodar, J. A. 1999, Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*. **145**: 115-123.
- Ching, T.M. et Ching, K.K. 1962. Physical and physiological changes in maturing douglas-fir cones and seed. *Forest Science*. **8**: 21-31.

- Cornett, M. W., Puettmann, K. J., et Reich, P. B. 1998. Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 196-205.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. Dans M. Fenner (éditeur). *Seeds : The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International. London, England. 157-191.
- Crawley, M. J. et Long, C. R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*. **83**: 683-696.
- de Groot, P., Turgeon, J.J. et Miller, G.E. 1994. Status of cone and seed insect pest management in Canadian seed orchards. *Forestry Chronicle*. **70**: 745-761.
- Deslauriers, A., Morin, H. et Begin, Y. 2003a. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* (L.) Mill. in the Québec boreal forest (Canada). *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 190-200.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C. et Carrer, M. 2003b. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in Québec boreal forests (Canada). *Trees, Structure and Function* **17**: 477-484.
- Dickmann, D.I. et Kozlowski, T.T. 1969. Seasonal changes in the macro- and micro-nutrient composition of ovulate strobili and seeds of *Pinus resinosa*. *Canadian journal of botany*. **47**: 1547-1554.
- Dormont, L. et Roques, A. 1999. A survey of insects attacking seed cones of *Pinus cembra* in the Alps, the Pyrénées, and Massif central. *Journal of Applied Entomology*, **123**: 65-72.

- Duchesne, L. C., Herr, D. G., Wetzell, S., Thompson, I. D. et Reader, R. 2000. Effect of seed predation, shade and soil organic matter on the early establishment of eastern white pine and balsam fir seedlings. *Forestry Chronicle*. **76**: 759-763.
- Duchesneau, R. et Morin, H. 1999. Early seedling demography in balsam fir seedling banks. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1502-1509.
- Eastham, A. M. et Jull, M. J. 1999. Factors affecting natural regeneration of *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* in a subalpine silvicultural systems trial. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1847-1855.
- Ehrlén, J. 1996. Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. *Oecologia*. **108**: 708-713.
- Fauth, J.E., Bernardo, J, Camara, M., Resetarits, Jr. W. J., Van Buskirk, J. et McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*. **147**: 282-286.
- Fenner, M. 1991. Irregular seed crops in forest trees. *Quarterly journal of forestry*. **85**:166–172.
- Fogal, W. H. et Larocque, G. 1992. Development of flowers, cones, and seeds in relation to insect damage in two white spruce communities. *Forest Ecology and Management*. **47**: 335-348.
- Frank, R. M. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. Dans R.M. Burns et B. H. Honkala (éditeurs). *Silvics of North America, volume 1: Conifers*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 26-35.

- Franklin, J.F. 1974. *Abies*. Dans Schopmeyer, C.S. (éditeur). Seeds of woody plants in the United States. USDA, Forest Service. Handbook 450. Washington, DC. 883 pages.
- Franklin, J.F. et Ritchie, G.A. 1970. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs. *Forest Science*. **16**: 356-364.
- Ghent, A.W., Fraser, D.A. et Thomas, J.B. 1957. Studies of regeneration in forest stands devastated by spruce budworm. I. Evidence of trends in forest succession during the first decade following budworm devastation. *Forest Science*. **4**: 135-146.
- Gouvernement du Canada. 2005. L'état des forêts au Canada 2004-2005 : la forêt boréale. Ressources naturelles Canada. Ottawa, Canada.
- Hedlin, A.F. 1961. Some aspects of the cone and seed insect problem in the pacific northwest. *Forestry Chronicle*. **37**: 6-9.
- Hedlin, A. F. 1964. A six-year plot study on Douglas-Fir cone insect population fluctuations. *Forest Science*. **10**: 124-128.
- Hedlin, A.F. 1967. Cone insects of Grand Fir, *Abies grandis* (Douglas) Lindley, in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **64**: 40-44.
- Hedlin, A.F., Yates, H.O.I., Tovar, D.C., Ebel, B.H., Koerber, T.W. et Merkel, E.P. 1980. Cone and seed insects of North American conifers. Canadian Forestry Service, U.S. Forest Service, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos, Mexico. Victoria. British Columbia. 122 pages.
- Houle, G. et Filion, L. 1993. Interannual variations in the seed production of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in northern Québec, Canada. *American Journal of Botany*. **80**: 1242-1250

- Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul, P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 1947–1961.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 465-492.
- Johnson, E.A., Morin, H, Miyanishi, K., Gagnon, R. et Greene, D.F. 2003. A process approach to understanding disturbance and forest dynamics for sustainable forestry. Chapitre 8. Dans P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith et W.L. Adamowicz (éditeurs). *Toward sustainable management of the boreal forest*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. 261-306.
- Kettela, E.G. 1967. The cone and seed insects of balsam fir, *Abies balsamea* (L.). Mill. Mémoire de maîtrise. University of New Brunswick. 55 pages.
- Lachance, D., Benoit, P., Laflamme, G., Bonneau, G. et Picher, R. 1985. Insectes et maladies des arbres. *Forêt Conservation*. **51**.
- Lalonde, R.G. et Roitberg, B. D. 1992. On the Evolution of Masting Behavior in Trees: Predation or Weather? *The American Naturalist*. **139**: 1293-1304.
- Leidy, N. A. et Neunzig, H. H. 1986. New host record and range extension for *Dioryctria abietivorella* (Grote) (Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. **88**: 395.
- Louda, S. M. 1982a. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Arteraceae) by flower- and seed-feeding insects. *Journal of Ecology*. **70**: 43-53.
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. Dans M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson. *Ecology of soil seed bank*. Academic Press. Toronto. 27-51.

- Louda, S. M. et Potvin, M. A. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology*. **76**: 229-245.
- Louda, S. M., Potvin M.A. et Collinge, S. K. 1990. Predispersal seed predation, post-dispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings of native thistle in Sandhills Prairie. *American Midland Naturalist*. **124**: 105-113.
- MacLean, D.A. 1988. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation. structure, and succession of balsam fir forests of Cape Breton Island, Canada. Dans M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During, et J.T.A. Verhoeven, Plant form and vegetation structure. SPB Academic publishing, The Hague, Netherlands. 253-261.
- Magurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford Blackwell Publisher. Malden, Ma. 256 pages.
- Mattson, W. J. 1971. Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red pine seed production area. *The Canadian Entomologist*. **103**: 617-621.
- Mattson, W. J. 1978, The role of insects in the dynamics of cone production of red pine. *Oecologia* **33**: 327-349.
- Miller, G.E., Hedlin, A.F. et Ruth, D.S. 1984. Damage by two Douglas-fir cone and seed insects: correlation with cone crop size. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **81**: 46-50.
- Miller, G.E. et Ruth, D.S. 1989. The relative importance of cone and seed insect species on commercially important conifers in British Columbia. Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference, held in Victoria, British Columbia, Canada , on 26-30 June 1988. 25-34.

- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **24**: 730-741.
- Morin, H., et Laprise, D. 1990. Analyse dendrochronologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*. **20**: 1753-1758.
- Morin, H. et Laprise, D. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*. **27**: 1442-1451.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A-A. et Amouch, S. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem). Dans : S. Gauthier *et al.*, éditeurs. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. Québec. 165-192.
- Ordre des ingénieurs du Québec. 1996. Manuel de foresterie. Presses de l'Université Laval, Québec. 1428 pages.
- Overhulser, D. L. et Tanaka, Y. T. 1983. Insect damage to Noble Fir seed and the feasibility of protecting cone crops in natural stands. *Forest Science*. **29**: 112-116.
- Owens, J.N. 1995. Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. *Tree physiology*. **15**: 477-484
- Owens, J.N. et Morris, S.J. 1998. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 1146-1163.
- Parent, B. 2007. Ressources et industries forestières, portrait statistique. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction du développement de l'industrie des produits forestiers. Québec. 506 pages.

- Parent, S., Morin, H. et Messier, C. 2002. Missing growth ring at the trunk base in suppressed balsam fir sapling. *Canadian Journal of Forest Research*. **32**: 1776-1783.
- Parent, S., Simard, M.J., Morin, H. et Messier, C. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 597-603.
- Pfister, R.D. et Woolwine, P.C. 1963. Insect damage in Grand Fir cones. U.S. Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. Research Note INT-8. 3 pages.
- Place, I. C. M. 1955. The influence of seed-bed conditions on the regeneration of spruce and balsam fir. Canadian Department of Northern Affairs. Natural Resources Forest Branches Bulletin **117**. 87 pages.
- Powell, G.R. 1970. Postdormancy development and growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Botany*. **48** : 419-428.
- Prévost, Y.H. 1986. The relationship between the development of cones of black spruce, *Picea mariana* (Mill) B.S.P., and their insect fauna. Thèse de doctorat. University of Guelph, Canada.
- Roques, A. 1983. Insectes ravageurs des cônes et graines d' *Abies* (sapins). Dans A. Roques. Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifère en France. Paris Cedex, Institut national de la recherche agronomique. 19-29.
- Roques, A. 1988. The larch cone fly in the french Alps. Dans A.A. Berryman éditeur. Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. New York, Plenum Press. 1-28.

- Roques, A. 1991. Structure, specificity, and evolution of insect guilds related to cones of conifers in western Europe. Dans Y.N. Baranchikov, W.J. Mattson, F.P. Hain et T.L. Paynes, éditeurs. Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees. USDA, Forest Service. General technical report NE-153. 300-315.
- Roques, A. 1993. Impact of insects on natural regeneration of high altitude alpine stands. Dans T. Anfodillo et C. Urbinati (éditeurs). Ecologia delle Foreste d'Alta Quota, Università di Padova, Padova. 71-94.
- Roques, A., Markalsa, S., Roux, G., Pan, Y-Z, Sun, J-H. et Raimbault, J.-P. 1999. Impact of insects damaging seed cones of cypress, *Cupressus sempervirens*, in natural stands and plantations of southeastern Europe. *Annals of Forest Science*. **56**: 167-177.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management* **135**: 169-178.
- Schwalter, T. D. 1994. Cone and seed insect phenology in a Douglas-Fir seed orchard during three years in Western Oregon. *Forest Entomology*. **87**: 758-765.
- Schwalter, T. D., Haverty, M. I. et Koerber, T. W. 1985. Cone and seed insects in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco, seed orchards in the western United States: distribution and relative impact. *The Canadian Entomologist*. **117**: 1223-1230.
- Scurlock, J. H., Mitchell, R. G. et Ching, K. K. 1982. Insects and others factors affecting noble fir seed production at two sites in Oregon. *Northwest Science*. **56**: 101-107.
- Seifert, M, Wermelinger, B, Schneider, D. 2000. The effect of spruce cone insects on seed production in Switzerland. *Journal of Applied Entomology* **124**: 269-278.

- Shea, P. J. 1989. Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. *The Canadian Entomologist*. **121**: 699-708.
- Shea, P.J. 1989b. Interactions among phytophagous insect species colonizing cones of white fir (*Abies concolor*). *Oecologia*. **81**: 104-110.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*. **14**: 235-250.
- Simard, M. J., Bergeron, Y. et Sirois, L. 1998. Conifer seedling recruitment in a southeastern canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science*. **9**: 575-582.
- Simmonet, F. 2001. Impact des petits rongeurs sur la régénération après feu du pin blanc (*Pinus strobus*), dans le parc national de la Mauricie. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski. 148 pages.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea*[L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience*. **4**: 340-352.
- Skrzypczynska, M. 1981. The entomofauna of the cones of fir (*Abies alba*) in Poland. *Bulletin de la Société entomologique suisse*. **54**: 291-295.
- Skrzypczynska, M. 1984. Preliminary studies on entomofauna of cones of *Abies alba* in Ojcowski and Tatranski National Parks in Poland. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*. **98**: 375-379.
- Skrzypczynska, M. 1988. Entomofauna of cones of fir (*Abies alba* Mill.) in the Tatra National Park in Poland. *Journal of Applied Entomology*. **105**: 217-222.

- Skrzypczynska, M. 1989. Review of insects found in cones of *Abies alba* Mill in Poland. Proceeding of the 3rd Cone and Seed Working Party Conference, held in Victoria, British Columbia, Canada, on 26 to 30 June 1988. 42-49.
- Skrzypczynska, M., Koziol, M., Dembibnska, F. et Wisniowski, B. 1987. Preliminary studies on the entomofauna of cones of *Abies alba* Mill. in the Roztocze National Park. Journal of Applied Entomology. **104**: 39-46.
- Skrzypczynska, M., Sikora, Z. et Guzek, R. 1995. Cono- and seminiphagous insects of fir *Abies alba* Mill. in the Babia Gora National Park and its surroundings in the southern Poland. Anzeiger fur Schadlingskunde. **68**: 34-36.
- Smith, C. C. et Balda, R. P. 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. American Zoologist. **19**: 1065-1083.
- Speers, C.F. 1969. *Megastigmus specularis* Walley infests Fir seed from Canada to North Carolina. Tree Plant Notes. **20**: 28-29.
- Sweeney J.D. et Turgeon, J.J. 1994. Life cycle and phenology of a cone maggot, *Strobilomyia appalachensis* Michelsen (Diptera: Anthomyiidae), on black spruce, *Picea mariana* (Mill.).B.S.P., in eastern Canada. The Canadian Entomologist. **156**: 49-59.
- Tripp, H. A. 1955. Descriptions and habits of Cecidomyiidae (Diptera) from white spruce cones. The Canadian Entomologist. **87**: 253-263.
- Tripp, H.A. et Hedlin, A.F. 1956. An ecological study damage appraisal of white spruce cone insects. Forestry Chronicle. **32**: 400-410.
- Turgeon, J.J., de Groot, P. et Sweeney, J.D. 2005. Insects of seed cones in Eastern Canada: Field Guide. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes

Forestry Centre, Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario. 127 pages.

Turgeon, J. J., Roques, A. et de Groot, P. 1994. Insect fauna of coniferous seed cones - diversity, host plant interactions, and management. *Annual Review of Entomology*. **39**: 179-212.

Werner, R.A. 1964. White spruce seed loss caused by insects in interior Alaska. *The Canadian Entomologist*. **96**: 1462-1464.

Whelan, C. J., Willson, M. F., Tuma, C. A., et Souza Pinto, I. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany*. **69**: 428-436.

**LA COMMUNAUTÉ DES CONOPHYTES ASSOCIÉS AU SAPIN
BAUMIER (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL) ET SON ÉCOLOGIE
EN FORÊT BORÉALE QUÉBÉCOISE**

Édith Cadieux, Hubert Morin et Jean Turgeon

Résumé

Nous avons récolté périodiquement des cônes de sapin baumier dans un peuplement de la forêt boréale québécoise. La dissection des cônes et la radiographie des graines ont permis de faire un inventaire des espèces de conophytes associées aux cônes de sapin baumier, mais également d'évaluer les relations entre les différentes espèces. Le suivi du développement des cônes et une expérience d'exclusion ont permis d'identifier les périodes d'attaques des différentes espèces répertoriées. L'échantillonnage des cônes de sapin baumier, sur 3 années, a permis de détecter la présence de 12 espèces de conophytes, dont 8 phytophages. Les espèces phytophages peuvent être réparties dans trois guildes : spermatophage (2), conospermatophage (5) et conophage (1). Les 3 autres espèces sont entomophages (1 parasitoïde et 1 prédateur) ou détritivores (1 espèce). La guildes des spermatophages est la plus abondante, en raison de *Dasineura* sp. qui est présente en forte abondance dans presque tous les cônes. *Earomyia aterrима* et *Megastigmus specularis* sont les deux autres espèces les plus communes et abondantes. Les lépidoptères, soient *Barbara mappana*, *Dioryctria abietivorella* et *Eupithecia* sp., sont très peu abondants. La colonisation des cônes débute pendant la pollinisation avec *Dasineura* sp. et se termine fin juillet, soit à la fin de la croissance des écailles ovulifères, par l'entrée dans le cône de *M. specularis*. La majorité des attaques ont toutefois lieu au début de la croissance des cônes, soit au cours du premier mois suivant l'éclosion du bourgeon. Finalement, malgré le fait que les espèces cohabitent dans un milieu limité, il existe peu de relations entre elles. L'analyse de la distribution des espèces a permis de constater, en 2004, une relation positive entre *Dasineura* sp. et *Platygaster* sp., ainsi qu'entre *Earomyia aterrима* et les Chloropidae. En 2004, deux relations sont apparues dans les résultats, soit une relation négative entre *Dasineura* sp. et *E. aterrима*, et une relation positive entre *Resseliella* sp. et *Lestodiplosis* sp.

2.1. Introduction

Les conophytes sont des insectes dont le développement est lié obligatoirement à la présence des cônes. L'intérêt porté à ces insectes découle initialement de la nécessité d'obtenir des graines pour les programmes d'amélioration génétique ou de reboisement (Hedlin 1961). Ainsi au Canada, la majorité des études approfondies ont porté sur les essences à haute valeur commerciale dont le douglas taxifolié (*Pseudotsuga menziesii*) (Hedlin 1964, Schowalter *et al.* 1985, Schowalter 1994), l'épinette noire (*Picea mariana*) (West 1986, Prévost *et al.* 1988, Fidgen *et al.* 1998) et blanche (Tripp et Hedlin 1956, Hedlin 1973, Werner 1964) et certains pins (Lyons 1957a, Lyons 1957b, Mattson 1971, de Groot 1986). Pour les essences de moindre importance économique, plusieurs auteurs ont identifié les insectes qui parasitent les graines sans réaliser d'études pour approfondir leur biologie et leur impact sur la production semencière (Turgeon *et al.* 1994).

En Amérique du Nord, les conophytes associés au genre *Abies* ont davantage été étudiés chez les espèces de l'Ouest (Hedlin 1967, Scurlock *et al.* 1982, Kulhavy *et al.* 1976, Overhulser et Tanaka 1983, Shea 1989a). La littérature compte quelques études ou revues de littérature portant sur les conophytes du sapin baumier (*Abies balsamea*) (Speers 1969, Hedlin *et al.* 1980, de Groot *et al.* 1994) dont celles de Lachance *et al.* (1985) et Gagnon (1986) au Québec et de Kettela (1967) au Nouveau-Brunswick. Ces études constituent les seules ayant été réalisées dans le nord-est canadien. Elles ont respectivement inventorié neuf, une et cinq espèces phytophages. Les communautés de conophytes associées aux sapins sont également composées de plusieurs espèces entomophages et saproxylophages (Kettela 1967, Skrzypczynska 1984, Lachance *et al.* 1985, Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1988, Skrzypczynska *et al.* 1990).

Les différentes études réalisées ont permis d'inventorier les espèces et d'évaluer l'impact de certaines espèces sur la production semencière. Toutefois, outre celle de Kettela (1967) qui a évalué les périodes d'attaques, elles apportent peu d'informations sur la biologie des espèces.

L'écologie des conophytes est étroitement liée à la production de cônes. Ainsi, plusieurs études ont montré une relation entre les variations inter-annuelles dans la production semencière et l'abondance des conophytes (Hedlin 1964, Cameron et Jenkins 1988, Roques 1988, Schowalter 1994). L'abondance des conophytes serait plus importante suite à une forte année semencière, mais faible aux cours des autres années. Également, les périodes d'attaque des conophytes seraient une adaptation liée aux modifications structurelles qui se déroulent dans le cône en développement (Roques 1991). Au cours de leur croissance, les cônes subissent plusieurs changements morphologiques et physiologiques qui font en sorte que, selon la période de l'année, le cône est plus ou moins facilement attaquant, et il contient des teneurs nutritives différentes. Les conophytes ont su s'adapter à ces changements physiologiques en choisissant la période la plus appropriée pour le développement de leurs larves. Plusieurs espèces colonisent le cône au début de son développement alors qu'il n'est pas lignifié et que les teneurs en eau et en éléments nutritifs sont plus élevées (Ching et Ching 1962, Dickmann et Kozlowski 1969, Powell 1970). La relation entre la période d'attaque des insectes et le développement phénologique des cônes a été établie pour plusieurs espèces de conifères (Lyons 1957b, Roques 1983, Prévost 1986, Schowalter 1994, Olenici 1996, Turgeon *et al.* 2005). Chez le genre *Abies*, plusieurs études, dont celle de Kettela (1967) chez le sapin baumier, ont déterminé les périodes au cours desquelles les conophytes étaient présents dans le cône, sans toutefois préciser la chronologie des attaques initiales en relation avec les phases phénologiques (Skrzypczynska 1981, Overhulser et Tanaka 1983, Shea 1989a). Les données présentes dans la littérature ont permis à Roques (1983) d'établir cette relation chez *Abies alba*, en Europe. La relation entre la chronologie des attaques et le développement du cône est toujours inconnue chez *Abies balsamea*.

Les informations sur la communauté d'insectes des cônes du sapin baumier, c'est-à-dire l'ensemble des espèces qui vivent dans le cône, à l'intérieur d'une période de temps délimitée (selon Fauth *et al.* 1996), demeurent fragmentaires. Le premier objectif de cette étude est de décrire la communauté de conophytes du sapin baumier en forêt boréale québécoise, en s'attardant particulièrement aux espèces phytophages. La récolte de cônes et leur dissection a permis d'inventorier les espèces présentes dans une sapinière boréale et d'évaluer la richesse et l'abondance des larves, ainsi que la diversité de la communauté de conophytes.

Un deuxième objectif est d'identifier les périodes d'attaque des conophytes colonisant les cônes de sapin baumier et de relier ces périodes avec le développement morphologique du cône. Kettela (1967) a établi les dates de colonisation de quatre espèces de conophytes, dans une sapinière mélangée du Nouveau-Brunswick. Il est ainsi possible d'établir l'ordre d'entrée des différentes espèces. Toutefois, il n'a pas établi de relations entre les dates de colonisation et le développement du cône. Puisque ses données ne reposent que sur une année et que le développement des cônes est relié, en partie, aux conditions climatiques, il devient difficile de comparer des études distantes géographiquement et dans le temps. En établissant un lien entre les dates de colonisation et le développement des cônes, l'étude permettra de fixer des repères qui pourront être utilisés par d'autres pour comparer des résultats provenant d'études différentes.

Finalement, les cônes sont une ressource alimentaire limitée dans le temps et dans l'espace. La recherche de nourriture peut amener plusieurs espèces à cohabiter. Différentes relations inter-spécifiques peuvent donc être observées (de Groot *et al.* 1994). La présence d'espèces entomophages (parasitoïdes et prédateurs) dans les inventaires témoignent de la présence de relation de prédation (Hedlin 1961, Kettela 1967, Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska *et al.* 1990). Certaines études ont également fait ressortir des relations de compétitions entre certaines espèces (Mattson 1986, Shea 1989b, Sweeney et Quiring 1998). Le troisième objectif de l'étude était donc d'évaluer les relations existant entre les différentes espèces présentes dans les cônes, particulièrement entre les espèces s'alimentant des graines (conospermatophages et spermatophages). Dans le cas de ces dernières, nous posons d'ailleurs l'hypothèse suivante : ces espèces partageant la même ressource alimentaire, des relations de compétition devraient exister entre elles. Cette compétition pourrait entraîner soit une diminution d'abondance d'une des espèces ou encore des adaptations permettant la cohabitation (exemple : exclusion spatiale). Cette compétition devrait être plus forte entre les espèces spermatophages car celles-ci ont une niche écologique très semblable.

2.2. Méthodologie

2.2.1. Aire d'étude

Depuis 1994, des placettes permanentes sont échantillonnées au nord du Lac St-Jean, près du 50° parallèle (49°48'N, 72°35' W) afin d'effectuer des études démographiques. Ces placettes sont situées dans le domaine de la pessière à mousse de l'Ouest (Saucier *et al.* 1998) mais sont dominées par le sapin baumier qui occupe entre 76 et 91 % de la surface terrière. La production semencière, suivie depuis 1994, montre des variations interannuelles importantes (Morin *et al.* 2008). Sauf pour la placette permanente du Lib24, les peuplements ont tous une production de graines similaire.

Pour cette étude, l'inventaire a été réalisé dans la placette permanente du Lib26 (ci-après appelé site) parce que 1) la production semencière au cours des 10 années précédant l'étude a été régulière et 2) la hauteur moyenne inférieure et la densité supérieure de tiges dans ce site ont facilité l'installation d'échafaudages permanents et ont permis de maximiser la quantité d'arbres pouvant être accessibles pour la récolte de cônes.

2.2.2. Récolte des cônes

Des échafaudages (4) ont été installés en 2002 de façon à atteindre la cime d'au moins 30 arbres dominants ou co-dominants. Il a été considéré que ce nombre permettrait d'obtenir suffisamment de cônes pour l'étude.

Un pré-échantillonnage a été effectué en 2002, suite à l'installation des échafaudages. Cinquante cônes ont été récoltés dans les arbres, à toutes les deux semaines, entre le début juin et la fin août, pour permettre une évaluation qualitative de la communauté présente en 2002, de mettre au point la méthodologie à suivre et de monter la collection de référence pour l'identification des insectes. Les graines n'ont pas été disséquées ou radiographiées.

En 2003, 19 arbres ont produit un total de 518 cônes. En 2004, la production totale de 112 cônes est répartie sur 12 arbres, les autres n'ayant pas produit de cônes. Au début juin, les cônes présents ont été attribués à différents échantillonnages (tableau 2.1). Un premier groupe de cônes a été récolté sur une base hebdomadaire entre la pollinisation (début juin) et le début de la désarticulation des cônes (fin août). Cet échantillonnage périodique a permis de récolter 15 cônes par semaine en 2003 pour un total de 150. En 2004, quatre cônes par semaine ont été récoltés au cours de deux premières semaines, puis par la suite, un cône a été récolté chaque semaine (pour un total de 18). L'échantillonnage plus intensif en début d'été, en 2004, visait à obtenir des œufs des espèces colonisant les cônes pendant la période de pollinisation. D'autres cônes ont été attribués à une expérimentation d'exclusion (voir section 2.2.4) soit 60 cônes en 2003 et 48 en 2004. À la fin août, juste avant l'ouverture des cônes et la libération des graines, les cônes ayant participé à l'expérimentation d'exclusion ainsi que les cônes restant sur les branches (soit 33 cônes en 2003 et 40 en 2004) ont été récoltés. Il est à noter qu'en 2003, plusieurs cônes sont morts entre la première et la deuxième date d'échantillonnage ce qui a considérablement diminué le nombre de cônes disponibles. Également, au cours des deux années, plusieurs cônes sont tombés en cours d'été.

Tous les cônes récoltés ont été identifiés et ramenés en laboratoire. Comme la période entre la récolte et la dissection pouvait s'étaler sur plusieurs semaines, les cônes ont été entreposés à 4°C, jusqu'au moment de leur dissection, dans le but de ralentir la croissance des insectes.

2.2.3. Dissection des cônes et radiographie des graines

La plupart des insectes des graines et des cônes ont un comportement alimentaire unique et laissent des signes caractéristiques de dégâts qui sont souvent faciles à repérer et à reconnaître (Turgeon *et al.* 2005). De plus, dans la plupart des cas, les insectes appartenant au même genre ont le même comportement alimentaire peu importe l'essence de l'hôte attaqué. Un examen externe a donc été réalisé pour repérer les dégâts extérieurs comme les trous de sortie et les excréments. Ces dégâts ont été décrits et situés sur le cône à l'aide d'un schéma. Lorsque c'était possible, la morpho-espèce (voir section morpho-espèce plus bas) responsable des dégâts était identifiée. Par la suite, les cônes ont été disséqués écaille par écaille, de la

base vers l'apex. Chaque graine a été observée à l'aide d'un binoculaire (10x), puis classée dans l'une des trois catégories suivantes : non-développée, d'apparence saine, et endommagée (tableau 2.2). Les graines endommagées étaient à nouveau catégorisées, selon le type de dégât, afin de relier ce dernier à une morpho-espèce.

Les larves trouvées ont été comparées avec les spécimens de la collection de référence débutée en 2002 afin d'identifier la morpho-espèce puis elles ont été placées dans l'éthanol à 75 %.

Pour détecter la présence des morpho-espèces spermatophages, les graines d'apparence saine ont été collées sur un "papier à étiquette", dans l'ordre où elles ont été extraites du cône lors de la dissection puis gardé à une température de 4° C jusqu'à leur envoi, par poste prioritaire, au Centre de Foresterie des Grands Lacs où elles ont été radiographiées. Le délai entre la récolte et l'envoi était variable et pouvait atteindre plus d'un mois. Les radiographies ont été réalisées dans un cabinet de radiographie Faxitron M20 à une intensité de 11Kv et pour un temps d'exposition de 100 secondes. Les radiographies ont été prises sur du papier à photographie, développées et fixées (Turgeon *et al.* 2004).

La lecture des radiographies a été réalisée à l'aide d'un binoculaire (10x). Chaque type de dégât et de larve trouvé a été caractérisé permettant de distinguer les morpho-espèces (figure 2.1). Chaque graine a été classée dans l'une des catégories suivantes: vide, pleine ou parasitée (tableau 2.2). Les larves présentes dans les graines ont été identifiées à la morpho-espèce.

2.2.4. Identification des insectes récoltés

Les insectes récoltés ont été classés selon leur aspect physique (forme et taille) grâce à une méthode nommée morpho-espèce. La distinction des différents stades larvaires a été réalisée en comparant la taille des parties sclérotisées dont la capsule encéphalique (Lépidoptères), la spatula (Cecidomyidae) et les pièces buccales (genres *Earomyia*, *Strobilomyia*, *Megastigmus* et les Chloropidae). Une morpho-espèce différente a été attribuée à chacun des stades. Bien que la méthode de morpho-espèce ne permette pas d'identifier l'espèce, elle permet tout de

même de les distinguer et par conséquent d'évaluer l'abondance et la richesse des espèces dans les échantillons (Oliver et Beattie 1996b, Derraik *et al.* 2002). L'échantillonnage réalisé en 2002 a permis de préparer une collection de référence qui a été complétée au cours des années 2003 et 2004. La description des différentes morpho-espèces est présentée en appendice (appendice 1).

Pour associer les œufs trouvés à une larve, ceux-ci ont été déposés dans des chambres de croissance (enceinte à milieu ambiant contrôlé) Convion I23L à une température constante de 12°C (ce qui correspond aux valeurs moyennes pour la mi-juin dans le secteur du Lac Libéral) pour permettre l'éclosion.

Deux espèces, soit *Dasineura* sp. et *Earomyia aterrima*, avaient été identifiées avant le début du projet par un taxonomiste de Ressources naturelles Canada (possiblement Monsieur Georges Pelletier). Les lépidoptères ont été identifiés au Centre de foresterie des Grands Lacs, par Kathryn Nystrom. Les larves de chloropidae ont été envoyées à M. Terry Wheeler, de l'Université McGill. Selon lui, il pourrait s'agir de larves d'*Hapleginella conicola*, toutefois il n'est pas formel sur cette identification qui est sûre à seulement 80 %. Les autres morpho-espèces ont été identifiées (à l'espèce ou au genre) en les comparant à des spécimens de référence conservés au Centre de Foresterie des Grands Lacs. Seule une morpho-espèce (morpho-espèce 44) n'a pas pu être identifiée car un seul spécimen a été retrouvé et il était endommagé.

2.2.5. Colonisation des cônes

La littérature (Franklin et Ritchie 1970, Powell 1970) et les observations *in situ* ont permis de diviser le développement des cônes en 3 stades. Suite au débourrement des bourgeons, les bractées s'allongent et s'ouvrent pour permettre la pollinisation du cône (Franklin et Ritchie 1970). La fin de la période de réceptivité est marquée par l'apparition des écailles ovulifères qui, en croissant, vont comprimer les bractées vers l'axe du cône, empêchant ainsi le pollen d'entrer (Powell 1970). La période de croissance des écailles ovulifères, qui débute au moment de la polinisation et qui s'échelonne jusqu'au moment où les écailles recouvrent

complètement les bractées, a été identifiée comme le premier stade de croissance et nommée «recouvrement des bractées» (figure 2.2.). Le cône débute alors une période de croissance rapide des écailles ovulifères qui se stabilise lorsque le cône atteint presque sa taille maximale. Cette période correspond au deuxième stade de développement : croissance des écailles. Au moment où la croissance se stabilise, la lignification des écailles ovulifères commence et se poursuit jusqu'à la fin de l'été. Il s'agit là du 3^e stade de développement identifié, nommé : lignification du cône.

Une expérimentation d'exclusion à l'aide de bonnettes a été mise en place pour identifier les stades phénologiques au cours desquelles les différentes espèces colonisent le cône. Des cônes ont été placés sous des sacs de pollinisation (bonnettes) qui permettaient le passage de la lumière et les échanges gazeux, mais qui empêchaient l'attaque des insectes. En 2003, 45 cônes ont participé à cette expérimentation, ce qui représente 15 cônes par stade de développement (recouvrement des bractées, croissance des écailles ovulifères, lignification du cône). En 2004, 36 cônes ont été sélectionnés, soit 12 par stade de développement. Les bonnettes ont été mises en place après la pollinisation ce qui correspond au 11 juin, en 2003 et au 15 juin, en 2004, sur tous les cônes participant à l'expérimentation. Les cônes étaient sous bonnettes tout l'été, sauf au cours de la période du stade de développement qui leur était attribué. Ainsi, les cônes associés au stade 1 ont été couverts par les bonnettes tout l'été sauf pendant la période de recouvrement des bractées. Un deuxième groupe a été sous bonnette tout l'été sauf pendant la période de croissance des écailles ovulifères, et un troisième groupe, associé au 3^e stade de développement ont été couverts tout l'été sauf pendant la période de lignification du cône.

2.2.6. Traitement des données

Description de la communauté

Les morpho-espèces représentant les différents stades de développement d'une même espèce ont été regroupées.

Tous les cônes récoltés au cours des années 2002, 2003 et 2004 ont été utilisés pour dresser l'inventaire des espèces et la richesse de la communauté. Pour les résultats reliés à l'abondance, la diversité et les relations entre les espèces, seuls les cônes récoltés aux mois d'août ont été utilisés, ce qui représente 64 cônes pour 2003 et 46 cônes pour 2004. Au cours de cette période, la colonisation des cônes est terminée, ce qui permet d'avoir le portrait le plus exact de la communauté. Utiliser uniquement ces cônes permet également d'éviter de créer un biais en faveur des espèces ayant les périodes d'attaque les plus précoces qui seraient alors sur-représentées. Il y avait cependant un risque de manquer les espèces qui sortent du cône tôt en saison, dont *Strobilomyia* sp. Pour éviter d'exclure certaines espèces, les données provenant des cônes récoltés plus tôt en saison, ont été analysées. Si cette analyse avait révélée la présence d'autres espèces dans certains cônes, ceux-ci auraient été inclus dans l'analyse. Toutefois, *Strobilomyia* sp. n'a été retrouvé qu'en très faible abondance et que sous forme d'œufs et de premier stade larvaire. Aucun dommage associé à cette espèce n'a été inventorié.

La richesse annuelle et totale (ensemble des trois années) ont été calculées. Les guildes alimentaires des espèces ont été déterminées à partir de nos observations et de la littérature.

L'abondance de chaque espèce/genre et de chaque ordre a été calculée. L'abondance moyenne (i.e. nombre de larve par cône) de chacune des espèces ou morpho-espèces a également été calculée. Dans le cas des espèces spermatophages, une graine présentant un dégât (trou de sortie) mais sans larve à l'intérieur était considérée comme un « individu » et elle est inclus dans le calcul de l'abondance de l'espèce en question. Dans le cas des espèces conospermatophage, le nombre de trous de sortie présents au niveau du cône était ajouté à l'abondance de la morpho-espèce responsable du dégât. Les valeurs de chaque année ont été comparées à l'aide d'un test de t (Zar 1999).

Deux indices mesurant la diversité alpha, ou locale, ont été calculés pour les espèces et pour les guildes. Puisque les communautés de conophytes sont généralement dominées par une ou deux espèces (Skrzypczynska *et al.* 1987, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a), le choix de

l'indice s'est porté sur un indice pouvant souligner cette caractéristique. Le premier indice sélectionné est celui de Simpson (D), présenté sous sa forme 1/D :

$$D = S [n_i(n_i-1)] / [N(N-1)]$$

Où S = est le nombre d'espèces présentes; n= nombre d'individus pour une espèce donnée et N, le nombre total d'individus. Cet indice, en plus d'être largement utilisé, est sensible aux espèces dominantes (Magurran 2004). L'équitabilité associée à l'indice de Simpson ($E_{1/D}$) a également été calculé selon la formule suivante :

$$E_{1/D} = (1/D)/S$$

Le deuxième indice sélectionné est celui de Margalef, soit

$$D_{mg} = (S-1)/\ln N.$$

Cet indice a été utilisé dans certains travaux sur la communauté d'insectes des cônes d'*Abies alba* (Skrzypczynska 1981, Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska *et al.* 1987). Son calcul permet donc de comparer les résultats obtenus dans la présente étude avec ceux d'autres travaux publiés sur le genre *Abies*.

Colonisation des cônes

La récolte de cônes sur une base périodique a permis de trouver des œufs de certaines espèces, ce qui permettait d'évaluer avec précision le début des attaques. Par contre, pour certaines espèces, les seules données proviennent de l'expérimentation avec les bonnettes. Selon cette expérimentation, les différentes espèces de conophytes ne sont présentes que dans les cônes qui étaient exposés au moment de leur période d'attaque et absentes de ceux qui étaient couverts au cours de cette même période. En identifiant le stade de développement associé aux cônes attaqués (et ayant participé à l'expérimentation des bonnettes) par une espèce en particulier, il est possible de préciser le stade de développement du cône au cours duquel l'espèce attaque le cône.

Relations entre les espèces

Lors de la dissection des cônes, les graines ont été traitées dans l'ordre où elles ont été extraites. Cela a permis de diviser le cône en 10 portions. Les portions 1 et 10 ne comprennent que les écailles infertiles situées à la base et à l'apex du cône. Les graines (écailles fertiles) ont été séparées, à part égale, dans les 8 autres portions. Cela permet d'évaluer la distribution des différentes espèces dans le cône et, l'abondance de chacune des espèces par portion.

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été effectuées pour explorer les liens pouvant exister entre les espèces. Ces analyses ont d'abord été réalisées au niveau des cônes en considérant l'abondance de chacune des espèces dans les cônes. Puis, afin de raffiner l'analyse, des tests ont été réalisés en considérant la distribution des espèces dans le cône (niveau portion). *Earomyia aterrima* se déplace à l'intérieur du cône, la présence d'une larve, dans une portion peut ne pas être représentative de l'impact de l'espèce et des relations qu'elle peut avoir avec les autres. Ainsi, différentes analyses ont été effectuées en utilisant différentes variables associées à cette espèce : abondance des larves, abondance des dommages et le total des deux variables (dommages + larves). Par la suite, des corrélations de spearman's ont été effectuées entre les espèces qui semblaient être en relation dans les ACP, soit celles qui étaient l'une près de l'autre dans le graphique (association positive) ou encore totalement à l'opposé (association négative).

Des analyses de contingence 2 par 2 (χ^2), basées sur la présence/absence des différentes espèces dans chacune des portions, ont été réalisées avec les espèces conospermatophages et spermatophages (Toft *et al.* 1982, Shea 1989b). Ces analyses ont été effectuées avec les paires suivantes : *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*; *Dasineura* sp. et *Earomyia aterrima* et *Megastigmus specularis* et *Earomyia aterrima*. Pour évaluer la force de la relation, un coefficient de contingence \hat{C} a été calculé selon la formule suivante :

$$\hat{C} = \sqrt{(\chi^2/N + \chi^2)}$$

où N = nombre total d'observation.

2.3. Résultats

2.3.1. Description de la communauté

Trente-huit morpho-espèces, représentant douze espèces de conophytes ont été retrouvées dans les cônes de sapin baumier (tableau 2.3 et annexe 1). L'une des ces espèces n'a pu être identifiée. Il s'agit d'une larve de diptère (morpho-espèce 44; tableau 2.3), présentant des caractéristiques morphologiques différentes des autres morpho-espèces. Trois autres morpho-espèces (des diptères de type « cécidomyie ») ne portaient pas de signes distinctifs et n'ont pu être identifiées au genre (appendice A). Ces trois morpho-espèces pourraient bien être associées à la même espèce, voire à l'une des morpho-espèces identifiées, mais ceci ne peut être confirmé.

Les espèces et morpho-espèces répertoriées représentent trois ordres et neuf familles. L'ordre le plus diversifié est celui des Diptères qui compte sept espèces (dont la morpho-espèce 44). Les Diptères représentent 76,50 % des larves retrouvées dans les cônes récoltés au mois d'août 2003 et 86,47 % de celles retrouvées dans ceux de 2004 (tableau 2.3). L'ordre des Hyménoptères ne compte que deux espèces dont l'abondance ne représente que 23,34 % en 2003 et 13,42 % en 2004 de l'abondance totale. L'ordre des Lépidoptères est très peu représenté avec seulement neuf individus, répartis dans trois familles.

C'est au cours de l'année 2003 que le plus grand nombre d'espèces, soit dix, a été retrouvé (tableau 2.3). La richesse spécifique a été de huit espèces en 2004. Des douze espèces, seulement cinq espèces phytophages ont été retrouvées au cours des trois années, soit *Dasineura* sp., *Earomyia aterrima*, *Megastigmus specularis*, *Resseliella* sp. et *Barbara mappana*. *Eupithecia* sp. n'a été retrouvée qu'en 2002 (tableau 2.3). Quant à *Strobilomyia* sp. et *Dioryctria abietivorella*, des larves ont été trouvées en 2002 et en 2003.

Toutes les guildes alimentaires sont représentées dans le cône, et ce lors de chacune des deux années d'échantillonnage (tableau 2.3), à l'exception des saproxylophages dont des spécimens n'ont été retrouvés qu'en 2003. La majorité des espèces retrouvées sont

phytophages (8). La guildes la plus riche est celle des conospermatophages avec 5 espèces. Les autres espèces sont réparties comme suit : 2 spermatophages, 1 conophage, 2 entomophages (un parasitoïde, *Platygaster* sp et un prédateur, *Lestodiplosis* sp) et 1 saproxylophage (possiblement *Hapleginella conicola*).

Abondance des espèces

La communauté est largement dominée par *Dasineura* sp (tableau 2.3). Cette espèce a une fréquence relative de 72,02 % en 2003 et de 84,97 % en 2004. *Megastigmus specularis* est la deuxième espèce la plus fréquente (22,78 %). En 2004, *Earomyia aterrима* occupe le deuxième rang avec une fréquence relative de 7,18 %. *Megastigmus specularis* n'occupe plus que le 4^e rang (fréquence : 2,22 %).

L'abondance moyenne des larves (toutes espèces confondues) est passée de $56,8 \pm 27,9$ larves par cône en 2003 à $106,6 \pm 50,3$ larves par cône en 2004, ce qui est significativement plus élevé (prob < 0,0001, tableau 2.4). L'abondance moyenne de *Dasineura* sp. a doublé en 2004, passant de $40,91 \pm 25,45$ larves par cône à $90,61 \pm 48,17$. Celle d'*Earomyia aterrима* est sept fois plus importante qu'en 2003 (tableau 2.4). L'abondance moyenne de *Platygaster* sp. a également augmenté. Au contraire, celle de *Megastigmus specularis* a diminué. Le nombre de larves par cône, entre les deux années, pour les autres espèces est demeuré stable (tableau 2.4).

Le nombre d'espèces, présentes à l'intérieur d'un même cône, varie entre une et cinq espèces par cône (figure 2.2). Le nombre moyen d'espèces par cône a augmenté significativement en 2004 (prob < 0,0001) passant de $2,8 \pm 0,8$ espèces par cône en 2003 à $3,5 \pm 1,0$ espèces par cône en 2004. Alors que seulement 15 % des cônes récoltés en 2003 abritaient plus de 3 espèces, ce nombre est passé à 50 % en 2004 (figure 2.2).

La distribution de fréquence des différentes guildes est significativement différente entre les deux années d'échantillonnage. Cela peut s'expliquer par une diminution de la fréquence relative des spermatophages au profit de celles des conospermatophages et des

entomophages. La guildes la plus abondante, au cours des deux années, demeure toutefois celle des spermatophages qui regroupent près de 95 % des spécimens, pour une abondance moyenne de $53,69 \pm 27,33$ larves par cône en 2003 et 87,20 % des larves (abondance moyenne de $92,98 \pm 48,96$) en 2004 (tableau 2.5). Le groupe des saproxylophages est absent des récoltes effectuées au mois d'août 2004. Tout comme pour les espèces, l'abondance moyenne de trois des quatre guildes présentes au cours des deux années a augmenté en 2004. Ainsi, l'abondance moyenne des spermatophages est passée de $53,69 \pm 27,33$ larves par cône en 2003 à $92,98 \pm 48,96$ larves par cône en 2004. L'abondance moyenne des conospermatophages est 7 fois plus importante en 2004 ($7,72 \pm 6,64$ en 2004 vs $0,97 \pm 3,60$ en 2003) et celle des entomophages 8 fois plus importante ($1,65 \pm 3,67$ larves par cône en 2004 versus $0,48 \pm 0,96$ en 2003). L'abondance moyenne de conophages est restée la même. Le nombre de guildes présentes dans un même cône a significativement augmenté, passant de $1,92 \pm 0,67$ guildes par cône en 2003 à $2,96 \pm 0,71$ guildes en 2004 (prob $<0,0001$) (figure 2.3).

Diversité de la communauté

Les indices de Simpson et de Margalef, appliqués au niveau des espèces, sont faibles, et ce pour les deux années (tableau 2.6). Ces deux indices et la valeur d'équitabilité de Simpson sont plus élevés en 2003 qu'en 2004.

Au niveau des guildes, les deux indices indiquent des tendances inversées (tableau 2.6). L'indice de Simpson a augmenté en 2004 alors que celui de Margalef a diminué. L'équitabilité de Simpson est plus élevée en 2004.

2.3.2. Colonisation des cônes

Le débourrement des bourgeons a été observé en date du 4 juin en 2003 et du 8 juin en 2004. En 2003, la dissection des cônes récoltés le 11 juin a permis de constater la présence de pollen dans ceux-ci. Comme les écailles ovulifères commençaient à apparaître, cette date marque la fin de la période de pollinisation pour 2003. En 2004, la présence de pollen n'a pas

été notée dans les cônes récoltés le 15 juin, par contre, les cônes récoltés le 22 juin avaient été pollinisés et il était possible d'apercevoir les écailles ovulifères. Ainsi, le 11 juin 2003 et le 22 juin 2004 sont considérés comme les dates de début du premier stade de développement (recouvrement des bractées).

En date du 25 juin, en 2003 et du 6 juillet, en 2004, les écailles ovulifères avaient recouvert les bractées, ce qui marque la fin du deuxième stade de développement (croissance des écailles ovulifères). Le suivi de la croissance des cônes montre qu'en 2003 le taux de croissance des cônes a fortement diminué après le 16 juillet. Toutefois, la stabilisation dans la croissance n'a été confirmée que le 23 juillet 2003, date où le changement des bonnettes a été réalisé. La transition entre les deux stades a probablement été effectuée une semaine en retard. Il y a donc eu ajustement en 2004, alors que le stade de croissance rapide a été considéré comme terminé lorsque la croissance des cônes fut moins importante que les semaines précédentes et que les cônes ont atteint une taille moyenne similaire à celle de l'année précédente soit le 27 juillet.

La colonisation du cône par les différentes espèces s'échelonne entre la période de pollinisation et le début de la lignification (tableau 2.7 et figure 2.4). Les données récoltées à l'aide de l'échantillonnage périodique (i.e. aux mois de juin, juillet et août) permettent d'identifier précisément la période d'attaque de certaines espèces de conophytes grâce à la découverte d'œufs pour trois espèces : *Dasineura* sp., *Earomyia aterrima* et *Strobilomyia* sp. (tableau 2.7).

La première espèce à coloniser les cônes est *Dasineura* sp. La présence d'œufs associés à *Dasineura* sp. en 2004, en date du 15 juin, indique une colonisation des cônes pendant la pollinisation. Cette information est supportée par le fait que l'espèce est présente dans tous les cônes placés sous bonnettes au cours des deux années. Des œufs d'*Earomyia aterrima* ont été découverts dans les cônes dès le 11 juin et jusqu'au 3 juillet, en 2003 et du 22 juin au 6 juillet, en 2004 ce qui correspond au stade de recouvrement des bractées (tableau 2.7). Des œufs de *Strobilomyia* sp. ont été retrouvés dans les cônes en 2003, lors des récoltes du 3

juillet (1 oeuf) et du 9 juillet (2 oeufs). Ces dates correspondent à la phase 1 du stade de croissance des écailles ovulifères (tableau 2.7).

Pour les autres espèces, aucun œuf n'a été retrouvé : la période d'attaque est donc estimée grâce à l'expérimentation des bonnettes. Selon cette expérimentation, *Megastigmus specularis* et *Resseliella* sp. colonisent le cône au cours du deuxième stade de développement des cônes, soit la croissance des écailles ovulifères (tableau 2.7). Les récoltes hebdomadaires montrent qu'en 2003 *Megastigmus specularis* avait déjà colonisé les cônes en date du 23 juillet. Quant à *Resseliella* sp., les premières larves ont été trouvées lors de la récolte du 30 juillet, en 2003, et du 20 juillet en 2004. Ces dates sont cohérentes avec une période d'attaque se déroulant pendant la croissance des écailles ovulifères.

Les larves de Chloropidae ne sont présentes que dans les récoltes de 2003. La majorité des larves ont été retrouvées dans les récoltes du mois d'août, toutefois une larve correspondant au plus petit stade inventorié a été retrouvée dès le 16 juillet. La période d'attaque de l'espèce serait donc la phase 2 de la croissance des écailles ovulifères.

Finalement, au niveau des lépidoptères, seulement 3 larves (stade larvaire indéterminé) et une chrysalide de *Barbara mappana* ainsi qu'une chrysalide de *Dioryctria abietivorella*, ont été retrouvées en 2003 et 2004, et ce dans des cônes récoltés au mois d'août. Bien que présente en 2002, *Eupithecia* sp n'a pas été retrouvée dans les récoltes de 2003 et de 2004. Il n'est donc pas possible de statuer sur les périodes d'attaques de ces espèces.

2.3.3. Relations entre les espèces

En 2003, l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée au niveau des cônes fait ressortir un seul regroupement de deux espèces soit celui de *Dasineura* sp. et *Platygaster* sp (figure 2.5). Ce regroupement est toujours présent lorsque l'analyse est réalisée en considérant la distribution des larves et des dommages dans le cône (par portion). Un deuxième regroupement apparaît, soit entre *Earomyia aterrима* et *Hapleginella conicola*. Des corrélations de Spearman ont confirmé les relations observées dans les ACP (tableau 2.8).

En 2004, l'ACP effectuée au niveau du cône ne montre aucun regroupement entre les espèces (figure 2.5). Par contre, *E. aterrima* et *Dasineura* sp. s'opposent à presque 180° ce qui suggère une interaction négative. Au niveau des portions, l'opposition entre ces deux espèces est moindre, par contre, un regroupement entre *Lestodiplosis* sp. et *Resseliella* sp. est apparue. Des corrélations de Spearman montrent une relation négative hautement significative entre *Dasineura* sp. et *Earomyia aterrima*, et ce autant au niveau du cône que des portions, et une relation positive et significative entre *Lestodiplosis* sp. et *Resseliella* sp.

Les tests de χ^2 montrent que les interactions entre les différentes espèces se nourrissant de graines (spermatophage et conospermatophage) sont toutes positives, qu'elles soit significatives ou non (tableau 2.9). Une seule table de contingence a mené à une interaction significative, soit celle de la paire *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis* pour l'année 2004 ($\chi^2 = 5,274$; Prob = 0,0216). Les autres tables ont toutes produits des interactions non significatives. Le coefficient de contingence est très faible (0,0158) et il est inférieur à toutes les autres valeurs obtenues. Le plus fort coefficient de contingence obtenu est celui entre *Earomyia aterrima* et *Megastigmus specularis* : sa valeur demeure toutefois très faible (0,0974).

2.4. Discussion

2.4.1. Description de la communauté

Par sa composition, la communauté observée chez le sapin baumier se rapproche de celle qui a été décrite chez d'autres essences de sapins: les familles et les genres inventoriés étant les mêmes (Kettela 1967, Scurlock *et al.* 1982, Lachance *et al.* 1985, Skrzypczynska 1988, Shea 1989a). La richesse des conophytes phytophages (soit 8) s'inscrit dans le même ordre de grandeur que ce qui a été décrit chez le sapin baumier (Kettela 1967, 5 espèces et Lachance *et al.* 1985, 10 espèces) et d'autres espèces de sapin où la richesse varie entre 5 et 12 selon les études (Kettela 1967, Kulhavy *et al.* 1976, Scurlock *et al.* 1982, Skrzypczynska 1988, Miller

et Ruth 1989, Shea 1989a). Toutes les guildes sont présentes dans les cônes, et ce pour les trois années. L'exploitation du cône, comme habitat, semble donc complète, incluant des espèces de tous les niveaux trophiques.

La communauté est largement dominée par les diptères en général et par *Dasineura* sp. en particulier. Cette espèce est omniprésente dans les cônes et son abondance est de loin supérieure à celles des autres espèces. La dominance d'une espèce appartenant au genre *Dasineura* n'a été rapportée que dans l'étude de Kettela (1967) qui portait également sur le sapin baumier. L'espèce la plus abondante dans cette étude est *Dasineura* sp. Plusieurs espèces du genre *Dasineura* ont été répertoriées dans les cônes de conifères (Tripp 1955, Kettela 1967, Gagné 1980, Hedlin *et al.* 1980). Dans plusieurs cas, il s'agit d'un conophage et non d'un spermatophage comme l'espèce retrouvée dans cette étude qui s'apparente davantage à *Dasineura* sp. A, décrite par Tripp (1955). Compte tenu de l'importance de l'espèce chez le sapin baumier, l'identification et la description de l'espèce serait une future étape intéressante.

Les deux conophytes les plus abondantes étaient *Earomyia aterrima* et *Megastigmus specularis*. Les espèces appartenant à ce genre sont également bien représentés dans les autres études sur le genre *Abies* (Skrzypczynska 1981, Scurlock *et al.* 1982, Skrzypczynska *et al.* 1987, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a). Par ailleurs, la combinaison d'un spermatophage et d'un conospermatophage (généralement du genre *Earomyia*) dominant la communauté, telle qu'obtenue dans cette étude, est un patron observé couramment chez le genre *Abies* (Skrzypczynska 1981, Skrzypczynska *et al.* 1987, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a).

L'abondance des lépidoptères est très faible en comparaison aux autres phytophages, ce qui a déjà été observé chez *Abies alba* (Skrzypczynska *et al.* 1990). Il serait intéressant de déterminer si leur abondance est positivement reliée à l'abondance des cônes, ou à d'autres facteurs. Surtout que nos résultats suggèrent qu'en période de faible production tous les cônes sont saturés par d'autres espèces.

Même si ces groupes ne constituaient pas le cœur de l'étude, deux espèces entomophages et une saproxylophages ont été inventoriées dans cette étude. De celles-ci *Platygaster* sp., un parasitoïde, était de loin le plus abondant. Plusieurs espèces de *Platygaster* sont associées à des hôtes associés aux cônes de sapin (MacGown 1979). Toutefois, sans adulte, il nous est impossible de déterminer si les spécimens de *Platygaster* sp. trouvés dans les récoltes de la présente étude correspondent à ceux rapportés par Kettela (1967) et identifiés comme étant *Platygaster lucida* Fouts. D'après MacGown (1979) l'hôte de cette espèce chez le sapin baumier est inconnu, mais comme les Platysgastridae sont associés aux Cécidomyidae (Diptères). Il s'agit probablement d'un parasite de l'espèce de *Dasineura* observé dans cette étude. Les Chloripidae sont des espèces saproxylophages peu communes (Roques 1983, Skrzypczynska *et al.* 1987). *Hapleginella conicola* (Greene) serait bien répartie en Amérique du Nord, mais rarement récoltée (Wheeler communication personnelle). Elle a été répertoriée chez *Abies magnifica* et *Abies concolor*. À notre connaissance, il s'agit de la première mention d'un Chloripidae chez *Abies balsamea*. À l'inventaire obtenu dans cette étude, il est possible de rajouter *Pteromalus* sp., un parasitoïde qui a émergé de graines de sapin baumier récoltées dans le cadre d'un autre volet de cette étude (chapitre 4). Encore une fois, cette richesse s'apparente aux valeurs retrouvées dans l'étude de Kettela (1967 ; 5 espèces) et de Lachance *et al.* (1985 ; 4 espèces). En Europe, les travaux de Skrzypczynska et son équipe (Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1988, Skrzypczynska *et al.* 1990) sur les insectes des cônes d'*Abies alba* incluent jusqu'à 15 espèces entomophages et saproxylophages. Toutefois, ces études se sont déroulées sur plusieurs années (10 ans) et ont inclus plusieurs sites ce qui a probablement permis un meilleur estimé de la biodiversité totale (biodiversité gamma), alors que la présente étude n'a permis que de déterminer la diversité locale, ou alpha. De plus, au cours de leurs études, Skrzypczynska (1984, 1988) et Skrzypczynska *et al.* (1987, 1990) ont mis des cônes en élevage à chaque année pour permettre l'émergence des parasitoïdes et leur identification. Cet effort d'échantillonnage plus grand, menant à un inventaire plus complet, pourrait en partie expliquer le fait que les indices de Margalef calculés dans cette étude (0,8541 pour 2003, et 0,7094 pour 2004) ne correspondent qu'aux plus basses valeurs obtenues dans les travaux de Skrzypczynska et ses collaborateurs (entre 0,7114 et 2,380 selon les études : Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1988, Skrzypczynska *et al.* 1990) ce qui suggèrent que la

communauté présente chez *Abies alba* serait plus diversifiée que celle du sapin baumier, en forêt boréale québécoise.

La faiblesse des indices de diversité (autant Simpson que Margalef) obtenues dans cette étude peut s'expliquer par un deuxième facteur. La présence d'une espèce dominante, soit *Dasineura* sp, combinée à une faible richesse spécifique contribuent à diminuer l'équitabilité de la communauté et par conséquent sa diversité.

Le dispositif d'échafaudage n'a été installé que sur un site. On ne peut donc déterminer si la communauté obtenue est représentative de la forêt boréale, d'autant plus que la littérature sur les conophytes montre qu'il existe de grandes différences, dans les communautés, entre les différents peuplements (Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska 1988, Shea 1989a, Miller et Ruth 1989, Seifert *et al.* 2000) et possiblement entre les strates (Kettela 1967). En 2004, des collègues m'ont fait parvenir des cônes de sapin baumier récoltés dans différents endroits au Québec en 2004 (Gaspésie, Réserve des Laurentides (nord et sud), région des Monts-Valin, Nord du Lac St-Jean) ainsi qu'au Nouveau-Brunswick. La dissection de ces cônes a permis de confirmer la présence des trois principaux conophytes, soit *Dasineura* sp., *M. specularis*. et *E. aterrima*. Toutefois, les espèces les plus rares n'ont pas été répertoriées, ce qui est probablement dû au faible échantillonnage, mais également au fait que ces échantillonnages étaient ponctuels. Ils n'ont donc pas permis d'évaluer la diversité gamma de la communauté. La littérature révèle que le nombre total d'insectes associé à une plante ou à une structure d'une plante dépendra de plusieurs facteurs, notamment la relation « aire-espèce » (Opler 1974, Strong *et al.* 1984), l'architecture des plantes (Lawton 1983, Leather 1986) et la distribution de la plante hôte (son isolation) (Neuvonen et Niemelä 1983, Strong *et al.* 1984, Cornell 1985). Cette étude sur les conophytes du sapin baumier a été réalisée dans le nord de l'aire de distribution et ne couvre qu'une infime partie de l'aire totale de distribution de l'essence. L'inventaire réalisé est donc probablement incomplet. Afin d'obtenir un portrait plus complet de la diversité totale (ou gamma) des conophytes chez le sapin baumier, il serait nécessaire 1) de récolter des informations supplémentaires par la collecte de cônes sur plusieurs sites et plusieurs années ; 2) de faire la mise en élevage des

cônes et des graines pour obtenir des adultes et 3) d'intégrer les espèces hétéroconophytes à l'étude.

La diminution du nombre de cônes en 2004 a eu pour effet de forcer les espèces à cohabiter à l'intérieur d'un même cône. Ainsi, on retrouve dans un même cône plus d'espèces simultanément et l'abondance moyenne de plusieurs espèces et de la communauté est beaucoup plus importante. Ces résultats peuvent s'expliquer par la présence d'une année de forte production de cônes (2003) suivi d'une année de faible production (2004), comme cela a été observé dans d'autres études (Hedlin 1964, Mattson 1971, Shea 1989a). Contrairement à *Dasineura* sp. et à *Earomyia aterrима*, l'abondance de *Megastigmus specularis* a diminué en 2004, ce qui pourrait s'expliquer par le fait que ce genre peut entrer en diapause prolongée lors des années de faible abondance des cônes (Hedlin 1956, Annala 1982, Roux *et al.* 2004). L'espèce pourrait également avoir souffert d'une augmentation de la compétition interspécifique entre 2003 et 2004. *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis* occupent la même niche, la graine. Toutefois, *Dasineura* sp. colonise le cône tôt en saison et avant *Megastigmus specularis*. Il est donc possible que cette espèce ait diminué le nombre de graines disponibles pour *Megastigmus specularis* d'autant plus que Rouault *et al.* (2004) ont montré que les espèces de *Megastigmus* ne pondent que dans des graines saines.

2.4.2. Colonisation des cônes

Dans son étude, menée au Nouveau-Brunswick, Kettela (1967) a établi les dates de colonisation pour les différentes espèces des conophytes de sapin baumier. La présente étude, en jumelant cette information avec les différents stades de développement du cône, amène donc des éléments nouveaux. Il est cependant possible d'identifier certaines ressemblances et différences entre les dates d'attaque observées par Kettela (1967) et celles de cette étude. Les résultats de Kettela (1967) montre que *Dasineura* sp. colonise le cône lors de la période de pollinisation, ce qui correspond à nos observations. Dans les études de Kettela (1967) et de Hedlin 1956, *Megastigmus specularis* colonise les cônes entre la mi-juin et le début juillet. À prime abord, cette période de colonisation semble plus précoce que les résultats de la présente présente étude qui montrent que la colonisation des cônes par cette espèce débute mi-juillet.

Toutefois, la période de pollinisation dans la présente étude a eu lieu 2 à 3 semaines plus tard, que dans l'étude de Kettela (1969) ce qui indique que le développement du cône, dans cette étude, est probablement décalé par rapport à l'étude de Kettela (1969). Considérant ce décalage entre les études, les périodes d'attaque de *Megastigmus specularis* semblent correspondre. Cependant, l'espèce du genre *Earomyia*, observée dans l'étude de Kettela (1967), a une période d'attaque plus tardive que ce qui a été trouvé dans la présente étude pour *Earomyia aterrima*. Dans l'étude de Kettela (1967), *Earomyia* sp. entre dans le cône un mois après la fin de la période de pollinisation, alors que la période d'attaque de *Earomyia aterrima* dans notre étude, chevauche la période de pollinisation. La période d'entrée d'*Earomyia aterrima* est également différente de celle observée pour *Earomyia* sp. chez *Abies alba*, qui se situe au moment où le cône entre dans le stade phénologique de maturation et de lignification (Roques 1983). Il est fort possible que les espèces retrouvées dans les deux études (Kettela 1967 et celle-ci) soient différentes.

Les espèces inventoriées dans la présente étude attaquent les cônes au cours du même stade de développement que les espèces de même genre, chez d'autres hôtes (Kettela 1967, Roques 1983, Turgeon *et al.* 2005). Cette concordance dans les périodes d'attaques des espèces congénériques a été maintes fois rapportée dans la littérature (Roques 1983, Turgeon *et al.* 1994, Roques 1991). La chronologie des attaques chez le sapin baumier obtenu ici est donc cohérente avec les connaissances actuelles sur les conophytes.

Les similitudes entre les résultats obtenus et la littérature permettent donc de situer, dans la chronologie présentée, les périodes d'attaque des espèces présentes dans le peuplement étudié et pour lesquelles nous n'avons pu établir le moment d'entrée dans le cône. Les attaques de *Barbara mappana* et de *Dioryctria abietivorella* se dérouleraient dès le début juin (Hedlin *et al.* 1980, Scurlock *et al.* 1982, Turgeon *et al.* 2005), ce qui peut correspondre à la période de croissance des bractées et possiblement, en partie, à la phase 1 de la croissance des écailles ovulifères. La littérature indique une période d'attaque un peu plus tardive pour *Eupithecia* sp., généralement vers la mi-juin (Hedlin *et al.* 1980, Turgeon *et al.* 2005).

Les différentes chronologies établies, y compris celle de la présente étude, permettent de constater que la plupart des espèces de conophytes s'attaquent aux cônes tôt en saison (Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Roques 1983, Turgeon *et al.* 2005). Le cône est alors ouvert à la pollinisation ou encore, les écailles ovulifères sont encore petites et non lignifiées, ce qui rend la colonisation plus facile. Effectivement plusieurs espèces, dont *Dasineura* sp. et *Earomyia aterrима*, profitent du fait que le cône est facilement pénétrable pour aller pondre leurs œufs à la base du micropyle (pour *Dasineura* sp.) ou sur les écailles (pour *Earomyia aterrима*). Le cône contient également plus d'éléments nutritifs et a une teneur en eau plus élevée (Ching et Ching 1962, Dickman et Kozlowski 1969, Roques 1983). Il constitue donc un milieu plus propice au développement des larves. L'espèce la plus tardive semble être *Megastigmus specularis*. Dans le cas de cette espèce, le long ovipositeur de la femelle permet de percer les écailles et d'aller pondre directement dans la graine (Millirion 1949, Hedlin *et al.* 1980). Aucune des espèces de conophyte, répertoriées dans cette étude, n'attaque le cône au cours de la période de maturation des graines et de la lignification des écailles. Une observation que l'on retrouve dans d'autres études (Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Roques 1983). En fin de saison, l'épaisseur des écailles et la lignification de celles-ci rend l'attaque plus difficile. Sans compter que la valeur nutritive du cône est diminuée (diminution de la teneur en eau et en élément nutritifs) et qu'elle pourrait être différente de celles des graines (Ching et Ching 1962, Dickmann et Kozlowski 1969, Powell 1970). Le cône peut toutefois devenir un habitat adéquat pour les espèces hétéroconophytes (Roques 1983) et pour les espèces qui se nourrissent des déchets produits par d'autres. Ainsi, les espèces saproxylophages attaquent généralement les cônes, fortement endommagés, au cours de la période de lignification des écailles (Roques 1983, Roques 1991). Ce qui peut expliquer pourquoi les larves de Chloropidae n'ont été retrouvées que dans les cônes récoltés à la fin du d'août.

L'évaluation des périodes d'attaques repose sur l'utilisation de bonnettes. Celles-ci permettent de segmenter le développement du cône en différentes périodes. Plusieurs études ont utilisées cette méthode pour identifier les périodes d'attaques des conophytes, en changeant les bonnettes non pas sur la base du développement du cône, mais sur une base hebdomadaire. Cette procédure semble efficace pour éviter la colonisation des cônes par les

espèces. Toutefois, elle cause certains inconvénients, principalement en regard avec la pollinisation. Effectivement, la bonnette est également un frein pour le pollen. Puisqu'il était nécessaire, dans le cadre du projet, que les graines soient fertilisées, les cônes ne pouvaient pas être recouvert au cours de cette période, ce qui a permis la colonisation des cônes par les espèces les plus précoces.

2.4.3. Relations entre les espèces

Cette étude montre que des espèces appartenant à différents niveaux trophiques sont présentes dans les mêmes cônes. Deux espèces entomophages sont présentes ce qui implique la présence de relations prédateur-proies. Les analyses en composantes principales, les corrélations et les observations effectuées lors de la dissection des cônes permettent de statuer sur certaines de ces relations. Les espèces du genre *Platygaster* sont des parasitoïdes qui s'attaquent aux spermatophages et aux conospermatophages (Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1988). Bien que le genre *Platygaster* ait été mentionné (généralement *Platygaster lucida*) chez le sapin baumier, l'insecte-hôte de ce genre n'a pas été identifié (Kettela 1967, MacGown 1969). Dans la présente étude, *Platygaster* sp. a été retrouvée à l'intérieur de larves de *Dasineura* sp. qui est donc l'un des hôtes du parasitoïde. Cette observation est confirmée par la présence de relations positives et significatives entre ces deux espèces. L'autre prédateur retrouvé dans les inventaires est *Lestodiplosis* sp. (Hedlin *et al.* 1980). Selon les analyses, il y a une relation positive entre *Lestodiplosis* sp. et *Resseliella* sp. en 2004 qui pourrait donc constituer l'une des proies de *Lestodiplosis* sp. Toutefois, l'absence de corrélations entre ces deux espèces en 2003 suggère que *Lestodiplosis* sp. pourrait s'attaquer à d'autres proies. Cela serait en accord avec la littérature qui indique que les proies du genre *Lestodiplosis* peuvent être d'autres cécidomyies, mais également des lépidoptères, des pucerons ou des coléoptères (Mitchell 1962, Mamaev *et al.* 1993, Gagné 1994).

Selon la littérature, les espèces appartenant aux Chloropidae sont généralement saproxylophages (Roques 1983, Skrzypczynska *et al.* 1987). Ce régime alimentaire pourrait expliquer la relation entre leur abondance et celle d'*Earomyia atterima*. En circulant dans les

cônes, les larves de *E. aterrima* laissent derrière elles des déchets dont pourrait s'alimenter les larves de Chloropidae.

La limitation des ressources a souvent été mentionnée comme l'un des facteurs pouvant être à la base de relations de compétition intra et interspécifique. Les cônes ne sont disponibles que pour une courte période de temps et souvent en quantité limitée, ce qui est susceptible d'entraîner l'apparition de relations inter-spécifiques (Shea 1986b, Sweeney et Quiring 1998). En 2004, le peu de cônes disponibles a forcé les espèces à cohabiter, tel que le montrent l'augmentation du nombre d'espèces et de guildes à l'intérieur d'un même cône (figures 2.2 et 2.3). Toutefois, malgré la plus grande concentration d'espèces, les tests ont montré peu de relations entre celles-ci. Les ACP et les tables de contingence ont fait ressortir deux relations entre les espèces qui se nourrissent de graines, et ce en 2004, alors que les ressources étaient limitées. La première relation de compétition semble être celle entre *Earomyia aterrima* et *Dasineura* sp apparue dans les ACP effectuées en 2004. Selon Hedlin *et al* (1980), *Earomyia aterrima* peut avoir un comportement de prédateur, voire même de cannibalisme. Ceci pourrait conférer à l'espèce un avantage compétitif lorsque la ressource alimentaire est limitée et expliquer la corrélation négative entre l'abondance de *Dasineura* sp. et celle d'*E. aterrima*, obtenue en 2004. Les observations réalisées lors de la dissection des cônes a permis de constater à quelques reprises, la présence des deux espèces dans une même graine, signe qu'elles ont dû se partager une même ressource. Par ailleurs, les analyses de contingence ont fait ressortir qu'une seule association significative, soit celle entre *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis* en 2004. Cette association demeure toutefois faible considérant que le coefficient de contingence se rapproche de 0.

Tout comme dans la présente étude, peu de relations se dégagent de l'étude de Shea (1989b) sur les conophytes d'*Abies concolor*, et ce même si les analyses ont été réalisées à une échelle plus précise, soit en divisant le cône en portion, plutôt qu'en considérant la présence/absence dans l'ensemble du cône. Les relations entre les différents conophytes sont difficiles à mettre en lumière (Mattson 1978, de Groot *et al.* 1994) d'une part à cause de la nature cryptique des conophytes, mais également parce que les espèces cherchent à trouver de la nourriture (attaquer les cônes), plutôt qu'à s'éviter. C'est d'ailleurs ce fait qui pourrait expliquer les

relations souvent positives observées entre les espèces. Il a été montré que les périodes d'attaque des différentes espèces s'échelonnent sur plusieurs semaines. La différence est particulièrement marquée entre *Dasineura* sp. (la première à coloniser le cône) et *Megastigmus specularis* (le dernier conophyte phytophage à coloniser le cône). La période d'attaque semble d'abord reliée à des caractéristiques morphologiques des femelles (ex : présence d'un ovipositeur très long chez *Megastigmus*) ou du cône. Toutefois, il se pourrait qu'elle fasse également partie d'une stratégie des insectes visant à diminuer l'effet de la compétition. Il est également possible que les effets de la compétition se fassent sentir sur d'autres variables plutôt que sur l'absence/présence des espèces. Effectivement, des études ont montrées que la survie et la croissance des larves étaient réduites en présence de compétition intra ou interspécifique (McClure *et al* 1998, Sweeney et Quiring 1998). Des études en laboratoire, permettant un suivi précis de la survie et de la taille des larves, pourraient être plus efficaces pour montrer des relations entre certaines espèces, dont *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*.

2.5. Conclusion

La richesse de la communauté et les genres dominants retrouvés dans cette étude montrent que la communauté d'insectes des cônes du sapin baumier est similaire à celles d'autres essences de sapin. La communauté est largement dominée par un spermatophage appartenant au genre *Dasineura*. La description de cette espèce serait donc nécessaire. L'étude n'a porté que sur deux années et un site et peu de cônes ont été récoltés comparativement à d'autres études sur ces espèces. L'inventaire réalisé est donc incomplet et il serait nécessaire d'échantillonner des cônes sur plusieurs années et dans plusieurs sites de la forêt boréale pour dresser un portrait de la richesse et de la diversité des conophytes de sapin baumier, comme cela a été fait pour *A. alba* en Europe.

La colonisation saisonnière des cônes s'étale sur plus de deux mois. La description des stades phénologiques a permis d'établir et de comparer les périodes d'attaque des espèces de conophytes, pour les deux années. Il s'agit ici de la première étude à établir ce lien chez le

sapin baumier. Le lien entre la période d'attaque et un stade précis du développement du cône permet de faire abstraction des dates fixes pour cibler le moment de l'oviposition, ce qui est utile si l'on veut comparer les données provenant de différents sites et/ou différentes années. Cela permet de pallier au fait que le développement du cône est fortement influencé par les conditions climatiques qui peuvent varier temporellement et spatialement.

Le cône est un mini-écosystème dans lequel il a été possible de retrouver des espèces de différents niveaux trophiques. Les phytophages constituent le groupe dominant, mais l'échantillonnage a également permis de retrouver des espèces entomophages et détritivores (saproxylophages). Les analyses ont permis de dégager seulement quelques relations interspécifiques, de prédation ou parasitisme, notamment entre *Dasineura* sp et *Platygaster* sp. (parasitisme) et *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis* (compétition). D'autres études seront nécessaires pour bien comprendre les mécanismes permettant aux insectes de cohabiter dans les cônes.

2.6. Références

- Annala E. 1982. Diapause and population fluctuations in *Megastigmus specularis* Walley and *M. spermotrophus* Wachtl (Hymenoptera : Torymidae). *Annales Entomologici Fennici*. **48**: 33-36.
- Cameron, D. E. et Jenkins, M. J. 1988. Engelmann spruce losses caused by insects in northern Utah in a year of low cone production. *Great Basin Naturalist*. **48**: 508-511.
- Ching, T.M. et Ching, K.K. 1962. Physical and physiological changes in maturing douglas-fir cones and seed. *Forest Science*. **8**: 21-31.
- Cornell, H.V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology*, **66**: 1247-1260.

- de Groot, P. 1986. Mortality factors of jack pine, *Pinus banksiana* Lamb, strobili. Dans A. Roques (éditeur). Proceedings of the 2nd Conference of the cone and seed insects working party (IUFRO S2.07-01). Briançon, France. 39-52.
- de Groot, P., Turgeon, J.J. et Miller, G.E. 1994. Status of cone and seed insect pest management in Canadian seed orchards. *Forestry Chronicle*. **70**: 745-761.
- Derraik, G.B., Closs, G.P., Dickinson, J.M., Shirvid, P., Barrat, B.I.P. et Patrick, B.H. 2002. Arthropod morphospecies versus taxonomic species: a case study with Aranea, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology*. **16**: 1015-1023.
- Dickmann, D.I. et Kozlowski, T.T. 1969. Seasonal changes in the macro- and micro-nutrient composition of ovulate strobili and seeds of *Pinus resinosa*. *Canadian journal of botany*. **47**: 1547-1554.
- Dormont, L., Roques, A. et Trosset, L. 1996. Insect damage to cones and other mortality factors limiting natural regeneration potential of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) in the northern French Alps. *Annales des sciences forestières*. **53**: 153-158.
- Fauth, J.E., Bernardo, J, Camara, M., Resetarits, Jr. W. J., Van Buskirk, J. et McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*. **147**: 282-286.
- Fidgen, L. L., Quiring, D. T. et Sweeney, J. D. 1998. Effect of cone size on adult and larval foraging behavior of *Strobilomyia neanthracina* and *Strobilomyia appalachensis* (Diptera: Anthomyiidae). *Environmental Entomology*. **27**: 877-884.
- Franklin, J.F. 1974. *Abies*. Dans Schopmeyer, C.S. (éditeur). Seeds of woody plants in the United States. USDA, Forest Service. Handbook 450. Washington, DC. 883 pages.

- Franklin, J.F. et Ritchie, G.A. 1970. Phenology of cone and shoot development of Noble fir and some associated true firs. *Forest Science*. **16**: 356-364.
- Gagné, R. J. 1980. The plant-feeding gall midges of North-America. Comstock Publishing Associates. London. 356 pages.
- Gagné, R. J. 1994. The Gall Midges of the Neotropical Region. Cornell University Press. 352 pages.
- Gagnon, D. 1986. Les insectes ravageurs des cônes et des graines au Québec: la situation actuelle. Travail de fin d'étude BSc. Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval. Québec.
- Hedlin, A. F. 1956. Studies on the Balsam-fir seed chalcid, *Megastigmus specularis* Walley (Hymenoptera, Chalcididae). *The Canadian Entomologist*. **88**: 691-697.
- Hedlin, A.F. 1961. Some aspects of the cone and seed insect problem in the pacific northwest. *Forestry Chronicle*. **37**: 6-9.
- Hedlin, A. F. 1964. A six-year plot study on Douglas-Fir cone insect population fluctuations. *Forest Science*. **10**: 124-128.
- Hedlin, A.F. 1967. Cone insects of Grand Fir, *Abies grandis* (Douglas) Lindley, in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **64**: 40-44.
- Hedlin, A.F. 1973. Spruce cone insects in British Columbia and their control. *The Canadian Entomologist*. **105**: 113-122.
- Hedlin, A.F., Yates, H.O.I., Tovar, D.C., Ebel, B.H., Koerber, T.W. et Merkel, E.P. 1980. Cone and seed insects of North American conifers. Canadian Forestry Service, U.S.

- Forest Service, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos, Mexico. Victoria, British Columbia. 122 pages.
- Kettela, E.G. 1967. The cone and seed insects of balsam fir, *Abies balsamea* (L.). Mill. Mémoire de maitrise. University of New Brunswick. 55 pages.
- Kulhavy, D.L., Schenk, J.A. et Hudson, T.J. 1976. Cone and seed insects of subalpine fir during a year of low cone production in Northern Idaho. Journal of the Entomological Society of British Columbia. **73**: 25-28.
- Lachance, D., Benoit, P., Laflamme, G., Bonneau, G. et Picher, R. 1985. Insectes et maladies des arbres. Forêt Conservation. **51**.
- Lawton, J.H. 1983. Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. Annual Review of Entomology. **28**: 23-39.
- Leather, S.R. 1986 Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. Journal of Animal Ecology. **55**: 841-860.
- Lyons, L.A. 1957a. Insects affecting seed production in red pine. II. *Dioryctria* spp. (Lepidoptera: Phycitidae). The Canadian Entomologist. **89**: 70-79.
- Lyons, L. A. 1957b. Insects affecting seed production in red pine. IV. Recognition and extent of damage to cones. The Canadian Entomologist. **89**: 264-271.
- MacGown, M.W. 1979. The Platygastriidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea) parasitic on midges (Cecidomyiidae) found on conifers in Canada and the United States. Information Bulletin 9, Mississippi Agricultural & Forestry Experiment Station. 199 pages.

- Magurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford Blackwell Publisher. Malden, Ma. 256 pages.
- Mamaev B.M., . Krivosheina , N.P., Wieffering, J.H. et Roskam, J.C. 1993. The Larvae of the Gall Midges (Diptera, Cecidomyiidae): Comparative Morphology, Biology, Keys. CRC Press, 1993. 293 pages
- Mattson, W. J. 1971. Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red pine seed production area. *The Canadian Entomologist*. **103**: 617-621.
- Mattson, W. J. 1978, The role of insects in the dynamics of cone production of red pine. *Oecologia* **33**: 327-349.
- Mattson, W.J. 1986. Competition for food between two principals insects of red pine, *Pinus resinosa*. *Environmental entomology*. **15**: 88-92.
- McClure, M., Quiring, D. et Turgeon, J. 1998. Proximate and ultimate factors influencing oviposition site selection by endoparasites on conifer seed cones: two sympatric dipteran species on larch. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. **87**: 1-13.
- Miller, G.E. et Ruth, D.S. 1989. The relative importance of cone and seed insect species on commercially important conifers in British Columbia. *Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference, held in Victoria, British Columbia, Canada , on 26-30 June 1988*. 25-34.
- Millirion, H.E. 1949. Taxonomic and biological investigations in the genus *Megastigmus* with particular reference to the taxonomy of the nearctic species (Hymenoptera: Chalcidoidea; Callimomidae). *American Midland Naturalist*. **41**: 257-420.

- Mitchell, R. G. 1962. The balsam woolly aphid predators native to Oregon and Washington. Agricultural experiment station, Oregon state University. Technical bulletin no 62. 63 pages.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A-A. et Amouch, S. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem). Dans : S. Gauthier *et al.*, éditeurs. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. Québec. 165-192.
- Neuvonen, S. et Niemelä, P. 1983. Species richness and faunal similarity of arboreal insect herbivores. *Oikos*. **40**: 452-459.
- Oliver, I. et Beattie, A. J. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*. **6**: 594-607.
- Olenici, N. 1996. Relationship between development of *Larix deciduas* seed cones and the time of colonization by insects. Dans A. Battisti et J.J. Turgeon. Proceedings of the 5th Cone and Seed Insects Working Party Conference held in Monte Bondone, Italy, on September 1996. 157-172.
- Opler, P. A. 1974. Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. *American Scientist*. **62**: 67-73.
- Overhulser, D. L. et Tanaka, Y. T. 1983. Insect damage to Noble Fir seed and the feasibility of protecting cone crops in natural stands. *Forest Science*. **29**: 112-116.
- Owens, J.N. et Morris, S.J. 1998. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 1146–1163.

- Powell, G.R. 1970. Postdormancy development and growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea*. Canadian Journal of Botany. **48**: 419-428.
- Prévost, Y.H. 1986. The relationship between the development of cones of black spruce, *Picea mariana* (Mill) B.S.P., and their insect fauna. Thèse de doctorat. University of Guelph, Canada.
- Prévost, Y.H., Laing, J.E. et Haavisto, V.F. 1988, Seasonal damage by insects and squirrels to female reproductive structures of black spruce, *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. The Canadian Entomologist. **120**: 1113-1121.
- Roques, A. 1983. Insectes ravageurs des cônes et graines d' *Abies* (sapins). Dans A. Roques. Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifère en France. Paris Cedex, Institut national de la recherche agronomique. 19-29.
- Roques, A. 1988. The larch cone fly in the french Alps. Dans A.A. Berryman éditeur. Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. New York, Plenum Press. 1-28.
- Roques, A. 1991. Structure, specificity, and evolution of insect guilds related to cones of conifers in western Europe. Dans Y.N. Baranchikov, W.J. Mattson, F.P. Hain et T.L. Paynes, éditeurs. Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees. USDA, Forest Service. General technical report NE-153. 300-315.
- Rouault, G., Turgeon, J., Candau, J.-N., Roques, A et Von Aderkas, P. 2004. Oviposition strategies of conifer seed chalcids in relation to host phenology. Die Naturwissenschaften. **91**: 472-480.

- Roux, G., Roques, A. et Menu, F. 2004. Effect of temperature and photoperiod on diapause development in a Douglas fir seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus*. *Oecologia*. **111**: 172-177.
- Saucier, J.P., Bergeron, J-F., Grondin, P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles. *L'Aubelle*. **124**: 1-12.
- Schowalter, T. D. 1994. Cone and seed insect phenology in a Douglas-Fir seed orchard during three years in Western Oregon. *Forest Entomology*. **87**: 758-765.
- Schowalter, T. D., Haverty, M. I. et Koerber, T. W. 1985. Cone and seed insects in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco, seed orchards in the western United States: distribution and relative impact. *The Canadian Entomologist*. **117**: 1223-1230.
- Scurlock, J. H., Mitchell, R. G. et Ching, K. K. 1982. Insects and others factors affecting noble fir seed production at two sites in Oregon. *Northwest Science*. **56**: 101-107.
- Seifert, M., Wermelinger, B, Schneider, D. 2000. The effect of spruce cone insects on seed production in Switzerland. *Journal of Applied Entomology* **124**: 269-278.
- Shea, P. J. 1989a. Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. *The Canadian Entomologist*. **121**: 699-708.
- Shea, P.J. 1989b. Interactions among phytophagous insect species colonizing cones of white fir (*Abies concolor*). *Oecologia*. **81**: 104-110.
- Skrzypczynska, M. 1981. The entomofauna of the cones of fir (*Abies alba*) in Poland. *Bulletin de la Société entomologique suisse*. **54**: 291-295.

- Skrzypczynska, M. 1984. Preliminary studies on entomofauna of cones of *Abies alba* in Ojcowski and Tatrzański National Parks in Poland. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. **98**: 375-379.
- Skrzypczynska, M. 1988. Entomofauna of cones of fir (*Abies alba* Mill.) in the Tatra National Park in Poland. *Journal of Applied Entomology*. **105**: 217-222.
- Skrzypczynska, M., Koziol, M., Dembicka, F. et Wisniowski, B. 1987. Preliminary studies on the entomofauna of cones of *Abies alba* Mill. in the Roztocze National Park. *Journal of Applied Entomology*. **104**: 39-46.
- Skrzypczynska, M., Krolak, R., Piatek, H., Lukacijewski, G. et Kurzeja, M. 1990. Cone entomofauna of fir (*Abies alba* Mill.) of Beskid Sadecki Mts. in Poland in 1986-1988. *Journal of Applied Entomology*. **110**: 82-91.
- Speers, C.F. 1969. *Megastigmus specularis* Walley infests Fir seed from Canada to North Carolina. *Tree Plant Notes*. **20**: 28-29.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. et Southwood, R. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 313 pages.
- Sweeney, J.D. et Quiring, D. 1998. Oviposition site selection and intraspecific competition influence larval survival and pupal weight of *Strobilomyia neanthracina* (Diptera: Anthomyiidae) in white spruce. *Ecoscience*. **5**: 454-462.
- Toft, C.A., Trauger, D.L., Murdy, H.W. 1982. Test for species interactions: Breeding phenology and habitat use in subarctic ducks. *American Naturalist*. **120**: 586-613
- Tripp, H. A. 1955. Descriptions and habits of Cecidomyiidae (Diptera) from white spruce cones. *The Canadian Entomologist*. **87**: 253-263.

- Tripp, H.A. et Hedlin, A.F. 1956. An ecological study damage appraisal of white spruce cone insects. *Forestry Chronicle*. **32**: 400-410.
- Turgeon, J.J., de Groot, P. et Sweeney, J.D. 2005. Insects of seed cones in Eastern Canada: Field Guide. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario. 127 pages.
- Turgeon, J. J., Jones, C. et Bellocq, M. I. 2004. Seed cone traits and insect damage in *Tsuga canadensis* (Pinaceae). *Canadian Journal of Forest Research*. **34**: 261-265.
- Turgeon, J. J., Roques, A. et de Groot, P. 1994. Insect fauna of coniferous seed cones - diversity, host plant interactions, and management. *Annual Review of Entomology*. **39**: 79-212.
- Werner, R.A. 1964. White spruce seed loss caused by insects in interior Alaska. *The Canadian Entomologist*. **96**: 1462-1464.
- West, R. J. 1986. Seasonal incidence of cone pests of Black Spruce in Newfoundland. Canadian Forest Service. Newfoundland Forest Center. N-X-244. 1-16.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis, 4ième édition. Prentice Hall Upper Saddle River, New Jersey. États-Unis. 663 pages.

Tableau 2.1. Distribution des cônes disponibles dans les différents échantillonnages, pour les années 2003 et 2004.

Nb de cônes†	Récolte hebdomadaire		Expérimentation d'exclusion (bonnettes) ‡				Fin août	Total
	Par semaine	Total	Couverts	Stade 1	Stade 2	Stade 3		
512	15	150	15	15	15	15	33	243
112	4 cônes les 15 et 22 juin. 1 cône les autres semaines	18	15	12	12	12	41	110

†. Le nombre de cônes représente le nombre de bourgeons femelles ouverts lors de la première date d'échantillonnage.

‡. Le thème « cône couvert » représente les cônes placés sous bonnettes tout au long de l'année, soit à partir du 11 juin, en 2003 et du 22 août en 2004. Les stades 1, 2 et 3 représentent respectivement, le recouvrement des bractées, la croissance des écailles ovulifères et la période de maturation des graines et de lignification.

Tableau 2.2. Description des différentes catégories dans lesquelles les graines ont été classées, lors de l'examen visuel des cônes et des graines et lors de la lecture des radiographies des graines.

Catégorie	Description
Examen visuel	
Non développée	L'ovule ne s'est pas développé en graine. Réfère principalement aux graines situées sur les écailles infertiles.
Apparemment saine	La graine ne présente aucun dégât visible.
Endommagée	La graine présente des dégâts externes.
Endommagée par <i>Earomyia aterrma</i>	La graine est percée de deux petits trous ronds et opposés. Certaines étaient également brunies.
Endommagée par un lépidoptère	La graine est percée de bord en bord par un gros trou qui prend presque toute la graine.
Examen des radiographies	
Vide	Absence de l'embryon. Le mégagamétophyte est présent ou absent.
Pleine	Présence de l'embryon et du mégagamétophyte.
Parasitée	Présence d'un conophyte à l'intérieur de la graine.

Tableau 2.3. Identité des insectes trouvés à l'intérieur des cônes de sapin baumier récoltés sur le site du Lib26. Les différents codes de morpho-espèce représentent des stades de développement différents (œuf, stade larvaire, pupes, adulte).

Code de morpho-espèce	Morpho-espèce		Gilde†	Abondance‡		
	Genre	Espèce		2002	2003	2004
DIPTERA						
1, 2, 3	Cecidomyiidae	<i>Dasineura</i> sp.	S	+	2618	4168
19, 41, 50		<i>Resseliella</i> sp.	C	+	62	76
36, 65		<i>Lestodiplosis</i> sp.	E	-	1	7
12, 24, 31, 66, 71	Lonchaeidae	<i>Earomyia aterrima</i>	CS	+	64	352
13, 14, 15, 27, 49	Anthomyiidae	<i>Strobilomyia</i> sp.	CS	+	+	+
20, 28	Chloropidae	Possiblement <i>Hapleginella conicola</i> ¹	Sa	-	28	0
44	Morpho-espèce 44		inconnue		-	1
	Abondance totale des Diptères				2773	4604
HYMENOPTERA						
21, 38, 39	Torimidae	<i>Megastigmus specularis</i>	S	+	818	109
10, 51, 62	Platygasteridae	<i>Platygaster</i> sp.	E	?	28	190
	Abondance totale des Hyménoptères				846	299

Tableau 2.3. : ...suite.

Code de morpho-espèce	Morpho-espèce		Gilde†	Abondance‡		
	Genre	Espèce		2002	2003	2004
LÉPIDOPTERA						
5, 6, 16	Tortricidae	<i>Barbara mappana</i>	CS	+	6	3
9, 18	Geometridae	<i>Eupithecia</i> sp.	CS	+	-	-
4, 7	Pyralidae	<i>Dioryctria abietivorella</i>	CS	+	+	-
Abondance totale des Lépidoptères					6	3
Abondance totale				-	3625	4906
Nombre d'espèces				8	10	8

† Guildes : C, conophage; CS, conospermatophage; S, spermatophage; E, entomophage (parasite ou prédateur); Sa, saproxylophage.

‡ En 2002, les données d'abondance ne sont pas disponibles. Également, pour *Strobilomyia* sp., aucune larve n'a été retrouvée dans les récoltes des mois d'août, mais l'espèce était présente dans des récoltes des mois de juin et juillet, tout comme c'est le cas de *Dioryctria abietivorella* en 2003. Les données sont donc présentées sous forme de présence/absence:

+, espèce présente; -, espèce absente, ?, inconnue, les graines n'ayant pas été disséquées, radiographiées ou conservées pour permettre l'émergence des adultes, il est impossible de statuer sur la présence de ces espèces.

Note 1 : Les larves ont été envoyées à M. Wheeler pour identification. L'identification de l'espèce n'est sûre qu'à 80 %.

Tableau 2.4. Abondance totale et abondance moyenne des larves et pourcentage dans la récolte des espèces de conophytes retrouvées dans les cônes de sapin baumier du Lac Libéral récoltés au cours des mois d'août 2003 et 2004.

Espèce / morpho-espèce	Abondance						
	2003 (64 cônes)		2004 (46 cônes)		Différence†(DF = 108)		
	Moyenne ± écart-type	%	Moyenne ± écart-type	%	ratio de t	Prob > t	Tendance
<i>Dasineura</i> sp.	40,91 ± 25,45	72,22	90,61 ± 48,17	84,97	6,3870	<0,0001	↗
<i>Earomyia aterrima</i>	1,00 ± 2,76	1,77	7,65 ± 6,66	7,18	6,3935	<0,0001	↗
<i>Strobilomyia</i> sp.	0	0	0	0	-	-	-
<i>Resseliella</i> sp.	0,97 ± 3,59	1,71	1,65 ± 3,67	1,55	0,9749	0,3318	→
Chloropidae	0,44 ± 2,68	0,77	0	0	-	-	-
<i>Lestodiplosis</i> sp.	0,02 ± 0,13	0,03	0,15 ± 0,67	0,14	1,3741	0,1759	→
<i>Megastigmus specularis</i>	12,81 ± 14,53	22,57	2,37 ± 4,73	2,22	-5,3653	<0,0001	↘
<i>Platygaster</i> sp.	0,44 ± 0,94	0,77	4,13 ± 6,32	3,87	3,9321	0,0003	↗
<i>Barbara mappana</i>	0,09 ± 0,29	0,17	0,07 ± 0,25	0,06	-0,5343	0,5942	→
Total	56,64 ± 27,87		106,63 ± 50,33		6,6589	<0,0001	↗

† Différence dans les abondances moyennes, entre 2003 et 2004. Pour les espèces *Dasineura* sp., *Earomyia aterrima*, *Megastigmus specularis*, *Lestodiplosis* sp. et *Platygaster* sp., des tests de t avec variances inégales ont été effectués.

Tableau 2.5. Abondance totale et abondance moyenne des larves de conophytes et distribution de fréquence de chaque guide dans la récolte, pour chacune des guildes alimentaires présentes dans les cônes de sapin baumier, août 2003 et 2004. Un test de χ^2 a été effectué pour comparer la distribution de fréquence des guildes† entre les années.

Guildes	Abondance							
	2003 (n = 64)			2004 (n = 46)			Différence†(DF = 108)	
	Totale	Moyenne ± écart-type	%	Totale	Moyenne ± écart-type	%	Ratio de t	Prob > t
Spermatophage	3436	53,71 ± 27,34	94,79	4277	92,98 ± 48,96	87,20	5,3621	<0,0001
Conospermatophage	70	1,09 ± 2,74	1,93	355	7,72 ± 6,64	7,24	7,1875	<0,0001
Conophage	62	0,96 ± 3,59	1,71	76	1,65 ± 3,67	1,55	0,9749	0,3318
Entomophage	29	0,45 ± 0,94	0,80	197	4,28 ± 6,28	4,02	4,9201	<0,0001
Saproxylophage	28	0,44 ± 2,68	0,77	0	0	0	-	-
Test de χ^2 (gilde * année) : DF = 3 ; $\chi^2=242,482$; Prob > χ^2 = <0,0001								

† Puisque qu'il n'y avait pas de saproxylophages en 2004, cette gilde n'a pas été incluse dans l'analyse de χ^2

Tableau 2.6. Diversité de la communauté de conophytes et des guildes alimentaires présents dans les cônes d'une sapinière boréale située au Lac libéral pour les années 2003 et 2004 (cônes récoltés aux mois d'août).

		2003	2004
Abondance totale des larves		3625	4905
Espèces	Nombre d'espèces	8	7
	Indice de diversité de Simpson (1/D)	1,7445	1,3710
	Équitabilité de Simpson ($E_{1/D}$)	0,2191	0,1959
	Indice de Margalef	0,8541	0,7094
Guildes	Nombre de guildes	5	4
	Indice de diversité de Simpson (1/D)	1,1180	1,3032
	Équitabilité de Simpson ($E_{1/D}$)	0,2236	0,3258
	Indice de Margalef	0,4879	0,3530

Tableau 2.7. Dates où des œufs (ou des larves de premier stade larvaire) ont été retrouvés dans les cônes (dans le cadre des échantillonnages périodiques) et stade de développement des cônes au cours desquels des larves ont été retrouvées (dans le cadre de l'expérimentation à l'aide des bonnettes), pour les années 2003 et 2004. La présence de trait (-) indique l'absence de données

Espèce	Échantillonnage périodique		Expérimentation par bonnette	
	Année	Œufs	Larve (stade 1)†	Stade de développement
<i>Dasineura</i> sp.	2003	-	-	Présente dans tous les stades
	2004	15 juin au 6 juillet	22 juin et 6 juillet	Présente dans tous les stades
<i>Earomyia aterrima</i>	2003	11 juin au 3 juillet	25 juin et 3 juillet	Recouvrement des bractées
	2004	6 juillet	20 juillet	Recouvrement des bractées
<i>Resseliella</i> sp.	2003	-	30 juillet et 6 août	Croissance des écailles
	2004	-	20 juillet et 3 août	Croissance des écailles
<i>Strobilomyia</i> sp.	2003	3 et 9 juillet	25 juin et 3 juillet	Recouvrement des bractées
	2004	-	-	-
Chloropidae	2003	-	16 juillet	-
	2004	-	-	-
<i>Megastigmus specularis</i>	2003	-	23 juillet-	Croissance des écailles -
	2004	-	-	Croissance des écailles

† Pour *Dasineura* sp., *Earomyia aterrima* et *Strobilomyia* sp., l'observation de larves émergents d'œufs a permis de déterminer quelle morpho-espèce correspondait à un premier stade larvaire. Pour *Resseliella* sp et le Chloropidae, le premier stade larvaire correspond à la plus petite morpho-espèce retrouvée dans les récoltes. Pour plus d'informations, voir Appendice A (Cadioux 2008).

Tableau 2.8. Corrélations entre les espèces de conophytes retrouvées dans les cônes de sapins baumier, en considérant l'abondance totale des espèces dans les cônes, puis la répartition de celles-ci à l'intérieur du cônes.

Année	Espèce 1	Espèce 2	Spearman ρ	Prob> ρ
Au niveau du cône				
2003	<i>Dasineura</i> sp.	<i>Platygaster</i> sp.	0,5303	0,0015
2004	<i>E. atterima</i>	<i>Dasineura</i> sp.	-0,8383	<0,0001
Répartition des espèces par portion				
2003	<i>Dasineura</i> sp.	<i>Platygaster</i> sp.	0,1574	0,0042
	<i>E. atterima</i>	<i>Hapleginella conicola</i>	0,3865	<0,0001
2004	<i>Lestodiplosis</i> sp.	<i>Resseliella</i> sp.	0,1104	0,0254

Tableau 2.9. Analyse de contingence et coefficient de contingence (\hat{C}) entre les trois paires de conophytes conopspermatophages ou spermatophages, en fonction de leur absence (A) ou de leur présence (P) dans les différentes portions des cônes, pour les années 2003 et 2004. Les portions constituées des graines infertiles ont été exclues de l'analyse car les graines n'étaient pas formées et n'abritaient pas de conophytes.

Année	<i>M. specularis</i>			<i>E. aterrima</i> †			<i>E. aterrima</i>		
	<i>Dasineura</i> sp.	P	A	<i>Dasineura</i> sp.	P	A	<i>M. specularis</i>	P	A
2003 n = 264	P	69	158	P	40	187	P	11	67
	A	9	28	A	5	32	A	34	152
	χ^2	0,582		χ^2	0,399		χ^2	0,698	
	Prob> χ^2	0,4456		Prob> χ^2	0,5274		Prob> χ^2	0,4033	
	\hat{C}	0,0469		\hat{C}	0,0388		\hat{C}	0,0514	
2004 n = 328	P	51	247	P			P	48	4
	A	1	29	A			A	230	46
	χ^2	5,274		χ^2			χ^2	3,144	
	Prob> χ^2	0,0216		Prob> χ^2			Prob> χ^2	0,0762	
	\hat{C}	0,0158		\hat{C}			\hat{C}	0,0974	

† Le test de n 'a pu être effectué en 2004, pour la paire *Dasineura* sp./*E. aterrima* en raison du non-respect d'un des postulats d'application : une des cellules avait une fréquence estimée inférieure à 5.

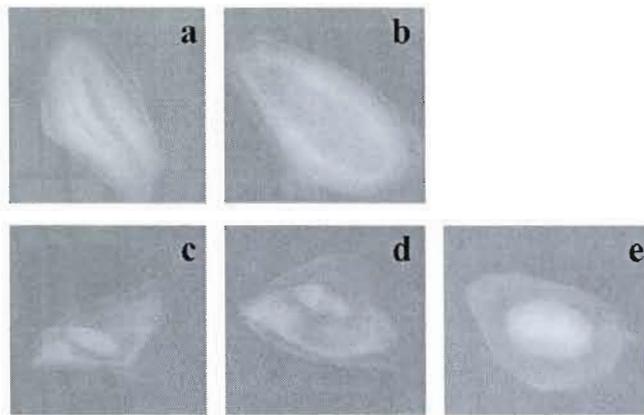


Figure 2.1. Graines de sapin baumier radiographiées. En première ligne, des graines non parasitées, soit: a) une graine pleine et b) une graine vide, et, en deuxième ligne, des graines parasitées par c) une larve de *Dasineura* sp., d) une larve de *Dasineura* sp. attaquée par un parasitoïde et e) une larve de *Megastigmus specularis*.

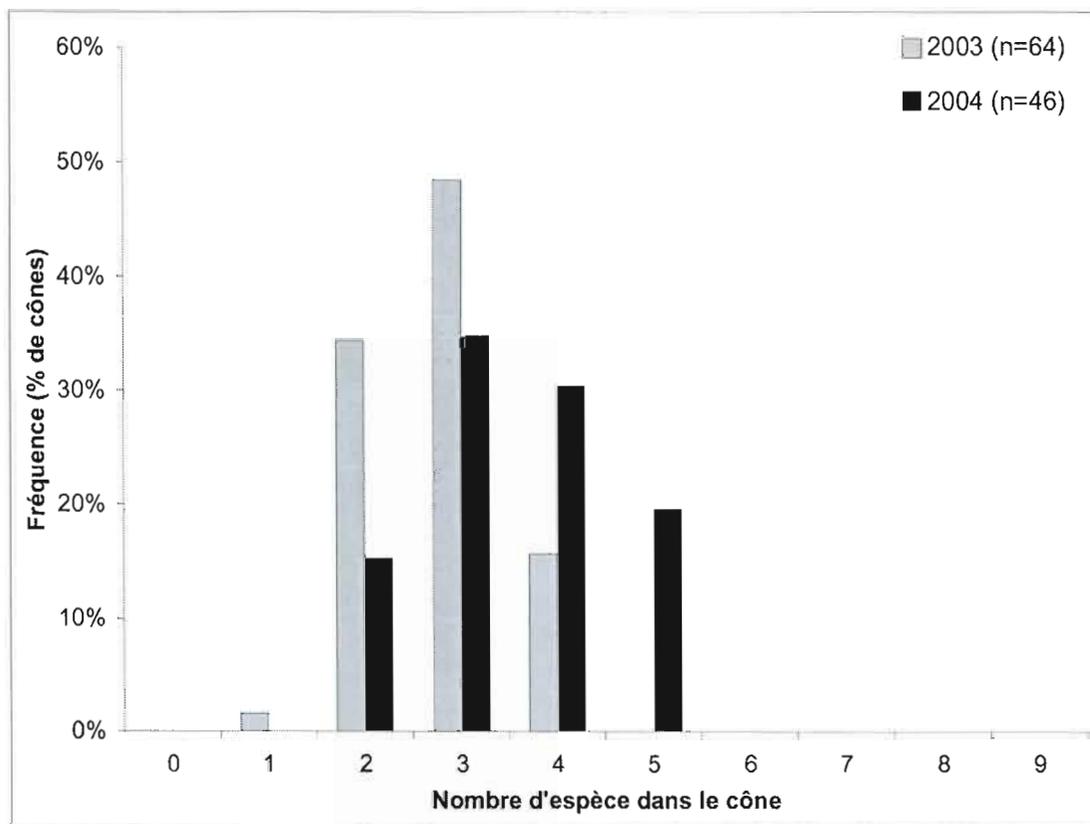


Figure 2.2. Distribution de fréquence du nombre d'espèces cohabitant à l'intérieur d'un même cône de sapin, pour les cônes récoltés aux mois d'août 2003 et 2004 dans une sapinière située au nord du Lac St-Jean.

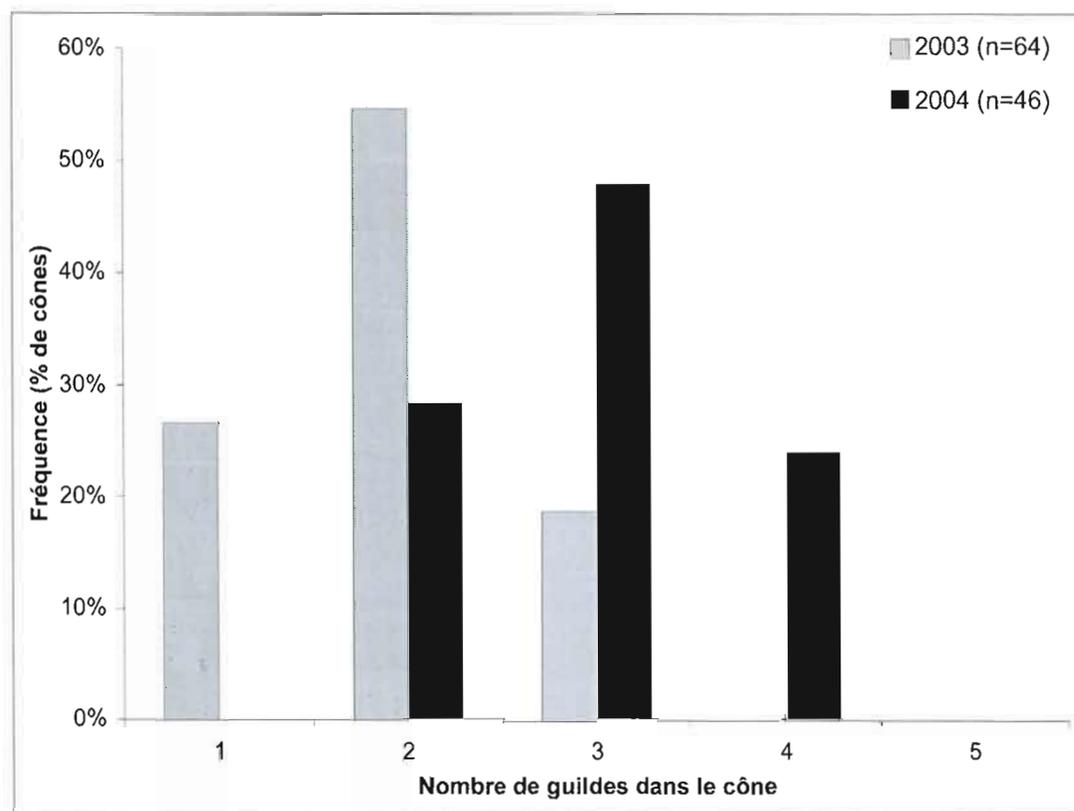


Figure 2.3. Distribution de fréquences du nombre de guildes cohabitant à l'intérieur d'un même cône, pour les cônes récoltés aux mois d'août 2003 et 2004 dans une sapinière située au nord du Lac-St-Jean-

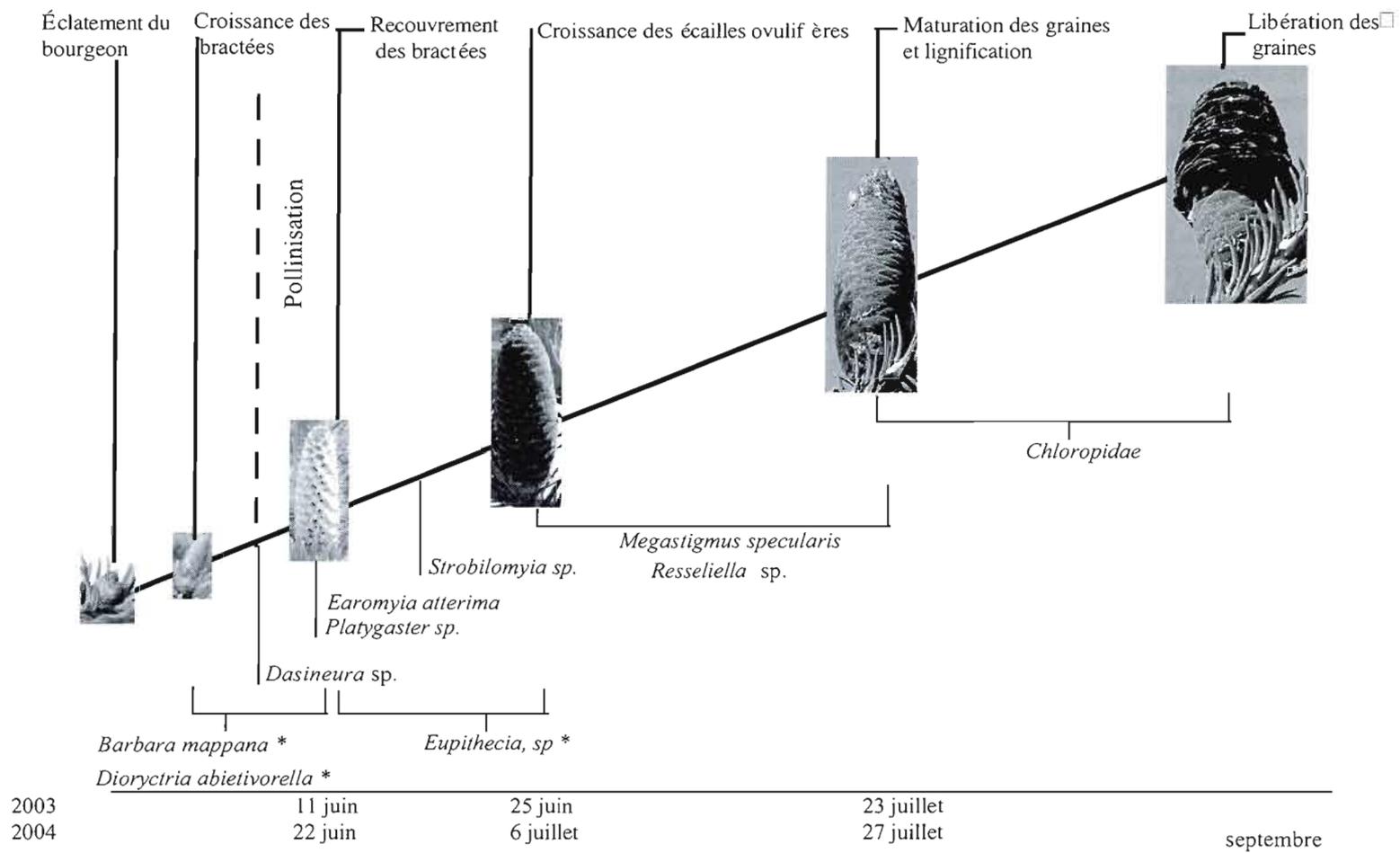


Figure 2.4. Périodes d'attaque des cônes de sapin baumier, des différentes espèces de conophytes répertoriées dans l'étude, dans une sapinière boréale. L'astérisque indique les espèces pour lesquelles les données proviennent de la littérature.

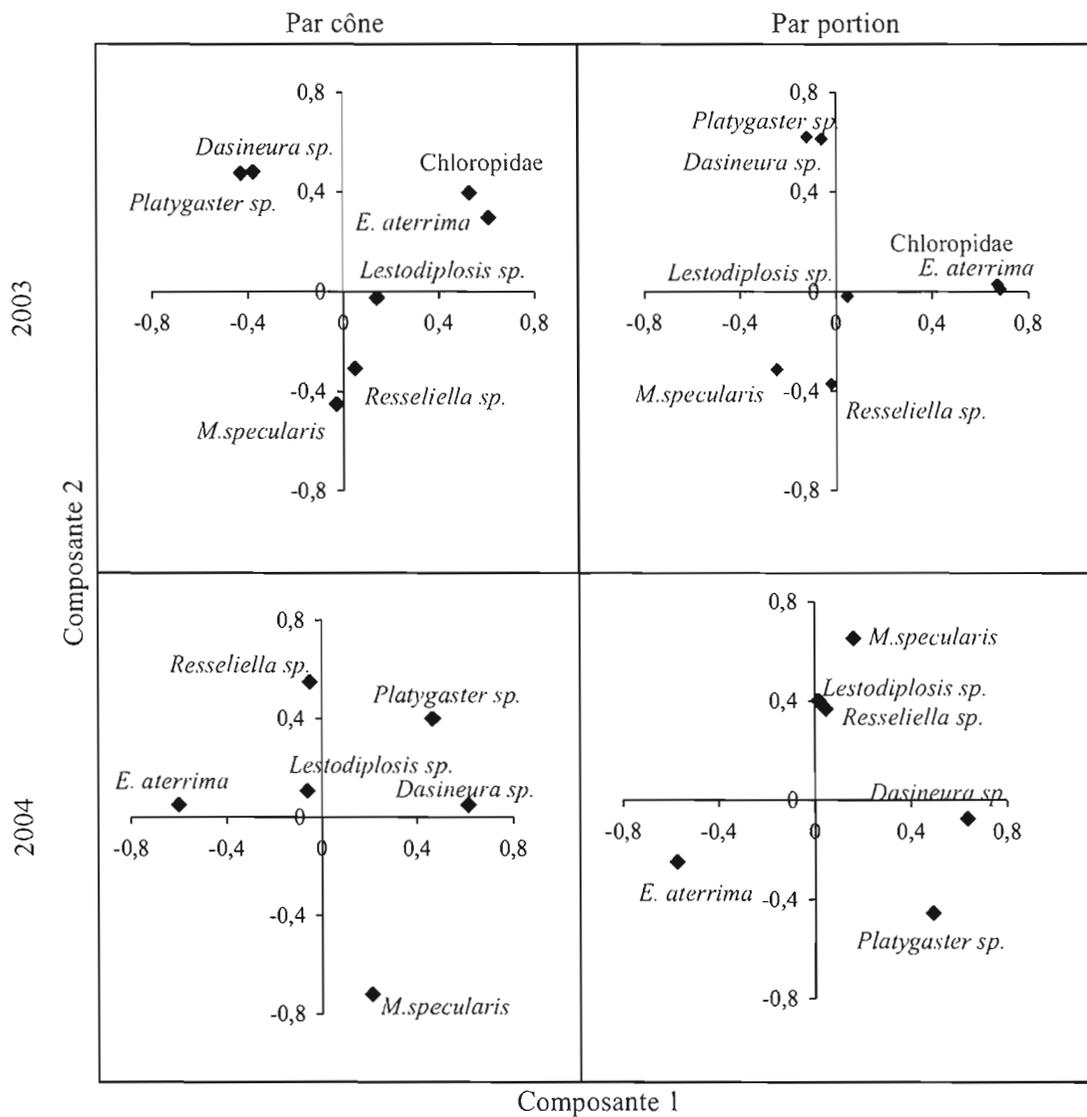


Figure 2.5. Analyses par composantes principales en considérant l'abondance des espèces au niveau des cônes (par cône) et la répartition des espèces à l'intérieur des cônes (par portion).

CHAPITRE 3

IMPACT DES CONOPHYTES SUR LA PRODUCTION SEMENCIÈRE DU SAPIN BAUMIER (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL) EN FORÊT BORÉALE

Édith Cadieux, Hubert Morin et Jean Turgeon

Résumé

Les conophytes phytophages sont des insectes s'alimentant sur les cônes et les graines. Plusieurs études ont montré que certaines espèces peuvent avoir un impact sur la production semencière des conifères, particulièrement lors des années de faible production de graines. Nous avons récolté et mesuré des cônes de sapin baumier, évalué leur potentiel de production de graines (nombre d'écailles fertiles * 2) et leur rendement réel en graines (nombre de graines pleines/ potentiel de production des graines), et estimé l'impact des différentes espèces de conophytes phytophages sur la production de graines, dans une sapinière de la forêt boréale québécoise. Le potentiel de production des cônes a été de 215 ± 47 en 2003 et de 224 ± 26 en 2004. Toutefois, le rendement réel en graines n'a été que de 26 ± 15 et $0,22 \pm 0,6$, respectivement pour ces deux années, ce qui est très faible. Tous les cônes récoltés étaient infestés par au moins une espèce de conophytes, et ce pour les deux années. La plupart des cônes (70 % en 2003, 51 % en 2004) ne portent cependant pas de signes extérieurs d'attaque. L'examen externe des cônes ne permet donc pas de statuer sur la présence ou non de dommages aux graines. Les espèces phytophages présentes dans les cônes étaient *Dasineura* sp., *Earomyia aterrima*, *Megastigmus specularis* et *Barbara mappana*. Ces espèces ont détruit $28,2 \pm 17,5$ % des graines en 2003 et $89,3 \pm 8,4$ % en 2004. La résultante est, qu'en 2004, seulement 0,23 % des graines produites étaient pleines, en raison du taux de prédation élevé et de la faible production semencière. *Dasineura* sp. est l'espèce la plus abondante au cours des deux années. Malgré le fait que chaque larve ne détruit qu'une seule graine, elle est l'espèce responsable de la majorité des dommages en 2003, et la deuxième en importance en 2004. *Dasineura* sp. a détruit $18,6 \pm 13,3$ % de la production semencière en 2003 et $37,4 \pm 19,3$ % en 2004. *E. aterrima* a détruit plus de 50 % des graines en 2004, ce qui représente 54,7 % des dommages causés par les conophytes. *M. specularis* a eu un impact limité au cours des deux années. Les résultats de la présente étude montrent que les conophytes peuvent détruire une quantité importante des graines et réduire considérablement le nombre de graines pleines produites. Leur impact est particulièrement grand lors des années de faible production semencière, comme ce fut le cas en 2004.

3.1. Introduction

Le sapin baumier (*Abies balsamea*) est l'une des principales espèces conifériennes de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord. La régénération des peuplements de sapin après une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*), un chablis ou une coupe, repose essentiellement sur la présence d'une banque de semis sous couvert (Morin 1994, Duchesneau et Morin 1999, Johnson *et al.* 2003). La production semencière constitue un élément essentiel à la formation de cette banque. Ainsi, les facteurs ayant un impact sur la production de graines, en particulier sur la quantité et la qualité des graines libérées, peuvent avoir un impact sur la constitution de la banque de semis. Une bonne connaissance des facteurs ayant un impact la production de graines est nécessaire pour bien comprendre les facteurs qui peuvent affecter la constitution de la banque de semis et éventuellement la dynamique de régénération des sapinières.

Le potentiel de production des graines et le rendement réel en graines sont deux mesures utilisées pour évaluer la production semencière des conifères (Lyons 1956, Bramlett *et al.* 1977). Le potentiel de production de graines est obtenu en dénombrant le nombre de graines produites par chaque cône, en faisant abstraction des graines infertiles que l'on retrouve généralement à la base et à l'apex des cônes (Bramlett *et al.* 1977). Il s'agit donc du nombre maximum de graines qu'un cône peut produire. Le rendement réel en graine met en relation la proportion de graines pleines (i.e., qui contiennent un megagamétophyte et un embryon) avec le potentiel de production des graines, ce qui permet d'évaluer la proportion de graines produites pouvant contribuer à la régénération.

Le potentiel de production de graines du sapin baumier varie entre 114 et 258 pour une valeur moyenne de 189 graines par cônes (Powell 1979). Ce potentiel est plus faible que celui d'*Abies amabilis* (entre 359 et 408, Owens et Morris 1998) et d'*Abies procera* (733 ; Scurlock 1978), mais similaire à celui d'*Abies concolor* (entre 125 et 268 ; Shea 1989a). Le potentiel de production des graines du genre *Abies* est généralement plus élevé que pour *Pseudotsuga menziesii* (Ho 1980, Owens *et al.* 1990, Schowalter 1994) et les genres *Picea* (Werner 1964, de Groot et Schneckenger 1996), *Pinus* (Lyons 1956, Bramlett 1974,

Bramlett 1977) et *Tsuga* (Turgeon *et al.* 2005). Malgré tout, leur rendement réel en graines demeure généralement faible. Les pourcentages de graines pleines varient d'une année à l'autre et d'un site à l'autre, mais plusieurs études rapportent des valeurs sous le 20 % (Scurlock 1978, Singh et Owens 1982, Owens et Morris 1998). Shea (1989a) rapporte toutefois des taux allant jusqu'à 47,2 % pour *Abies concolor*. La majorité des graines sont généralement vides dû à un manque de pollinisation, à l'avortement de l'ovule ou encore à la dégénérescence de l'embryon (Owens *et al.* 1990, Owens et Morris 1998). Finalement, l'évaluation du potentiel de production des graines révèle généralement qu'une proportion, parfois élevée, des graines produites sont endommagées par les insectes (Scurlock 1978, Singh et Owens 1982, Owens et Morris 1998). Ceux-ci sont d'ailleurs considérés comme un facteur ayant un impact important sur la production de graines (Fenner 1985, Turgeon *et al.* 1994).

Les conophytes sont des insectes dont le développement est obligatoirement lié à la présence de cônes (Turgeon *et al.* 1994). Les larves des espèces se nourrissent des cônes et/ou des graines, ou encore, elles produisent des galles ou induisent des déformations du cône qui peuvent entraver la dispersion des graines (Hedlin 1967, Scurlock *et al.* 1982, Turgeon *et al.* 1994, Turgeon *et al.* 2005). Les conophytes peuvent donc diminuer considérablement le nombre de graines saines libérées. L'impact des insectes des cônes a été étudié chez plusieurs sapins, particulièrement chez les espèces de l'ouest de l'Amérique du Nord (Kettela 1967 Hedlin *et al.* 1980, Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Shea 1989a) ainsi que chez *Abies alba*, en Europe (Skrzypczynska 1988, Skrzypczynska *et al.* 1990). Les dégâts attribués à ces espèces varient selon plusieurs facteurs dont l'année, la production semencière, les sites et la position de l'arbre dans la canopée (Kettela 1967, Overhulser et Tanaka 1983, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a, Skrzypczynska *et al.* 1990). Certaines années ces dégâts sont très faibles. Par contre, lors des années de faible production semencière les conophytes peuvent détruire la majorité de la production semencière. Peu d'études ont eu pour objectif de quantifier les dégâts à la production semencière par des insectes des cônes chez le sapin baumier. La littérature mentionne des dégâts faibles à la production semencière (Lachance *et al.* 1985, de Groot *et al.* 1994) généralement reliés à *Megastigmus specularis* (Hedlin 1956, Speers 1969). Kettela (1967) rapporte des taux d'attaque des cônes variant

entre 50 et 86 % selon les peuplements et les classes de dominance des arbres et des taux de prédation de graines d'au maximum 11 %.

Au Québec, deux études ont porté sur les conophytes du sapin baumier. Gagnon (1986) a fait une synthèse de la littérature sur les insectes des cônes au Québec, mais le travail comporte peu d'information sur les insectes s'attaquant au sapin baumier se limitant à mentionner que des dégâts associés à des lépidoptères ont été identifiés. Lachance *et al.* (1985) ont évalué l'impact sur les cônes des insectes associés aux cônes. Les résultats montrent un faible taux d'attaque des cônes femelles (entre 11 % et 22 %). Les auteurs ne séparent toutefois pas l'impact des conophytes et des hétéroconophytes (i.e. les espèces qui se nourrissent principalement sur des parties de l'arbre autres que les cônes, mais qui peuvent se nourrir des cônes). Par ailleurs, Lachance *et al.* (1985) montrent que dans les secteurs qui n'étaient pas touchés par une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette, le pourcentage de graines non-viables (ce qui inclut donc les graines vides) n'étaient que de 27 %, ce qui sous-entend que les dommages associés aux espèces conophytes étaient relativement faibles.

Cet article s'inscrit dans un projet plus vaste qui vise à comprendre la dynamique des sapinières et à évaluer les facteurs qui peuvent avoir un impact sur celle-ci, en particulier sur la régénération et la croissance des peuplements. Dans le cadre de ce projet, une étude sur la dispersion des graines dans des sapinières boréales situées au Lac Libéral (au nord du Lac St-Jean) a permis de constater qu'une proportion importante des graines (variant de 0,82 % à 54,55 % selon les années) était parasitée par des larves d'insectes (H. Morin, données non publiées) ce qui a soulevé un questionnement quant à l'impact de ces insectes sur la production semencière et sur leur rôle dans la dynamique des sapinières boréales. Cet article est le deuxième d'une série de trois visant à mieux connaître la communauté d'insectes des cônes associée au sapin baumier et son impact sur la production semencière et la régénération. Les espèces présentes dans les cônes de sapin baumier ont déjà été caractérisées (chapitre 2). Douze espèces d'insectes des cônes ont été inventoriées, les principales étant *Dasineura* sp., *Megastimus specularis* et *Earomyia aterrima*. L'inventaire a également permis de détecter la présence de *Stobilomyia* sp, *Barbara mappana*, *Diorictrya abietivorella*

sp. et *Eupithecia* sp. Ces sept espèces sont reconnues pour causer des dégâts aux graines (Hedlin 1956, Kettela 1967, Speers 1969, de Groot *et al.* 1994).

L'objectif du présent article est d'évaluer l'importance des dégâts associés à chacune des espèces de conophytes du sapin baumier et d'évaluer leur impact commun sur la production semencière de l'arbre. Plusieurs chercheurs ont montré que l'impact des conophytes de sapin baumier est presque nul (Hedlin 1956, Kettela 1967, Speers 1969, de Groot *et al.* 1994). Ainsi, nous posons l'hypothèse que lors des fortes années semencières l'impact des conophytes devrait être négligeable (< 15 %). Toutefois, comme cela a été observé chez d'autres espèces d'arbres (Hedlin 1964, Cameron et Jenkins 1988, Roques 1988, Schowalter 1994), la présence d'une faible année semencière devrait mener à une augmentation importante de l'impact des conophytes. L'impact sur la production semencière sera déterminé à l'aide du potentiel de production de graines (PPG) et du rendement réel en graines (RRG). Même si Powell (1979) a évalué le PPG des cônes de sapin baumier, plusieurs facteurs, dont le climat, la lumière, la génétique, l'âge et la taille de l'arbre peuvent faire varier cette valeur (Waldron 1957, Matthews 1963, Zasada *et al.* 1992, Greene *et al.* 2002). La première partie de cet article est donc consacrée à la caractérisation des cônes. La deuxième partie porte sur les dégâts aux cônes et aux graines, occasionnés par la présence des conophytes.

3.2. Méthodologie

3.2.1. Aire d'étude

L'étude s'est déroulée dans une sapinière naturelle mature située dans le domaine de la pessière à mousses de l'Ouest (Saucier *et al.* 1998) (49°48' N, 72°35' W). Le site sélectionné (Lib26) pour la présente étude a déjà été décrit et les raisons de sa sélection présentées (chapitre 2).

3.2.2. Échantillonnage

L'échantillonnage des cônes s'est déroulé sur deux années, soit en 2003 et en 2004, à partir de quatre échafaudages installés sur le site et permettant l'accès aux cônes se développant à la cime des arbres.

Quinze cônes en 2003 et 25 en 2004 ont été mis sous des bonnettes de nylon, immédiatement après la période de pollinisation. Ces exclos empêchaient les attaques des conophytes.

À la fin du mois d'août des deux années, soit avant la désarticulation des cônes, tous les cônes sous bonnettes (ci-après nommés « cône couverts ») ont été récoltés. Au même moment, 33 cônes en 2003 et 41 cônes en 2004 ont été récoltés (« cônes exposés »). Ces nombres correspondent à l'ensemble des cônes restant sur les branches des arbres à la fin de l'été. Tous les cônes récoltés ont été identifiés et entreposés à une température de 4°C jusqu'au moment de leur dissection.

3.2.3. Laboratoire

Chaque cône a été mesuré en longueur et en largeur (mm). Un examen externe a été réalisé pour repérer les dégâts extérieurs et les trous de sortie. Par la suite, les cônes ont été disséqués écaille par écaille, de la base vers l'apex. Chaque larve trouvée lors de la dissection a été identifiée à l'aide de la méthode des « morpho-espèces » (Oliver et Beattie 1996b et chapitre 2).

Chaque graine a été observée à l'aide d'un binoculaire (10x) puis classée dans l'une des trois catégories suivantes : non développée, d'apparence saine et endommagée (chapitre 2). Les dégâts causés aux graines par les différentes espèces sont généralement propres à chacune d'entre elles. Les types de dégâts ont donc été caractérisés et associés à une espèce.

Pour détecter la présence des espèces spermatophages, les graines d'apparence saine ont été radiographiées au Centre de foresterie des Grands Lacs grâce à un cabinet de radiographie

Faxitron M20 à une intensité de 11Kv et pour un temps d'exposition de 100 secondes. Les radiographies ont été prises sur du papier à photographie, développées et fixées (Turgeon *et al.* 2004 et chapitre 2). La lecture des radiographies a été réalisée à l'aide d'un binoculaire (10x). Chaque type de dégât a été caractérisé et associé à une morpho-espèce. Les larves présentes dans les graines étaient identifiées à la morpho-espèce (chapitre 2). Chaque graine a été classée dans l'une des catégories suivantes: vide, pleine ou parasitée.

3.2.4. Traitement des données

Les données de graines endommagées (i.e. celles présentant un dommage associé à un conophyte) et de graines parasitées (présence d'une larve à l'intérieur de la graine) ont été regroupées sous le terme « endommagé».

Morphologie des cônes et caractérisation de la production semencière

Le potentiel de production des graines (PPG) a été déterminé selon la formule suivante :

$$\text{PPG} = \text{nombre d'écailles fertiles} \times 2.$$

Les écailles fertiles sont celles où l'on note la présence d'une véritable graine. Le PPG a été évalué à partir des cônes récoltés lors de la dernière récolte des années 2003 et 2004, soit respectivement les 27 et 30 août.

Les moyennes de graines vides, pleines et endommagées par cône ont été calculées pour les deux années. Ces valeurs ont permis d'évaluer le rendement réel en graine (RRG) selon la formule suivante :

$$\text{RRG} = \text{nombre de graines pleines/PPG}.$$

Des tests de t ont été réalisés pour tester la variation annuelle des valeurs de PPG (mis au carré pour normaliser la distribution) et de RRG. Le test de Wilcoxon a été privilégié pour évaluer la différence dans les pourcentages de graines pleines, vides et endommagées en raison du non respect des critères d'application des tests de Student.

Impact des conophytes sur les cônes et sur la production de graines

Infestation des cônes

Toutes les espèces retrouvées dans les cônes à la fin d'août ont été prises en compte dans l'évaluation du taux d'attaque et les mesures d'abondance.

Le taux d'attaque de chaque espèce a été évalué selon la formule suivante : nombre de cônes attaqués par au moins une larve/nombre de cônes récoltés. L'abondance totale et l'abondance par espèce (par cône et par cône attaqué) des larves ont été calculées. Il est à noter que l'abondance de *Dasineura* sp. inclut à la fois les larves saines et les larves parasitées par *Platygaster* sp.

En raison du non-respect des critères d'application des tests de Student, le test de Wilcoxon a été privilégié pour évaluer la différence d'abondance moyenne des larves par cône, entre 2003 et 2004 (Zar 1999).

Impact sur la production semencière

Seules les espèces phytophages se nourrissant des graines ont été retenues pour l'évaluation de l'impact des conophytes.

Pour la production semencière totale, la somme des graines détruites a été calculée. Le taux de prédation total (soit le nombre de graines détruites sur l'ensemble de la production de graines) a été évalué pour chacune des espèces phytophages. Le taux de prédation moyen (moyenne par cône et par cônes produits) a été évalué pour chacune des espèces. En raison du non-respect des critères d'application des tests de Student, le test de Wilcoxon a été privilégié pour évaluer la différence d'abondance moyenne de ces différentes variables, entre 2003 et 2004 (Zar 1999).

Des corrélations non-paramétriques de Spearman Rho ont été effectuées pour évaluer la relation entre la somme des graines détruites et la taille du cône (longueur et largeur), et ce pour chacune des années d'échantillonnage.

Effet des bonnettes

L'effet des bonnettes, pour chacune des années, sur la proportion de graines pleines, vides et endommagées a été évalué à l'aide de tests de Wilcoxon (Zar 1999). Leur effet sur la longueur des cônes a été évalué à l'aide des cônes exposés (soit les cônes ayant été exposés tout l'été) et des cônes couverts à l'aide d'un ANOVA et d'un test de Tuckey.

3.3. Résultats

3.3.1. Morphologie des cônes et caractérisation de la production de graines

Les arbres échantillonnés ont eu une production totale de 518 cônes en 2003 et de 112 cônes en 2004.

La longueur et la largeur des cônes sont très variables, et ce pour les deux années d'échantillonnage (tableau 3.1). Les cônes les plus petits n'ont que 29,7 mm alors que les plus longs atteignent 75,2 mm. Les cônes récoltés en 2003 sont significativement plus longs (prob = 0,0008) et plus larges (prob = 0,0008) que ceux de 2004. Le potentiel de production des graines (PPG) varie entre 90 et 276 (moyenne de $215,3 \pm 46,95$) en 2003, et entre 158 et 276 (moyenne $223,8 \pm 26,43$) en 2004. Malgré des différences dans les dimensions du cône, il n'y en a pas dans le potentiel de production de graines entre les deux années (prob = 0,5146).

Sur les 7090 graines produites en 2003, seulement 27,87 % sont pleines. En 2004, le nombre et la proportion de graines pleines ont diminué pour ne représenter que 0,23 % de la production totale. Sur les 41 cônes récoltés en 2004, seulement 7 cônes ont produit des graines pleines, pour un total de 21 graines. Le taux de graines endommagées est de 26,6 % en 2003. Il est trois fois plus élevé en 2004.

Au niveau des cônes, la majorité des graines produites en 2003 (soit près de 72 %) ne sont pas endommagées par les conophytes (tableau 3.2.). De ce nombre, 26% des graines sont

pleines. En 2004, la proportion de graines endommagées par cône a significativement augmenté, passant de $28,23 \pm 17,49$ % à $89,36 \pm 8,37$ %. En 2003, le pourcentage de graines endommagées par cône a atteint un maximum de 60 % des graines produites. Cette valeur est plus petite que la valeur minimale obtenue en 2004 alors que tous les cônes ont subi des pertes représentant plus de 69 %. Cette augmentation, dans la proportion de graines endommagées, a entraîné une diminution des graines vides et surtout des graines pleines.

Le rendement réel en graines des cônes, pour les deux années s'apparente aux taux de graines pleines dans la récolte (tableau 3.2). Il est significativement plus faible en 2004, malgré le fait que le potentiel de production de graine était le même pour les deux années.

Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la taille des cônes exposés et le taux de prédation total, et ce pour les deux années d'échantillonnage.

3.3.2. Impact des conophytes sur les cônes et sur la production de graines.

Infestation des cônes

La présence de trous de sortie a été constatée sur 30 % des cônes en 2003 et 48,8 % en 2004 (tableau 3.3). La majorité (87,7 %) de ces trous de sorties étaient ronds et petits. Ils étaient visibles sur des cônes présentant des dégâts aux graines associés à *Earomyia aterrима*. Le nombre moyen de trous, par cône endommagé, est légèrement supérieur à 2 et ce pour les deux années. Les autres trous retrouvés étaient plus gros (environ 2 mm) et de forme légèrement ovale. Ces trous, bordés d'excréments, étaient retrouvés à la base des cônes et étaient associés à de courtes galeries menant au rachis du cône. En 2004, une chrysalide et une chenille de *Barbara mappana* ont été retrouvées dans une galerie associée à l'un de ces trous.

Même si la majorité des cônes récoltés aux cours des deux années ne présentent pas de signes externes d'attaque, tous les cônes ont été infestés par au moins une espèce (tableau 3.4). *Dasineura* sp. a attaqué tous les cônes lors des deux années. En 2003, *Megastigmus specularis* montre le deuxième plus important taux d'attaque. Les autres espèces sont

présentes dans moins de 30 % des cônes. En 2004, le taux d'attaque des cônes d'*E. aterrima* a été de 92,7 %, ce qui en fait la deuxième espèce en importance à ce niveau (tableau 3.4), devant *M. specularis*. *Barbara mappana*, le seul lépidoptère retrouvé, n'a attaqué que cinq cônes exposés en 2003 et trois en 2004.

Le taux d'attaque de la plupart des espèces a augmenté ou est demeuré stable, entre 2003 et 2004 (tableau 3.4). Par contre, le nombre de cônes attaqués par *Megastigmus specularis* a diminué.

L'abondance moyenne de l'ensemble des espèces a doublé entre 2003 et 2004, passant d'environ 50 larves par cône à 99 larves par cône (tableau 3.5). *Dasineura* sp. est l'espèce la plus abondante et ce lors des deux années d'échantillonnage (respectivement $38,09 \pm 27,62$ et $82,98 \pm 44,19$ larves par cône). En 2003, *M. specularis* et *E. aterrima* se retrouvent respectivement au deuxième et au troisième rang. En 2004, *Earomyia aterrima* est la deuxième espèce la plus abondante avec, en moyenne, $7,6 \pm 4,89$ larves par cône. *Platygaster* sp. ($4,46 \pm 6,69$ larves par cône) et *M. specularis* ($2,53 \pm 6,59$ larves par cône) suivent. L'abondance de *Dasineura* sp., *E. aterrima* et *Platygaster* sp. a significativement augmenté en 2004, alors que celle de *M. specularis* a diminué (tableau 3.5).

Impact des conophytes sur la production semencière

Des espèces retrouvées dans les cônes à la fin des mois d'août 2003 et 2004, seulement quatre s'attaquent aux graines : deux spermatophages, soient *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*, et deux conospermatophages, *Earomyia aterrima* et *Barbara mappana*.

Dasineura sp. a détruit 39,1 graines/cône en 2003 pour un taux de prédation de $18,6 \pm 13,3$ % (tableau 3.6). Cette espèce est responsable de 66,54 % des dégâts associés aux insectes en 2003 (tableau 3.7). Les dégâts associés à *Dasineura* sp. ont doublé en 2004 ($37,4 \pm 19,3$ %) (tableau 3.6) mais ne représentent plus que 41,6 % des dégâts attribuables aux conophytes phytophages.

Earomyia aterrima a détruit $5,6 \pm 13,1$ % de la production de graines en 2003 (tableau 3.6). Le nombre de graines détruites par cette espèce est dix fois plus élevé en 2004 ce qui en fait l'espèce la plus ravageuse en 2004. En 2004, *E. aterrima* est responsable de 54,7 % des dégâts (tableau 3.7). L'abondance d'*E. aterrima* est moindre que celle de *Dasineura* sp., par contre la larve se déplace dans le cône d'une graine à l'autre, détruisant toutes les graines rencontrées. Chaque larve a détruit, en moyenne, $16,12 \pm 12,06$ graines en 2003 et $19,70 \pm 10,44$ graines en 2004, toutefois la différence n'est pas significative (test non-paramétrique de Wilcoxon, $s = 200$; $Z = -0,419$; $\text{prob} = 0,6751$).

L'impact de *Megastigmus specularis* est faible, l'espèce n'ayant détruit que 3,9 % de la production de graines en 2003, et 1,2 % en 2004 (tableau 3.6). Quant à *Barbara mappana*, des dégâts aux graines n'ont été observés que dans 4 des 8 cas d'attaque et le nombre de graines détruites par cône varie de 2 à 12 graines.

Effet des bonnettes

Les bonnettes n'ont pas été mises en place assez tôt pour prévenir l'infestation par *Dasineura* sp., qui est présente dans les cônes couverts. Il est donc impossible d'évaluer le PPG et le RRG des cônes en l'absence des insectes.

En 2003, il n'y a pas d'impact significatif de la mise en place des bonnettes sur les proportions de graines vides, pleines et endommagées (tableau 3.8). En 2004, malgré la présence de *Dasineura* sp., dans les cônes sous bonnettes, ceux-ci ont significativement moins souffert de la prédation que les cônes exposés (tableau 3.8). De plus, les proportions de graines pleines et de graines vides sont significativement plus élevées dans les cônes couverts.

La longueur des cônes exposés en 2004 est significativement plus petite que celles des cônes couverts en 2004 et exposés en 2003 (test de Wilcoxon, $\text{prob} < 0,0001$; figure 3.1). Toutefois, elle n'est pas significativement différente de la longueur des cônes couverts en 2003.

3.4. Discussion

En 2004, la production de cônes, par les arbres échantillonnés, a été plus de 4 fois inférieure à celle de 2003. Cette différence se reflète dans la production semencière évaluée à partir de trappes à graines situées à environ 200 m des échafaudages, dans le même peuplement (chapitre 4). Cette production est passée de 1547,05 graines/m² en 2003, à 39,79 graines/m² en 2004. Selon l'historique de ce peuplement, l'année 2003 correspond donc à une bonne année de production semencière alors que l'année 2004 peut être considérée comme une année de faible production semencière.

3.4.1. Morphologie des cônes et caractérisation de la production de graines

Le potentiel de production de graines du sapin baumier évalué dans le cadre de la présente étude (en moyenne de 220 pour les deux années) est comparable aux valeurs obtenues par Powell (1979) (114 et 258 graines), mais plus élevé que ce qui est rapporté par Franklin (1974) (134 graines). Il existe une grande variation entre les cônes récoltés, au niveau des caractéristiques morphologiques (longueur, largeur, nombre d'écaïlles). Ces caractéristiques sont reconnues pour varier d'un arbre à l'autre, mais également au sein du même arbre, chez plusieurs essences de conifères (Scurlock 1978, Powell 1979). Ainsi, chez le sapin baumier, la taille des cônes (longueur, nombre d'écaïlles) est maximale sur les branches supérieures et diminue au fur et à mesure que l'on descend dans la cime. Sur une même branche, les cônes situés sur les pousses les plus récentes sont également plus grands que ceux situés sur des segments plus anciens (Powell 1979). Ceci pourrait expliquer les importants écarts-types observés dans la présente étude puisque les cônes ont été récoltés sur différents arbres et sur l'ensemble de la cime. Contrairement à ce qui a été trouvé chez d'autres conifères (Kulhavy *et al.* 1976, Scurlock 1978), le potentiel de production des graines n'est pas corrélé à la longueur du cône.

Malgré un potentiel de production de graines élevé, le rendement réel en graines est relativement faible en 2003 (26,4 %) et presque nul en 2004 (0,22 %). Ces résultats sont similaires à ce que l'on retrouve dans la littérature. Si dans la majorité des cas, la proportion

de graines pleines est supérieure à 20 % (Overhulser et Tanaka 1983, Eastham et Jull 1999, Shea 1989a, Owen et Morris 1998), il a été mesuré, dans certains sites et lors de certaines années, des proportions de graines pleines très faibles, soit d'à peine 1 % (Scurlock 1978, Overhulser et Tanaka 1983). Les plus faibles taux de graines pleines sont observés lorsque la prédation des graines est importante.

3.4.2. Impact des conophytes sur les cônes et sur la production de graines

Les résultats de la présente étude montrent que les insectes des cônes peuvent infester l'ensemble de la production de cônes. Ils peuvent être suffisamment abondants pour diminuer grandement la production de graines pleines et le rendement réel en graines. Les taux d'attaque, obtenus dans la présente étude, sont supérieurs au taux de 61 % obtenu par Kettela (1967), par contre le nombre de cônes échantillonnés par celui-ci était de plus de 3000, ce qui est de loin supérieur au nombre de cônes récoltés dans le cadre de cette étude, soit 74 cônes.

Plusieurs auteurs ont montré que les taux de prédation des insectes des cônes pouvaient atteindre des niveaux importants lors des années de faible production semencière (Werner 1964, Overhulser et Tanaka 1983, Shea 1989a). Cette relation a également été observée dans la présente étude.

La proportion de graines détruites par les insectes est plus importante dans cette étude que dans celle de Kettela (1967), qui rapporte un taux de prédation de graine d'au plus 11 %. Chez les autres espèces du genre *Abies*, les taux de prédation des graines varient de presque nuls à 50 % (Pfister et Woolwine 1963, Scurlock 1978, Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska 1988, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a, Skrzypczynska *et al.* 1990). Les valeurs obtenues en 2003 correspondent donc à ce que l'on retrouve dans la littérature. Cependant, les taux observés en 2004 sont supérieurs: la raréfaction de la ressource alimentaire a concentré les insectes dans quelques cônes avec le résultat que près de 90 % des graines ont été détruites et que peu de graines pleines ont été produites. Il n'est pas inusité d'observer, comme en 2004, des taux de prédation qui peuvent atteindre, voire dépasser, 75 %, et ce, autant chez le genre *Abies* (Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska

et al. 1995) que chez d'autres genres de conifères (Mattson 1971, Schowalter *et al.* 1985, Miller et Ruth 1989, Fogal et Larocque 1992, de Groot *et al.* 1994, Roques *et al.* 1999). Ces forts taux de prédation ne sont généralement mesurés que sur certains sites et lors d'années de faibles productions semencière.

La majorité des dégâts sont attribuables à trois espèces : *Dasineura* sp., *M. specularis* et *E. aterrima*, soit à deux spermatophages et un conospermatophage. *Dasineura* sp. ne détruit qu'une graine par larve, par contre, elle est très abondante ce qui en fait l'espèce la plus dommageable en 2003 et un ravageur très important en 2004. Dans l'un de leur site d'étude, Overhulser et Tanaka (1983) ont déterminé qu'une mouche granivore, également appelée *Dasineura* sp., est responsable de 80 % des dégâts associés aux insectes, un taux qui s'apparente à celui observé en 2003 dans la présente étude. Par ailleurs, chez *Abies Alba*, en Europe, le principal ravageur de graines est *Resseliella piceae* (Skrzypczynska 1981, Skrzypczynska *et al.* 1987, Skrzypczynska 1988, Skrzypczynska *et al.* 1990), une espèce dont l'écologie est similaire à *Dasineura* sp. L'importance de *Dasineura* sp. est donc plus grande que ne le rapportent Kettela (1967) et d'autres études sur le genre *Abies* (Kulhavy *et al.* 1976), mais n'est pas surprenante.

Le genre *Megastigmus* est considéré, chez plusieurs essences de sapin, comme un ravageur important (Hedlin 1956, Overhulser et Tanaka 1983, Miller et Ruth 1989). Dans le cadre de cette étude, les pertes de graines associées à *Megastigmus specularis* sont plus faibles mais se rapprochent de valeurs trouvées par Speers (1969) et Kettela (1967) (> 1 %). Chez *Abies alba*, *Megastigmus suspectus* est considéré comme une espèce de faible importance économique, alors que les pertes occasionnées par l'espèce ne représentent qu'entre 2 et 20 % selon les études et les années (Skrzypczynska 1978, Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska *et al.* 1990). La présente étude montre que *Megastigmus specularis* peut avoir un impact sur la production semencière mais qu'il est minime et de beaucoup inférieur à celui de *Dasineura* sp. Cette dernière espèce pourrait d'ailleurs être responsable de cette situation. Selon Skrzypczynska et Roques (1987), *Megastigmus spermatrophus* ne pond que dans les ovules n'étant pas parasitées par d'autres espèces d'insectes. Or, *Dasineura* sp. entre dans le cône plus tôt que *Megastigmus specularis* (chapitre 2). Cette espèce était en très grande abondance

dans les cônes et les graines dès la pollinisation, ce qui pourrait avoir nui à la colonisation du cône par *Megastigmus specularis*. Toutefois, aucune corrélation n'a pu être établie entre l'abondance des larves des deux espèces (chapitre 2).

Earomyia aterrима est le conospermatophage ayant causé le plus de dégâts dans cette étude en 2004, malgré une abondance plus faible que *Dasineura* sp., car les larves se déplacent à l'intérieur du cône en perçant toutes les graines qu'elles traversent contrairement au spermatophage qui ne détruit qu'une graine par larve. En Amérique du Nord, ce genre est couramment rapporté dans les études sur les conophytes du genre *Abies*, comme étant responsable d'une grande partie des dégâts aux graines (Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Miller et Ruth 1989). Par contre, chez *Abies alba*, l'impact de *E. immissa* semble limité (Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska *et al.* 1990, Skrzypczynska *et al.* 1995).

Plusieurs études montrent que les lépidoptères (Prévost *et al.* 1988, Seifert *et al.* 2000, Turgeon *et al.* 2005) et le genre *Strobilomyia* (Michelsen 1988, Miller et Ruth 1989, Roques 1993, Sweeney et Turgeon 1994, Turgeon *et al.* 2005) peuvent avoir un impact important sur la production de graines de certains conifères pouvant mener à la destruction totale du cône. Toutefois, dans la présente étude, seule *Barbara mappana* était présente dans les cônes en 2003, et elle a causé peu de dommages. L'impact de *Dioryctria abietivorella* et de *Eupithecia* sp., présentes dans le peuplement à l'étude en 2002 (chapitre 2) n'a donc pu être évalué. Toutefois il s'agit d'espèces à ne pas négliger car les lépidoptères peuvent causer d'importants dommages à la production et mener à la destruction totale des cônes (Kettela 1967, Prévost *et al.* 1988, Seifert *et al.* 2000, Turgeon *et al.* 2005). Il a été observé, sur le sol de différents sites d'échantillonnage, plusieurs cônes présentant des trous de sortie attribuables à des lépidoptères (données non publiées). Comme le suggèrent certains auteurs (Fogal et Larocque 1992, Prévost 2002), il est possible que la présence des lépidoptères cause le détachement des cônes attaqués. L'impact des lépidoptères serait alors plus important que ce qui a été évalué. Il serait intéressant de pousser plus loin les investigations afin de voir quels sont les facteurs qui influencent l'impact de ces espèces et d'évaluer leur impact sur la production semencière du sapin baumier.

Le genre *Strobilomyia* regroupe plusieurs espèces ayant un impact important sur la production de graines de certains conifères (Kettela 1967, Michelsen 1988, Miller et Ruth 1989, Roques 1993, Sweeney et Turgeon 1994, Turgeon *et al.* 2005). *Strobilomyia* sp. a été trouvé dans certains cônes en 2003 (chapitre 2) mais les spécimens (5) étaient au stade « œuf » ou au premier stade larvaire et n'avaient causé encore aucun dommage ce qui ne nous a pas permis d'évaluer l'impact de cette espèce.

Finalement, il est à noter que l'impact des espèces hétéroconophytes, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette, n'a pas été évalué. Même si ces espèces n'attaquent pas uniquement le cône et que leurs attaques peuvent être rares, elles peuvent toutefois avoir des impacts importants (Prévost *et al.* 1988).

Impacts indirects

Andersen (1988) suggère que l'impact des conophytes peut être indirect : la présence de ceux-ci dans les cônes augmenterait la proportion de graines vides, en induisant l'avortement de l'embryon. Plusieurs cônes ont été mis sous bonnette, dans le but d'obtenir la proportion de graines vides dans les cônes en absence d'insectes et de comparer cette proportion avec celles obtenues dans les cônes attaqués. Puisque pour évaluer la production de graines pleines, il était nécessaire de permettre la pollinisation des graines, les bonnettes n'ont été mises en place qu'après cette période. Cela a toutefois permis les attaques de *Dasineura* sp., une espèce qui colonise les cônes pendant la période de polinisation (chapitre 2). Il n'a donc pas été possible de vérifier l'hypothèse d'Andersen (1989). En 2004, la pollinisation « à la main » des cônes a été envisagée, mais la production de cônes mâles était tellement faible que cela n'a pas été possible.

Toutefois, les résultats obtenus par la mise en place de bonnettes montrent que les cônes sous bonnette ont une proportion de graines vides significativement plus grande que les cônes exposés en 2004. La faible proportion de graines vides, dans les cônes exposés, est probablement due au fait que certaines larves se seraient attaquées à ces graines. Niwa et Overhulser (1992) et Rappaport *et al.* (1993) ont montré que *Megastigmus spermotrophus* ne s'attaquait pas uniquement aux graines pleines, mais également aux graines vides. La

pollinisation de l'ovule et le développement subséquent de l'embryon ne sont pas nécessaires pour permettre le développement des larves dans la graine. La colonisation du cône par *Dasineura* sp. a lieu pendant la période de pollinisation (chapitre 2). Au moment de la ponte, rien n'indique qu'un embryon va se développer dans la graine, ce qui suggère que celui-ci n'est pas nécessaire au développement de la larve. À l'instar de *Megastigmus* sp., cette espèce pourrait donc s'attaquer à des graines vides et s'y développer en se nourrissant du mégagamétophyte. Si tel est le cas, l'impact de *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis* pourrait être moindre que ce qui a été évalué et les taux de prédation obtenus dans le cadre de cette étude surestiment peut-être l'impact des insectes.

La diminution dans l'abondance des larves, découlant de la mise en place des bonnettes (cônes couverts), a permis de constater une augmentation des graines pleines produites. Cette augmentation est particulièrement marquée en 2004, probablement parce que les bonnettes ont empêché les attaques par *Earomyia aterrима*, l'espèce responsable de la majorité des dégâts au cours de cette année-là. Ainsi, même s'il a été impossible d'éliminer complètement les conophytes à l'aide des bonnettes, l'expérimentation montre un certain succès. Selon cette même expérimentation, les conophytes semblent également avoir un impact sur la longueur des cônes. En 2004, alors que la prédation est importante, les cônes sous bonnette sont plus longs que les cônes ayant été exposés aux attaques des insectes.

3.5. Conclusion

Cette étude montre que les conophytes peuvent occasionner des dommages à la production semencière beaucoup plus importants que ce qui est mentionné dans la littérature pour le sapin baumier, mais également chez plusieurs espèces de sapins. Les populations présentes sont suffisamment abondantes pour infester l'ensemble de cônes produits, même en 2003, une année considérée comme une bonne année de production.

Le genre *Megastigmus* est au coeur de plusieurs études sur les conophytes, tant chez les sapins que chez les autres espèces de conifères (Hedlin 1956, Speers 1968, 1969, Rappaport

et al. 1993, Rouault *et al.* 2004). La présente étude montre que chez le sapin baumier, ce genre a un très faible impact sur la production semencière. Il se dégage de cette étude que *Dasineura* sp. est non seulement le spermatophage le plus abondant, mais également celui qui a le plus grand impact. Cet insecte est certainement, avec *Earomyia aterrима*, le plus préoccupant. Considérant que le sapin baumier se reproduit essentiellement par graines, il est intéressant de se demander si cette forte prédation peut nuire à la régénération de l'espèce.

3.6. Références

- Andersen, A. N. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos*. **52**: 337-340.
- Andersen, A. N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia*. **8**: 310-315.
- Bramlett, D.L. 1974. Seed potential and seed efficiency. Dans J. Kraus (éditeur). Proceedings of a Colloquium on Seed Yield from Southern Pine Seed Orchards, 23 April 1974, Macon, Ga., U.S.A. Georgia Forest Research Council, Macon, Ga. 1-7.
- Bramlett, D. L. 1977. Efficiency of seed production in southern pine seed orchards. Dans: Proceedings of the Thirteenth Lake States Forest Tree Improvement Conference. General technical Report NC-50. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 17-25.
- Bramlett, D.L., Belcher, E.W. Jr., DeBarr, G.L., Hertel, G.D., Karrfalt, R.P., Lantz, C.W., Miller, T., Ware, K.D. et Yates, H.O. III. 1977. Cone analysis of southern pines: A guidebook. USDA, Forest Service. Southeastern Forest Experiment Station. General technical report SE-13. 32 pages.

- Cameron, D. E. et Jenkins, M. J. 1988. Engelmann spruce losses caused by insects in northern Utah in a year of low cone production. *Great Basin Naturalist*. **48**: 508-511.
- de Groot, P. et Schnekenburger, F. 1996. Cone traits of jack pine and black spruce in young seedling seed orchards. *New Forests*. **12**: 279-291.
- de Groot, P., Turgeon, J.J. et Miller, G.E. 1994. Status of cone and seed insect pest management in Canadian seed orchards. *Forestry Chronicle*. **70**: 745-761.
- Dickmann, D.I. et Kozlowski, T.T. 1969. Seasonal changes in the macro- and micro-nutrient composition of ovulate strobili and seeds of *Pinus resinosa*. *Canadian journal of botany*. **47**: 1547-1554.
- Duchesneau, R. et Morin, H. 1999. Early seedling demography in balsam fir seedling banks. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1502-1509.
- Eastham, A. M. et Jull, M. J. 1999. Factors affecting natural regeneration of *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* in a subalpine silvicultural systems trial. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1847-1855.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman et Hall. New York. 151 pages.
- Fogal, W. H. et Larocque, G. 1992. Development of flowers, cones, and seeds in relation to insect damage in two white spruce communities. *Forest Ecology and Management*. **47**: 335-348.
- Gagnon, D. 1986. Les insectes ravageurs des cônes et des graines au Québec: la situation actuelle. Travail de fin d'étude BSc. Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval. Québec.
- Greene, D. F., Messier, C., Asselin, H., et Fortin, M.-A. 2002. The effect of light availability

- and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. Canadian Journal of Botany. **80**: 370-377.
- Hedlin, A. F. 1956. Studies on the Balsam-fir seed chalcid, *Megastigmus specularis* Walley (Hymenoptera, Chalcididae). The Canadian Entomologist. **88**: 691-697.
- Hedlin, A. F. 1964. A six-year plot study on Douglas-Fir cone insect population fluctuations. Forest Science. **10**: 124-128.
- Hedlin, A.F. 1967. Cone insects of Grand Fir, *Abies grandis* (Douglas) Lindley, in British Columbia. Journal of the Entomological Society of British Columbia. **64**: 40-44.
- Hedlin, A.F., Yates, H.O.I., Tovar, D.C., Ebel, B.H., Koerber, T.W. et Merkel, E.P. 1980. Cone and seed insects of North American conifers. Mexico: Canadian Forestry Service, U.S. Forest Service, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos. 122 pages.
- Ho, R. 1980. Pollination mechanism and seed production potential in Douglas-fir. Forest Science. **26**: 522-528.
- Johnson, E.A., Morin, H, Miyanishi, K., Gagnon, R. et Greene, D.F. 2003. A process approach to understanding disturbance and forest dynamics for sustainable forestry. Chapitre 8. Dans P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith et W.L. Adamowicz (éditeurs). Toward sustainable management of the boreal forest. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. 261-306.
- Kettela, E.G. 1967. The cone and seed insects of balsam fir, *Abies balsamea* (L.). Mill. Mémoire de maitrise. University of New Brunswick. 55 pages.

- Kulhavy, D.L., Schenk, J.A. et Hudson, T.J. 1976. Cone and seed insects of subalpine fir during a year of low cone production in Northern Idaho. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **73**: 25-28.
- Lachance, D., Benoit, P., Laflamme, G., Bonneau, G. et Picher, R. 1985. Insectes et maladies des arbres. *Forêt Conservation*. **51**.
- Lyons, L.A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones (*Pinus resinosa* ait.). *Canadian Journal of Botany*. **34**: 27-36.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry abstracts*. **24**: 1-13.
- Mattson, W. J. 1971. Relationship between cone crop size and cone damage by insects in red pine seed production area. *The Canadian Entomologist*. **103**: 617-621.
- Michelsen, V. 1988. A world revision of *Strobilomyia* gen.n.: the anthomyiid seed pests of conifers (Diptera: Anthomyiidae). *Systematic Entomology*. **13**: 271-314.
- Miller, G.E. et Ruth, D.S. 1989. The relative importance of cone and seed insect species on commercially important conifers in British Columbia. *Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference, held in Victoria, British Columbia, Canada , on 26-30 June 1988*. 25-34.
- Morin, H. 1994. Dynamis of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **24**: 70-741
- Niwa, C.G. et Overhulser, D.L. 1992. Oviposition and development of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) in unfertilized Douflas-Fir seed. *Journal of Economic Entomology*. **85**: 2323-2328.

- Oliver, I. et Beattie, A. J. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*. **6**: 594-607.
- Overhulser, D. L. et Tanaka, Y. T. 1983. Insect damage to Noble Fir seed and the feasibility of protecting cone crops in natural stands. *Forest Science*. **29**: 112-116.
- Owens, J.N., Colangeli, A.M. et Morris, S.J. 1990. Factors affecting seed set in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Canadian Journal of Botany*. **69**: 229-238.
- Owens, J.N. et Morris, S.J. 1998. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 1146-1163.
- Parent, S., Simard, M.J., Morin, H. et Messier, C. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 597-603.
- Pfister, R.D. et Woolwine, P.C. 1963. Insect damage in Grand Fir cones. U.S. Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. Research Note INT-8. 3 pages.
- Powell, G. R. 1979. Influence of position in the crown on cone size and seed yields of *Abies balsamea*. Proceedings: a symposium on flowering and seed development in trees. Washington U. S. Government Printing Office. 122-137.
- Prévost, Y.H. 2002. Seasonal feeding patterns of insects in cones of tamarack, *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch (Pinaceae). *Forest Ecology and Management*. **168** : 101-109.
- Prévost, Y.H., Laing, J.E. et Haavisto, V.F. 1988, Seasonal damage by insects and squirrels to female reproductive structures of black spruce, *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. *The Canadian Entomologist*. **120**: 1113-1121.

- Rappaport, N. G., Mori, S. et Roques, A. 1993. Estimating effect of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-fir seed production: the new paradigm. *Journal of Economic Entomology*. **86**: 845-849.
- Roques, A. 1988. The larch cone fly in the french Alps. Dans A.A. Berryman éditeur. *Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications*. New York, Plenum Press. 1-28.
- Roques, A. 1993. Impact of insects on natural regeneration of high altitude alpine stands. Dans T. Anfodillo et C. Urbinati (éditeurs). *Ecologia delle Foreste d'Alta Quota*, Università di Padova, Padova. 71-94.
- Roques, A., Markalsa, S., Roux, G., Pan, Y-Z, Sun, J-H. et Raimbault, J.-P. 1999. Impact of insects damaging seed cones of cypress, *Cupressus sempervirens*, in natural stands and plantations of southeastern Europe. *Annals of Forest Science*. **56**: 167-177.
- Rouault, G., Turgeon, J., Candau, J.-N., Roques, A et Von Aderkas, P. 2004. Oviposition strategies of conifer seed chalcids in relation to host phenology. *Die Naturwissenschaften*. **91**: 472-480.
- Saucier, J.P., Bergeron, J-F., Grondin, P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles. *L'Aubelle*. **124**: 1-12.
- Schowalter, T. D. 1994. Cone and seed insect phenology in a Douglas-Fir seed orchard during three years in Western Oregon. *Forest Entomology*. **87**: 758-765.
- Schowalter, T. D., Haverty, M. I. et Koerber, T. W. 1985. Cone and seed insects in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco, seed orchards in the western United States: distribution and relative impact. *The Canadian Entomologist*. **117**: 1223-1230.

- Scurlock, J. H. 1978. A Study estimating seed potential of Noble Fir (*Abies procera* Rehd.) and several factors affecting its seed production. Mémoire de maîtrise. Oregon State University. 59 pages.
- Scurlock, J. H., Mitchell, R. G. et Ching, K. K. 1982. Insects and others factors affecting noble fir seed production at two sites in Oregon. Northwest Science. **56**: 101-107.
- Shea, P. J. 1989. Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. The Canadian Entomologist. **121**: 699-708.
- Simmonet, F. 2001. Impact des petits rongeurs sur la régénération après feu du pin blanc (*Pinus strobus*), dans le parc national de la Mauricie. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski. 148 pages.
- Singh, H. et Owens, J.N. 1982. Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis*). Canadian Journal of Botany. **60**: 2197-2214.
- Skrzypczynska, M. 1978. *Megastigmus suspectus* Borries, 1895 (Hymenoptera, Torymidae), its morphology, biology and economic significance. Zeitschrift fur Angewandte Entomologie. **85**: 204-215.
- Skrzypczynska, M. 1981. The entomofauna of the cones of fir (*Abies alba*) in Poland. Bulletin de la Société entomologique suisse. **54**: 291-295.
- Skrzypczynska, M. 1984. Preliminary studies on entomofauna of cones of *Abies alba* in Ojcowski and Tatrzański National Parks in Poland. Zeitschrift fur Angewandte Entomologie. **98**: 375-379.

- Skrzypczynska, M. 1988. Entomofauna of cones of fir (*Abies alba* Mill.) in the Tatra National Park in Poland. *Journal of Applied Entomology*. **105**: 217-222.
- Skrzypczynska, M., Koziol, M., Dembibnska, F. et Wisniowski, B. 1987. Preliminary studies on the entomofauna of cones of *Abies alba* Mill. in the Roztocze National Park. *Journal of Applied Entomology*. **104**: 39-46.
- Skrzypczynska, M., Krolik, R., Piatek, H., Lukacijewski, G. et Kurzeja, M. 1990. Cone entomofauna of fir (*Abies alba* Mill.) of Beskid Sadecki Mts. in Poland in 1986-1988. *Journal of Applied Entomology*. **110**: 82-91.
- Skrzypczynska, M., et Roques, A. 1987. *Megastigmus strobilobius* Ratzeburg, 1948 (Hym., Torymidae) : its morphology, life history and economic significance. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*. **104**: 484-495.
- Skrzypczynska, M., Sikora, Z. et Guzek, R. 1995. Cono- and seminiphagous insects of fir *Abies alba* Mill. in the Babia Gora National Park and its surroundings in the southern Poland. *Anzeiger fur Schadlingskunde*. **68**: 34-36.
- Speers, C.F. 1968. Balsam fir chalcid causes loss of Fraser fir seed. *Tree Planters Notes*. **19**: 18-20.
- Speers, C.F. 1969. *Megastigmus specularis* Walley infests Fir seed from Canada to North Carolina. *Tree Plant Notes*. **20**: 28-29.
- Sweeney J.D. et Turgeon, J.J. 1994. Life cycle and phenology of a cone maggot, *Strobilomyia appalachensis* Michelsen (Diptera: Anthomyiidae), on black spruce, *Picea mariana* (Mill.)B.S.P., in eastern Canada. *The Canadian Entomologist*. **156** : 49-59.

- Turgeon, J.J., de Groot, P. et Sweeney, J.D. 2005. Insects of seed cones in Eastern Canada: Field Guide. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario. 127 pages.
- Turgeon, J. J., Jones, C. et Bellocq, M. I. 2004. Seed cone traits and insect damage in *Tsuga canadensis* (Pinaceae). Canadian Journal of Forest Research. **34**: 261-265.
- Turgeon, J. J., Roques, A. et de Groot, P. 1994. Insect fauna of coniferous seed cones - diversity, host plant interactions, and management. Annual Review of Entomology. **39**: 179-212.
- Waldron, R. M. 1957. Cone production and seedfall in a mature White Spruce stand. Forestry Chronicle. **41**: 314-329.
- Werner, R.A. 1964. White spruce seed loss caused by insects in interior Alaska. The Canadian Entomologist. **96**: 1462-1464.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis, 4ième édition. Prentice Hall Upper Saddle River, New Jersey. États-Unis. 663 pages.
- Zasada, J.C., Shank, T.L. et Nygren, M. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. Dans H. Shugart, R. Leemans et G.B. Bonan (éditeur). A Systems analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press. 85-125

Tableau 3.1. Caractéristiques des cônes de sapin baumier exposés (moyenne des cônes), récoltés aux mois d'août 2003 et 2004, dans une sapinière boréale au nord du Lac-St-Jean.

	2003 (n = 33)	2004 (n = 41)	Valeur de t	Prob> t	Tendance
Longueur (mm)	56,55 ± 11,94	49,02 ± 5,52	12,3434	0,0008	↘
Largeur (mm)	20,65 ± 2,20	18,44 ± 2,82	12,4016	0,0008	↘
Nb d'écailles fertiles par cône	107,67 ± 23,48	111,90 ± 13,22	0,6549	0,5146	-
PPG†	215,33 ± 46,95	223,80 ± 26,43	0,6549	0,5146	-

†. PPG : potentiel de production de graines = nombre d'écailles fertiles x 2.

Tableau 3.2. Nombre moyen et pourcentage de graines pleines, vides et endommagées par cône et le rendement réel en graines des cônes, obtenus à partir de cônes de sapin baumier récoltés aux mois d'août 2003 et 2004, dans une sapinière boréale.

État des graines	2003 (n = 33)		2004 (n = 41)		Différence %		
	Nb par cône ± écart-type	% ± écart-type	Nb par cône ± écart-type	% ± écart-type	Z	Prob > Z	Tendance
Pleines	59,88 ± 37,60	26,44 ± 14,88	0,51 ± 1,58	0,22 ± 0,65	7,7000	<0,0001	↘
Vides	97,73 ± 46,5	45,33 ± 17,31	23,39 ± 18,64	10,42 ± 7,99	6,7000	<0,0001	↘
Total non endommagées	157,61 ± 57,75	71,77 ± 17,49	23,90 ± 19,65	10,60 ± 8,37	7,1735	<0,0001	↘
Endommagées	57,24 ± 34,36	28,23 ± 17,49	199,41 ± 29,98	89,36 ± 8,37	-7,3520	<0,0001	↗
RRG†	26,38 ± 14,86		0,22 ± 0,65				

† RRG = rendement réel en graines = nombre de graines pleines/PPG.

Tableau 3.3. Dégâts externes observés sur les cônes de sapin baumier récoltés au mois d'août 2003 et 2004 dans une sapinière boréale.

	Petits trous (1mm)			Gros trous (2mm)		
	Nombre de cônes†	Nombre de trous	Moyenne par cône‡ (Écart-type)	Nombre de cônes†	Nombre de trous	Moyenne par cône‡ (Écart-type)
2003 (n = 33)	6	13	2,17 ± 1,60	4	4	1 ± 0
2004 (n = 41)	17	37	2,18 ± 1,62	3	3	1 ± 0

† : Nombre de cônes avec des trous de sorties

‡ : La moyenne a été calculée pour les cônes présentant des trous de sorties (Nb total de trous/Nb cônes)

Tableau 3.4. Nombre de cônes attaqués et taux d'attaque (%) des cônes par les différentes espèces de conophytes.

Espèce	Cônes attaqués				Tendance
	2003 (n = 33)		2004 (n = 41)		
	nombre	%	nombre	%	
<i>Dasineura</i> sp.	33	100,00	41	100,00	→
<i>Earomyia aterrima</i>	9	27,27	38	92,68	↗
<i>Resseliella</i> sp.	7	21,21	12	29,27	→
<i>Hapleginella conicola</i>	1	3,03	0	0	
<i>Lestodiplosis</i> sp.	1	3,03	2	4,88	→
<i>Megastigmus specularis</i>	27	81,82	21	51,22	↘
<i>Platygaster</i> sp.	7	21,21	2	70,73	↗
<i>Barbara mappana</i>	5	15,15	3	7,32	→

Tableau 3.5. Abondance moyenne des différentes espèces conophytes, dans les cônes récoltés la fin août dans une sapinière boréale.

	Abondance moyenne ± écart-type		Différence		
	2003 (n = 33)	2004 (n = 41)	Z	Prob > Z	Tendance
<i>Dasineura</i> sp.†	38,09 ± 27,62	82,98 ± 44,19	-4,7311	<0,0001	↗
<i>Earomyia aterrima</i>	1,06 ± 3,53	7,05 ± 4,89	-6,0382	<0,0001	↗
<i>Resseliella</i> sp.	0,55 ± 1,35	1,83 ± 3,85	-1,0768	0,2816	→
<i>Lestodiplosis</i> sp.	0,03 ± 0,17	0,07 ± 0,35	-0,3978	0,6908	→
<i>Chloropidae</i>	0,61 ± 3,48	0		-	-
<i>Megastigmus specularis</i>	8,30 ± 12,40	2,53 ± 4,97	3,4556	0,0005	↘
<i>Platygaster</i> sp.	0,45 ± 0,97	4,46 ± 6,59	-4,5670	<0,0001	↗
<i>Barbara mappana</i>	0,15 ± 0,36	0,07 ± 0,26	1,0614	0,2885	→
Abondance totale	49,24 ± 28,40	99,00 ± 46,44	-4,8184	<0,0001	↗

† Les valeurs d'abondance pour *Dasineura* sp. incluent les larves ayant été parasitées par *Platygaster* sp.

Tableau 3.6. Nombre de graines détruites (par cône récolté et par cône attaqué) par chacune espèce de conophyte phytophage, pour les cônes récoltés fin août dans une sapinière boréale.

	Taux de prédation † (moyenne ± écart-type)		Différence		
	2003 (n = 33)	2004 (n = 41)	Z	Prob > Z	Tendance
<i>Dasineura</i> sp.	18,58 ± 13,31	37,37 ± 19,33	-4,3825	<0,0001	↗
<i>Earomyia</i> <i>aterrima</i>	5,55 ± 13,07	50,68 ± 26,52	-6,3267	<0,0001	↗
<i>Megastigmus</i> <i>specularis</i>	3,89 ± 5,48	1,18 ± 2,40	3,6134	0,0003	↘
<i>Barbara</i> <i>mappana</i>	0,21 ± 0,88	0,13 ± 0,81	0,7319	0,4647	→
Total	28,23 ± 17,49	89,30 ± 8,37	-7,3295	<0,0001	↗

† Taux prédation = taux de prédation de l'espèce ; pour chaque cône divisé par le nombre de cône attaqués par l'espèce.

Tableau 3.7. Taux de prédation des graines associés aux espèces se nourrissant des graines, au niveau de la production totale de graines.

	2003			2004		
	Nb graines détruites	Taux de prédation†	% des dégâts associés à l'espèce	Nb graines détruites	Taux de prédation†	% des dégâts associés à l'espèce
<i>Dasineura</i> sp.	1257	17,73 %	66,54	3402	37,16 %	41,61
<i>Earomyia aterrima</i>	274	4,80 %	14,51	4660	50,90 %	57,00
<i>Megastigmus specularis</i>	340	3,86 %	18,00	104	1,14 %	1,27
<i>Barbara mappana</i>	18	0,25 %	0,95	10	0,11 %	0,12
Total	1889	26,64 %		8176	89,30 %	

† Taux de prédation = (total des graines détruites par l'espèce / total de graines produites) * 100.

Tableau 3.8. Proportions des graines pleines, vides et endommagées, dans les cônes exposés et les cônes couverts en 2003 et 2004.

Année	État des graines	Prop couvert†	Prop exposé‡	Test de Z	Tendance
2003	Pleines	47,8	45,5	0,1645	-
	Vides	32,1	27,9	0,9114	-
	Endommagées	20,1	26,6	0,1451	-
	Total				
2004	Pleines	38,6	10,5	<0,0001	↘
	Vides	7,2	0,2	<0,0001	↘
	Endommagées	54,2	89,3	<0,0001	↗
	Total				

† Proportion pour les cônes couverts

‡ Proportion pour les cônes exposés

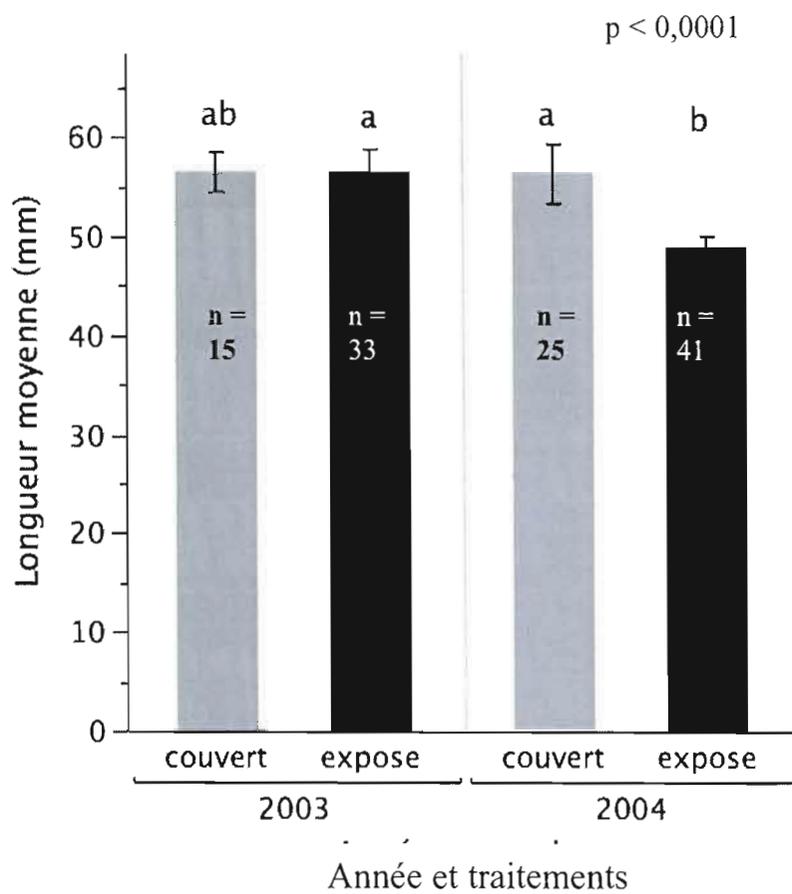


Figure 3.1. Longueur moyenne des cônes couverts (sous bonnette) et exposés récoltés à la fin août de 2003 et 2004, dans une sapinière boréale. Un test de Tuckey a été réalisé pour établir les différences entre les années et les traitements (exposé vs couvert).

CHAPITRE 4

IMPACT DE LA PRÉDATION DES GRAINES PAR LES CONOPHYTES SUR LA DENSITÉ DES SEMIS DE SAPIN BAUMIER (*ABIES BALSAMEA* (L.) MILL.) EN FORÊT BORÉALE

Édith Cadieux, Hubert Morin et Jean Turgeon

Résumé

La prédation des graines est l'un des facteurs pouvant limiter la quantité de graines disponibles pour la régénération chez le sapin baumier (*Abies balsamea*). Les conophytes peuvent diminuer de façon importante le nombre de graines pleines, ce qui pourrait avoir des répercussions sur la densité des émergents. Pour évaluer si l'impact de ces insectes sur la production semencière se répercute sur la densité des émergents, un dispositif d'échantillonnage a été installé dans huit sapinières boréales. Des trappes à graines ont permis de suivre la production semencière pour les années 2002-03 et 2003-04 et 2004-05. Les graines recueillies dans les trappes ont été radiographiées pour déterminer les proportions de graines pleines, vides et endommagées par des insectes. Ces informations ont été mises en relation avec des données d'émergence, soit la densité des émergents (par m²). La production de graine est très variable entre les peuplements et les années. La meilleure année semencière a été 2003-04 avec près de 1214,3 ± 383,5 graines/m² ce qui est nettement supérieur aux deux autres années (2002-03 : 475,4 ± 99,6 graines/m² et 2004-05, 52,9 ± 12,3 graines/m², en moyenne). L'analyse de la pluie de graines a permis d'attribuer les dommages à trois espèces de conophytes : *Dasineura* sp., *Megastigmus specularis* et *Earomyia aterimma*. Les dommages causés par ces insectes ont atteint leur maximum en 2004-05 avec un taux de prédation des graines de 62,5 ± 6,9 %. Les taux de prédation observés en 2002-03 (32,4 ± 4,3 %) et 2003-04 (19,3 ± 1,6 %) étaient beaucoup moindre. Ces taux sont fortement reliés avec la production semencière puisque le maximum a été atteint lors de la plus faible année semencière, alors que le taux de prédation le plus faible a été observé en 2003-04, une forte année semencière. La densité des émergents a été très élevée en 2003-04, avec 72,4 ± 20,9 semis/m². Par contre, elle a été presque nulle en 2004-05 (0,01 ± 0,01 émergents/m²). La faible production de graines et le fort taux de prédation observés en 2004-05 sont la cause de cette faible densité d'émergents. Ces résultats pourraient expliquer la plus grande densité d'émergents observée en 2003-04 par rapport à 2005. Une régression multiple a d'ailleurs montré que ces deux facteurs sont reliés significativement à la densité des émergents. Sur une base annuelle, les conophytes peuvent donc avoir un impact sur la densité des émergents. Puisque ces émergents sont susceptibles

de constituer la banque de semis nécessaire au renouvellement des sapinières, il pourrait être possible que les conophytes puissent réduire le recrutement de semis à la banque de semis.

4.1. Introduction

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est la seule espèce de sapin, indigène d'Amérique du Nord, qui est présente dans le nord-est du continent. L'espèce forme, en forêt boréale, des peuplements fermés et continus. Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem) constituent une perturbation majeure pour les sapinières (Blais 1983, Morin 1994, Jardon *et al.* 2003). Ces épidémies vont engendrer une mortalité importante dans les peuplements créant des ouvertures favorables au renouvellement des peuplements. Les sapinières sont également affectées par les feux, les coupes forestières et, à plus petite échelle, par les chablis (Bergeron et Dubuc 1989, Morin et Laprise 1990, Bergeron 2000, Ruel 2000). Le renouvellement des peuplements, suite au passage d'une perturbation (autre que le feu), n'est généralement pas problématique car le sapin baumier est reconnu pour bien se régénérer grâce à la présence d'une banque de semis sous couvert (Ghent *et al.* 1957, MacLean 1988, Morin et Laprise 1997). Toutefois, une régénération moins dense que dans les peuplements d'origine a été rapportée dans certaines sapinières issues de coupes (Côté et Bélanger 1991). À l'instar d'autres espèces de conifères, il est maintenant connu que certains facteurs, comme le type de substrat, la microtopographie du milieu et la lumière affectent l'émergence et l'établissement des semis de sapin baumier (Simard *et al.* 1998, Parent *et al.* 2003). Duchesneau et Morin (1994) ont montré que la densité des émergents était plus importante les années de forte production semencière. Puisque la régénération des sapinières se fait essentiellement à partir d'une banque de semis issus de graines, la disponibilité des graines constitue également un élément important de la dynamique de population du sapin baumier (Duchesneau et Morin 1999, Johnson *et al.* 2003, Parent *et al.* 2003). L'établissement de la banque de semis dite « permanente », c'est-à-dire celle qui participera à la régénération des sapinières boréales, se déroulerait au cours d'une courte fenêtre temporelle où les facteurs favorisant l'établissement et la survie des semis sont présents, soit une bonne disponibilité de sites favorables à la survie, des conditions

lumineuses adéquates et un apport important de graines. Si les facteurs limitant la production semencière, telle la prédation, ont un impact important sur celle-ci, au cours de la période favorable à l'établissement de la banque de semis permanente, ceux-ci pourraient affecter le recrutement des semis chez le sapin baumier.

La prédation des graines, avant ou après leur dispersion, est l'un des facteurs affectant la quantité de graines disponibles pour la régénération des végétaux (Janzen 1971). Des études menées en forêt boréale montrent que les petits mammifères peuvent prélever une proportion importante des graines tombées au sol chez plusieurs espèces de conifères (Cornett *et al.* 1998, Duchesne *et al.* 2000, Côté *et al.* 2003). Ce prélèvement peut être suffisamment important pour diminuer l'abondance des semis et affecter la composition des peuplements.

L'impact des prédateurs avant la dispersion des graines, particulièrement celui des insectes, sur l'établissement de la régénération a été moins étudié que celui des prédateurs au sol. Certaines espèces, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette se nourrissent d'abord sur des parties de l'arbre autre que les graines. Ces espèces, appelées « hétéroconophytes » peuvent s'attaquer directement aux bourgeons et aux jeunes cônes et avoir un impact important sur la production semencière et sur la régénération (Powell 1973, Prévost *et al.* 1988, Simard et Payette 2005). Bien que la prédation qu'elles exercent soit récurrente et parfois intense, l'impact des conophytes (insectes dont le développement est lié obligatoirement à la présence des cônes) sur la régénération est souvent négligé (Turgeon *et al.* 1994). Ce type de prédation est moins apparent et plus difficile à quantifier que la prédation au sol (Roques 1993), ce qui pourrait expliquer que peu d'études ont évalué l'impact de la prédation des graines, par des conophytes, sur la densité de la régénération et la dynamique de peuplements de conifères. Par contre, l'impact des insectes des cônes et des graines sur la production semencière sur différentes espèces de conifères est largement documenté (Tripp et Hedlin 1956, Mattson 1978, Schowalter *et al.* 1985, Skrzypczynska 1988, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a, Fogal et Larocque 1992, Schowalter 1994). Les pertes occasionnées par les insectes sont généralement faibles. Cependant certaines années, particulièrement celles où la production semencière est faible, les conophytes peuvent détruire un très fort pourcentage des graines produites, soit plus de 75 % (Overhulser et

Tanaka 1983, Skrzypczynska *et al.* 1995). Selon certains auteurs, cette perte de graines peut diminuer le potentiel de régénération des espèces (Roques 1993, Dormont *et al.* 1996). Hedlin (1961) rapporte également un cas au Maine où la régénération d'un peuplement de pins blancs après le passage d'un feu a été fortement réduite par la présence d'insectes des cônes. Toutefois le lien entre les pertes occasionnées au niveau des cônes et la densité des émergents et de semis, n'a pas été établi chez les conifères.

Chez le sapin baumier, les taux de prédation observés dans d'autres études sont faibles (soit inférieurs à 20 %) (Kettela 1967, Speers 1969), mais peuvent atteindre 57 % dans certains cas (Hedlin 1956). Dans le cadre de ce projet, le taux de prédation des conophytes a été évalué à 26,6 % des graines produites en 2003 et à 89,3 % en 2004 (chapitre 3). L'importance des dégâts, particulièrement en 2004, suggère que les conophytes du sapin baumier pourraient avoir un impact sur la densité des émergents, ce qui pourrait se répercuter sur la densité de la banque de semis si les forts taux de prédation concordaient avec une période propice à l'établissement de semis, c'est-à-dire une bonne disponibilité de microsites favorables et un bon apport lumineux.

Cet article est basé sur l'hypothèse que la prédation exercée par les conophytes a un impact négatif sur la constitution de la banque de semis de sapins baumier, dans des sapinières boréales, et cet effet serait plus marqué lors des années de faible production semencière. Puisque plusieurs facteurs affectent la survie des émergents et que la présence des conophytes n'affecte que la disponibilité des graines (et non la survie des émergents), il est peu probable de trouver un lien entre la prédation de ces insectes et l'établissement des semis. L'impact de la prédation prédispersion devrait toutefois être visible au niveau de l'abondance des émergents. L'objectif principal de cette étude est d'évaluer l'effet de la production semencière et de la prédation de graines exercée par les conophytes sur l'émergence des semis de sapin baumier.

4.2. Méthodologie

4.2.1. Aire d'étude

L'étude s'est déroulée dans huit sapinières boréales. Les trois sapinières matures (Lib20, Lib23 et Lib26) présentes dans le dispositif de placettes permanentes du secteur du Lac Libéral (Morin 1994) ont été sélectionnées en raison de la présence connue des conophytes dans ces placettes. Ces trois sapinières se trouvent à environ 100 km au nord du Lac St-Jean (49°46' N; 72°35' O), dans la région du Lac Libéral (tableau 4.1, figure 4.1). Elles sont localisées dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousse de l'Ouest (Saucier *et al.* 1998). D'autres sapinières ont été sélectionnées pour avoir une meilleure couverture de la variabilité naturelle. Les peuplements sélectionnés devaient être dominés par le sapin baumier et être suffisamment âgés pour produire des graines de façon régulière (> 60 ans). Une liste de sapinières boréales, ayant les caractéristiques recherchées, a été dressée à l'aide du logiciel Map info et des couches écoforestières couvrant la région du nord du lac St-Jean et du Saguenay. Les sapinières listées ont été visitées et plusieurs d'entre elles ont été éliminées pour différentes raisons : chemins coupés, peuplement récolté ou encore les peuplements ne possédaient pas les caractéristiques recherchées. Cinq sites ont été retenus. Un premier est situé au Lac-St-Jean (49°16'27" N; 72°50'53" O) dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc de l'Ouest. Les quatre dernières sapinières se trouvent au Saguenay, dans le massif des Monts-Valin (48°50' N ; 70°38' O) (tableau 4.1). Elles se situent dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc de l'Est (Saucier *et al.* 1998). Également, tous les peuplements sont d'origine naturelle (installation après le passage d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette) à l'exception de celui de GIRV où la présence de souches a été constatée, indiquant que le peuplement s'est établi suite à une coupe forestière.

4.2.2. Échantillonnage

Dans chaque peuplement, une parcelle de 16 X 16 m a été mise en place pour le suivi de la

production de graines et l'émergence des semis. Chez le sapin baumier, la pluie de graines commence vers le mois de septembre pour se terminer au début de l'été suivant (Houle et Payette 1991). Les graines sont rarement viables plus d'une année et vont germer au cours de l'année suivant leur production et leur libération (Thomas et Wein 1985, Houle et Payette 1991). Ces caractéristiques du sapin baumier facilitent grandement l'étude puisqu'il est possible d'associer le nombre d'émergents, pour un été, à la production semencière et aux taux de prédation des graines de l'année précédente. Les suivis de la production semencière et l'émergence des semis ont été effectués sur trois années, soit les années 2002-03, 2003-04 et 2004-05.

Évaluation de la production semencière

Le suivi des pluies de graines a été réalisé grâce à la mise en place d'une grille de 20 trappes à graines distribuées de façon systématique à l'intérieur du site (figure 4.2). Ces trappes, d'une superficie de 0,036 m² étaient formées d'une chaudière d'aluminium (figure 4.3.). Pour permettre la récolte des graines, un voile était installé dans le haut de la trappe et maintenu en place grâce à une bande de caoutchouc. Un grillage soudé de métal galvanisé dont le maillage est de 12 mm a été installé sur le dessus des trappes pour éviter que les oiseaux et les écureuils ne viennent se nourrir des graines. Ce maillage était cependant suffisamment large pour permettre le passage des graines et des écales de sapin.

Le contenu des trappes a été récolté à tous les mois (entre mai et octobre) et ramené en laboratoire. Les graines ont été gardées au réfrigérateur jusqu'à l'analyse du contenu des trappes. En laboratoire, un premier tri a permis de séparer les graines de sapin baumier de celles des autres essences et de la matière organique. Les graines ont été examinées au binoculaire (10x) pour déterminer si elles étaient endommagées. Les graines qui semblaient intactes ont été radiographiées (voir chapitre 2) ou disséquées. Ces différentes étapes ont permis de classer les graines dans les catégories suivantes : vide, pleine, endommagée (présences d'un dommage) ou parasitée (présence d'une larve) (tableau 4.2). Les graines endommagées étaient à nouveau catégorisées, selon le type de dégât, afin de relier ce dernier à une morpho-espèce (chapitre 2).

Émergence des semis

L'émergence des semis a été suivie grâce à 16 paires de quadrats constituées d'un quadrat sans exclos (témoin) et d'un quadrat sous exclos de 0,36 m² chacun, et distribuées de façon systématique à l'intérieur des parcelles (figures 4.2 et 4.3). Les exclos (0,60 X 0,60 X 0,30 m et enfoncés d'au moins 0,20 m) étaient fabriqués d'un grillage métallique dont le maillage est de 12 mm. Ces mesures ont été mises en place pour éliminer la prédation des graines au sol par les vertébrés, un facteur pouvant affecter l'émergence des semis.

Avant le début de l'étude, tous les semis présents dans les quadrats (témoin et exclos) ont été éliminés pour faciliter le suivi. Les nouveaux émergents ont été dénombrés à toutes les deux semaines de juin à septembre.

4.2.3. Traitement des données

Les données de graines endommagées (i.e. celles présentant un dommage associé à un conophyte) et de graines parasitées (présence d'une larve à l'intérieur de la graine) ont été regroupées sous le terme «endommagé».

Évaluation de la production semencière et de la prédation

La pluie de graines, soit le nombre de graines tombées, correspond au total des graines récoltées dans toutes les trappes d'un site, au cours de la période de dispersion (année). Pour chaque site, ce total a été divisé par la surface échantillonnée pour obtenir la production semencière en m². La production de graines vides et des graines pleines (en m²) ont été calculées de la même façon.

Pour chacune des années d'échantillonnage, le nombre de graines endommagées par chaque espèce a été obtenu en faisant la somme des valeurs calculées dans toutes les trappes d'un site. Cette somme a également permis de calculer le nombre de graines endommagées au total. Toutes ces valeurs ont été ramenées en m² afin de permettre une comparaison entre les sites. Les taux de prédation totale et par espèce, ont été obtenus grâce à la formule suivante : (nombre de graines détruites / nombre de graines totales) * 100. La proportion de chaque

catégorie de graines (pleines, vides, parasitées) sur l'ensemble de la production semencière a été calculée.

Émergence des semis

Pour chaque site et chaque année, l'abondance des émergents par type de quadrat (témoin et exclos) a été obtenue en faisant la somme des émergents trouvés dans tous les quadrats. Ce nombre a été ramené en m^2 pour obtenir la densité des émergents de façon à pouvoir comparer les sites. Puisque les graines de sapin germent presque toutes lors de l'année suivant leur dispersion, il a été considéré que les émergents dénombrés pour une année étaient issus de la pluie de graine ayant eu lieu les mois précédents.

Analyses statistiques

Une transformation logarithmique ($\log_{10}x+1$) a été appliquée à toutes les données afin de les normaliser et ainsi respecter les postulats d'application des analyses effectuées.

Pour comparer les valeurs obtenues au cours des trois années, des analyses de variance multivariées avec mesures répétées (MANOVA) (Zar 1999) ont été réalisées avec la production semencière, la production de graines vides et pleines, ainsi que les taux de prédation.

Pour les émergents, une analyse de variance multivariée avec mesures répétées (MANOVA) (Zar 1999) a été réalisée pour évaluer l'impact de l'année et du type de quadrat sur la densité des émergents.

Une régression linéaire multiple, entre la production semencière, le taux de prédation et la densité des émergents a été effectuée afin de déterminer s'il y avait des relations entre ces facteurs (Zar 1999).

4.3. Résultats

4.3.1. Caractérisation de la production semencière et de la prédation prédispersion

La production de graines, pour tous les sites, varie significativement entre les années (MANOVAr : $p < 0,0001$). Elle a été la plus forte en 2003-04, avec une production semencière moyenne pour tous les sites de $1214,37 \pm 383,52$ graines/m² (figure 4.4). La production semencière au cours des deux autres années fut faible, particulièrement en 2004-05 alors que la production moyenne fut seulement de $52,89 \pm 12,29$ graines/m². La production semencière varie de façon importante entre les peuplements (tableau 4.3), ce qui explique les grands écarts-type mesurés (tableau 4.3 et figure 4.4). Toutefois, l'ensemble des sites montrent une tendance dans la production semencière qui est similaire, avec une forte année semencière en 2003-04 et deux années de faibles production semencière (2002-03 et 2004-05). Il est cependant à noter qu'aucune année de forte production semencière n'a été observée dans le site de GIRV (tableau 4.3).

Les pourcentages de graines pleines et de graines vides sont significativement différents entre les années (MANOVAr : $prob < 0,0001$ dans les deux cas) (figure 4.4). Tout comme pour la production semencière, ces variables varient entre les sites. Il n'y a pas de différence significative dans les proportions de graines pleines, entre les deux premières années (figure 4.4a). Toutefois, une diminution significative est observée en 2004-05, alors que seulement 5 % des graines ayant atteint le sol étaient pleines. La même situation est observée dans les pourcentages de graines vides tombées dans les trappes à graines (figure 4.4b).

Les taux de prédation varient significativement entre les années (MANOVAr, $p = 0,0001$) étant le plus faible en 2003-04 (19,3 %) et atteignant son maximum en 2004-05 (62,5 %) (figure 4.4).

Des larves de deux espèces ont été retrouvées à l'intérieur des graines, soient *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*. La présence de trous de sortie, associés à ces deux espèces, a également été observée. *Earomyia aterrима* est également responsable de plusieurs dégâts

aux graines. Aucune larve de cette espèce n'a été trouvée, par contre, plusieurs graines, parfois brunies, trouées de bord en bord ont été retrouvées dans les trappes à graines. Ce type de dégâts pourrait également être associé à *Strobilomyia* sp. La destruction de plusieurs larves spermatophages, lors de la dissection de graines a rendu impossible l'identification des larves retrouvées dans les graines en 2002-03. S'il est possible d'identifier les dégâts associés à *Earomyia aterrima* (qui semble être responsable de près de 50 % des dégâts en 2002-03), il n'est pas possible de départager avec précision les dégâts causés par *Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*. Par conséquent, la répartition des dommages entre les différentes espèces n'a été faite que pour les années 2003-04 et 2004-05. *Dasineura* sp. est responsable de 52 % des dégâts en 2003-04 (tableau 4.4). L'importance de l'espèce a diminué en 2004-05, alors qu'*Earomyia aterrima* devient le principal prédateur. Cette dernière espèce a détruit 52,9 % des graines produites, ce qui représente 83 % des dégâts causés par les conophytes (tableau 4.4). Le taux de prédation de *Megastigmus specularis* est faible pour les trois années d'échantillonnage. En 2003-04, l'espèce est même absente de la plupart des sites. Peu de graines semblent avoir été endommagées par des lépidoptères, alors que seulement 7 graines (1 en 2003 et 6 en 2003-04) présentent des dégâts pouvant être attribués à un lépidoptère (gros trou, ou graines grugées avec déchets). Il n'a pas été possible d'identifier le conophyte responsable des dégâts, pour 4 % des graines en 2003-04, et 3,4 % en 2004-05 (tableau 4.4).

4.3.2. Émergence des semis

La densité des émergents de sapin baumier varie significativement entre les années (MANOVA : $F = 571, 6071$, $prob < 0,0001$; tableau 4.5), Elle atteint son maximum en 2003-04 (moyenne exclos : $74,26 \pm 22,18$; moyenne témoin : $70,53 \pm 20,22$) alors qu'elle est pratiquement nulle en 2004-05 (un seul émergent a été trouvé dans tous les quadrats) (figure 4.5). La densité des émergents, entre les peuplements, varie peu en 2002-03 et 2004-05 (tableau 4.6.). La différence entre certains sites est cependant plus importante en 2003-04. Au cours de cette année, trois sites se démarquent avec des densités de plus de 100 émergents/m² alors que les densités observées sur les autres sites est inférieur à 60 émergents/m² (tableau 4.6).

L'analyse multivariée sur les données de densité des émergents ne montrent aucun effet du type de quadrat (exclos et témoin) sur la densité des émergents ($F = 2.3333$; $\text{prob} = 0,1489$) (tableau 4.5.). Les données sur la densité des émergents ont été fusionnées pour les tests suivants.

4.3.3. Effet de la production semencière et de la prédation prédispersion sur l'émergence des semis

La régression multiple, effectuée entre la production semencière, le taux de prédation et la densité des émergents montre que ces trois facteurs sont significativement liés (F ratio : $61,6764$; $\text{prob } F < 0,0001$) (figure 4,6). Les deux facteurs indépendants (soit la production semencière et le taux de prédation) expliquent 85,45 % de la variation dans la densité des émergents. La relation se décrit mathématiquement par l'équation suivante:

$$\text{Densité des émergents} = 1,02 + 0,71 * \text{production semencière} - 1,21 * \text{taux de prédation.}$$

La production semencière a donc un impact significatif et positif sur la densité des émergents (t ratio : $6,40$, $\text{prob} < 0,0001$) alors que le taux de prédation a un impact négatif (t ratio : $-4,22$; $\text{prob} = 0,0004$).

4.4. Discussion

4.4.1. Caractérisation de la production semencière et de la prédation prédispersion

La production semencière a été variable au cours des trois années. Avec une production moyenne pour tous les sites de $1214,4 \pm 383,5$ graines/m², l'année 2003-04 peut être considérée comme une bonne année semencière. Au contraire, l'année 2004-05 s'avère une mauvaise année semencière. Il existe une très grande variation entre les sites, cependant, à l'exception de celui de GIRV, la production semencière suit la même tendance dans tous les sites, c'est-à-dire que les bonnes années sont simultannées. Plusieurs facteurs influencent la production semencière tels les facteurs climatiques, la disponibilité des ressources (eau, lumière et nutriment) ainsi que l'âge et la densité des peuplements (Matthews 1963, Zasada *et*

al. 1992, Greene *et al.* 1999, Greene *et al.* 2002). Puisque ces facteurs varient entre les différents sites à l'étude, il est possible que cela puisse expliquer les différences observées dans la production semencière. La proportion de graines pleines, observée dans cette étude, est très faible (20 % ou moins); la majorité des graines étant soit vides, soit endommagées par les insectes. Ce résultat est en accord avec ce qui a été observé dans des cônes récoltés sur l'un des sites (voir chapitre 2) et chez d'autres espèces du genre *Abies*, ces espèces étant reconnues pour avoir une faible production de graines pleines en raison de facteurs tels un manque de pollinisation, la dégénération des embryons et la présence d'insectes des cônes (Franklin 1974, Scurlock *et al.* 1982, Skrzypczynska *et al.* 1995, Owens et Morris 1998).

Ainsi, à l'instar d'autres études (Scurlock *et al.* 1982, Schowalter *et al.* 1985, Dombrosky et Schowalter 1988, Shea 1989a, Fogal et Larocque 1992, Skrzypczynska *et al.* 1995, Owens et Morris 1998), les résultats montrent que les conophytes contribuent à diminuer la proportion de graines pleines produites. L'effet des conophytes est particulièrement marqué en 2004-05 alors que le taux moyen de prédation, au sol, est de 62,5 % des graines. Sur certains sites, la prédation dépasse 70 % des graines libérées, ce qui est considérable (tableau 4.3). Puisque l'étude de l'impact des conophytes se fait généralement en récoltant des cônes et qu'aucune autre étude n'a évalué l'impact des conophytes à l'aide de trappes à graines, il est difficile de comparer nos résultats avec ceux d'autres études. Les pertes occasionnées par les insectes, dans la présente étude, représentent au minimum 20 % des graines récoltées dans les trappes, ce qui est supérieur à ce qui a été observé dans les études sur les conophytes de sapin baumier (Hedlin 1967, Kettela 1967, Speers 1969). La prédation occasionnée par les conophytes a diminué de façon importante le pourcentage de graines pleines ayant été libérées en 2004-2005 et possiblement celui des graines vides puisque certains conophytes, dont *Megastigmus specularis*, peuvent se développer dans des graines vides (donc absence d'embryon) si le megagamétophyte est bien développé (Niwa et Overhulser 1992, Rappoport *et al.* 1993). Il est fort probable qu'il en soit de même pour *Dasineura* sp., une espèce colonisant les cônes avant la pollinisation (chapitre 3). Puisque les conophytes s'attaquent également aux graines vides, un embryon ne se serait pas développé dans une proportion inconnue des graines endommagées. Même en l'absence de larves, ces graines vides n'auraient pas participé à la

régénération des peuplements. Ainsi, l'impact réel des insectes est moindre que ne le suggèrent les taux de prédation.

Les dégâts observés au niveau des graines peuvent être attribué à trois espèces : *Dasineura* sp., *Megastigmus specularis* et *Earomyia aterrima*. Ces trois espèces sont responsables d'une proportion importante des dégâts aux graines, au niveau des cônes, chez le sapin baumier (chapitre 3). D'autres études, chez les sapins, rapportent que les conophytes causant le plus de dommages à la production des graines, à l'intérieur des cônes, sont des espèces reliées aux mêmes genres (Hedlin 1967, Skrzypczynska 1981, Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska *et al.* 1987, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a). La communauté de conophytes du sapin baumier regroupe plus de 12 espèces (chapitre 2 et Kettela 1967, Hedlin *et al.* 1980, Lachance *et al.* 1985). La présence des espèces ne causant pas de dégâts aux graines ne peut être évaluée par la récolte de graines tombées dans les trappes. Toutefois plusieurs autres espèces de conophytes, connues pour s'attaquer aux graines, n'ont pas été inventoriées dans les graines récoltées. Il se peut que certains dégâts attribués à *E. aterrima* aient été causés par *Strobilomyia* sp. Toutefois, même si les dommages des deux espèces se ressemblent, il existe des différences permettant de départager les dégâts des deux espèces. Ainsi, les larves du genre *Strobilomyia* laissent généralement des déchets fibreux derrière elles, alors que les graines attaquées par des larves du genre *Earomyia* sont généralement percées par deux trous et elles deviennent brunâtres et résineuses (Turgeon *et al.* 2005). De plus, *Strobilomyia* sp. était peu représentée dans les cônes récoltés au Lib26 (chapitre 2). Il est donc probable que la proportion de graines endommagées par cette espèce soit faible. L'autre groupe sous-représenté dans cette étude est celui des lépidoptères. Les dégâts associés aux espèces de cet ordre étaient très rares dans la présente étude, ce qui est également cohérent avec les récoltes de cônes effectuées dans le peuplement du Lib26 montrant que ces espèces étaient peu abondantes, du moins dans le secteur du Libéral, au cours des dernières années (chapitre 2).

En 2003-04, l'écart entre le taux de prédation des graines mesuré dans les cônes à l'aide du dispositif d'échafaudage (soit 26,6 %) et celui mesuré à l'aide des trappes à graines (22 % pour le Lib26) est faible. Il est plus important en 2004-05, le taux mesuré dans les cônes étant

de 89,3 %, alors que celui obtenu grâce aux trappes à graines n'était que de 69,3 %. Ceci peut être dû au fait que certaines graines endommagées n'ont probablement pas pu se disperser. Celles endommagées par *Earomyia aterrima* sont souvent très résineuses. En laboratoire, leur extraction, lors de la dissection des cônes est très difficile, ce qui laisse supposer que ces graines peuvent rester collées à l'axe du cône au moment de la désarticulation du cône. Puisque ce prédateur était beaucoup plus abondant dans les cônes en 2004-2005, il se peut qu'il soit responsable de la différence observée dans les taux de prédation. Le fait que les conophytes ne sont pas tous détectés par l'utilisation de trappes à graines peut contribuer à ce que le taux de prédation soit sous-estimé. Même si les taux de prédation ne sont pas les mêmes, les variations interannuelles suivent les mêmes patrons. Les changements de dominance dans la communauté d'insectes sont visibles dans la pluie de graines. Seules les graines libérées participent à la régénération des peuplements. Ainsi, le portrait obtenu à partir des trappes à graines sur la disponibilité des graines pleines et les taux de prédation, est un outil plus adéquat pour étudier l'importance de la production semencière sur la régénération que les mesures prises directement dans les cônes. Il est toutefois intéressant de constater que ce dispositif permet de bien refléter la réalité présente dans les cônes.

Le taux de prédation varie entre les années mais également entre les sites, pour une même année (tableau 4.3). Les variations spatiales et temporelles, dans les taux de prédation des conophytes sont des faits que plusieurs études ont soulignés (Kettela 1967, Miller *et al.* 1984, Skrzypcynska 1984, Shea 1989a, Skrzypcynska *et al.* 1990, Skrzypcynska 1998). Puisque cela n'était pas dans les objectifs de l'étude, aucune donnée n'a été recueillie pour permettre de tester les facteurs qui pourraient être responsables des variations spatiales. Certaines études ont suggéré des facteurs pouvant expliquer cette variation dont : le climat (Miller et Ruth 1989), les caractéristiques du peuplement (Roques 1988, Miller et Ruth 1989), l'utilisation des terres adjacentes (Skrzypcynska 1984, Schowalter *et al.* 1985) ou encore, la présence d'hôtes alternatifs (Shea 1989a).

La variation temporelle dans les taux de prédation est cependant bien documentée et résulte souvent d'une relation étroite entre la production de graines et les populations d'insectes. Plusieurs études ont montré que les taux de prédation associés aux conophytes sont plus

importants lors des faibles années de production semencière (Hedlin 1964, Overhulser et Tanaka 1983, Miller *et al.* 1984, Skrzypczynska *et al.* 1990). Ce phénomène est particulièrement marqué lorsque l'année de faible production semencière succède à une bonne année semencière, comme c'est le cas ici. Le taux de prédation a atteint son minimum en 2003-04, alors que la pluie de graines était importante. C'est également au cours de cette même année que la densité des émergents a été la plus grande. Les résultats obtenus semblent s'inscrire dans l'hypothèse de « satiation des prédateurs » exposé par plusieurs auteurs (Janzen 1971, Silvertown 1980, Lalonde et Roitberg 1992, Fenner 1991). Ces auteurs suggèrent que la synchronisation de fortes années de production semencière entrecoupées de mauvaises années serait une adaptation des conifères pour contrer les effets de la présence des conophytes. Ces variations dans la production semencière permettraient à l'espèce-hôte de maintenir les populations de conophytes à des niveaux relativement faibles, la plupart du temps. Cela permettrait de produire périodiquement de très bonnes années semencières au cours desquelles une plus grande proportion de graines réussiraient à échapper à la prédation, et ainsi permettre une meilleure régénération des espèces.

4.4.2. Impact de la production semencière et de la prédation prédispersion sur les émergents

Les exclos ont été installés pour éliminer la prédation post-dispersion par les petits mammifères. L'absence de différence entre les exclos et les quadrats témoins suggère qu'au cours de cette étude, la prédation par les petits mammifères était faible, malgré une abondance de petits mammifères élevée en 2003-04 et moyenne en 2004-05 (Côté *et al.* 2007). En ce qui concerne l'année 2003-04, il est possible que la pluie de graines abondante ait saturé le milieu, ce qui peut avoir eu comme effet de rendre les prélèvements effectués par les prédateurs au sol non détectables. Il est plus probable que la prédation des graines au sol, chez le sapin baumier, soit tout simplement rarissime: les graines de cette essence sont généralement moins appréciées que celles d'autres essences, comme les épinettes (Abbott et Hart 1960, Duchesne *et al.* 2000).

C'est en 2003-04 que la densité des émergents a été la plus grande, ce qui correspond également à la meilleure année semencière. Cette observation est similaire à d'autres études

qui ont montré que la disponibilité des graines était l'un des deux principaux facteurs limitant l'émergence et l'établissement des semis (Duchesneau et Morin 1999, Greene *et al.* 1999, Beach et Halpern 2001, Parent *et al.* 2003), l'autre facteur étant la présence de microsites favorables à la survie des émergents et à l'établissement des semis.

Le taux de prédation par les conophytes a un impact sur la densité des émergents, ce qui semble confirmer notre hypothèse. Effectivement, pratiquement aucun semis n'a émergé en 2004-2005, alors que le taux de prédation a atteint un taux de 62 %. Dans les faits, l'impact de la prédation effectuée par les conophytes est indirect. Les conophytes diminuent la disponibilité de graines pleines, et donc potentiellement viables, et cet impact se répercute au niveau du recrutement des émergents. En l'absence de conophytes et de prédation prédispersion, le nombre de graines pleines produites et libérées aurait probablement été plus élevé, ce qui aurait entraîné une émergence plus abondante. L'étude confirme que la prédation exercée par les conophytes de sapin baumier affecte la densité des émergents. Mais on doit cependant se demander si l'impact observé au niveau des émergents peut se répercuter sur la régénération de l'espèce.

Chez les conifères, on distingue généralement deux périodes dans le processus de recrutement des semis. L'émergence de semis fait référence à la croissance des cotylédons et à l'apparition de l'hypocotyle au-dessus de la surface du sol. Une définition fonctionnelle est généralement utilisée par les auteurs pour qui les émergents correspondent aux nouveaux semis qui apparaissent (De Chantal *et al.* 2003; Caccia et Ballaré 1998; Hornberg *et al.* 1997; De Steven 1991). L'établissement des semis fait référence au moment où les risques de mortalités diminuent (Côté 2000), soit généralement de 3 à 5 ans après l'émergence des semis (Hansson 2002, Duchesneau et Morin 1999). Au cours des premières années, plusieurs facteurs peuvent entraîner la mort des semis (manque d'humidité, intensité lumineuse inadéquate, herbivorie, compétition) (Place 1955, Zasada *et al.* 1992, Duchesneau et Morin, 1999, Simard *et al.* 1998, Parent *et al.* 2003). Ainsi, ce n'est qu'une fraction des émergents qui pourront s'établir. Donc, petite ou grosse, la banque temporaire importe peu, l'important c'est de passer dans la banque permanente.

Il est reconnu que la stratégie reproductive du sapin baumier est basée sur la constitution d'une banque de semis (Ghent *et al.* 1957, MacLean 1988, Morin et Laprise 1997). Des études récentes montrent qu'il existerait non pas une, mais deux banques de semis : l'une permanente et l'autre temporaire (Johnson *et al.* 2003, Morin *et al.* 2008). Les semis formant la banque permanente proviennent de semis qui ont généralement émergé à un moment où les sites favorables à la survie étaient nombreux et l'apport lumineux adéquat. Ceci peut arriver peu de temps après le passage d'une perturbation comme une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette ou un chablis. Profitant des meilleurs sites de survie, ces semis ont un faible taux de mortalité (Morin *et al.* 2008) : un fort pourcentage des émergents pourront s'établir. Les semis qui forment la banque « temporaire » s'installent alors que la majorité des sites favorables à l'établissement sont déjà colonisés, ou peu fréquents. Le taux de mortalité de ces semis est donc plus important et très peu d'entre eux réussiront à s'établir. Peu importe la taille initiale de la banque de semis temporaire, il est peu probable que celle-ci puisse contribuer au renouvellement du peuplement.

Les sapinières étudiées sont matures et leur banque de semis permanente était installée bien avant le début de la présente étude (Morin *et al.* 2008). Les émergents apparus au cours de l'étude sont donc associés à la banque de semis temporaire : ils avaient peu de chance de survivre. Dans une telle situation, l'impact des conophytes sur la densité des émergents observée dans cette étude risque peu de se répercuter au niveau de la densité des semis et au peuplement futur. Ce sont alors les facteurs ayant une influence sur l'établissement des semis, permettant ainsi la transition des semis de la banque temporaire à celle permanente, qui sont susceptibles d'avoir le plus d'impact.

Toutefois, la situation pourrait être différente lors de la constitution de la banque de semis permanente. La fenêtre temporelle au cours de laquelle cette banque s'installe est courte puisque les microsites favorables créés par le passage d'une perturbation, ne sont généralement disponibles que pour une période limitée (Johnson *et al.* 2003). Au cours de cette période, les facteurs qui limitent la disponibilité des graines, dont la prédation exercée par les conophytes, peuvent avoir un impact sur la densité des émergents et possiblement sur celle des semis qui s'établiront. Des études, en forêt boréale, ont d'ailleurs montré que des

perturbations qui se succèdent (par exemple, un feu suivi d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette) peuvent entraîner une mauvaise régénération des peuplements et mener à l'ouverture des peuplements (Payette et Delwaide 2003, Jasinski et Payette 2005). Il est possible de se demander si un impact important des conophytes, suite à une autre perturbation (ex : coupe), ne pourrait pas arriver au même résultat. Il serait par conséquent intéressant d'évaluer l'impact des conophytes dans des sapinières au cours de la période de constitution de la banque de semis permanente. Les résultats obtenus au cours de cette étude montrent toutefois que les variations interannuelles dans la production semencière semblent limiter la possibilité d'obtenir plusieurs années consécutives où la prédation est importante au point qu'il n'y ait pas de production de graines pleines.

4.5. Conclusion

Cette étude permet de confirmer que la prédation exercée par les insectes des cônes peut diminuer le recrutement des émergents chez le sapin baumier. Lors des années de faible production de graines, les forts taux de prédation, occasionnés par la présence des conophytes, contribuent à réduire à zéro l'émergence de semis. Toutefois, en milieu fermé, cet impact est limité dans le temps et il est probablement moindre que celui d'autres facteurs limitant l'établissement des semis comme le substrat, la présence de litière et la lumière. L'impact serait possiblement négligeable dans les peuplements en phase de régénération puisqu'il est peu probable d'observer des taux de prédation très élevés, jumelés avec une faible quantité de graines pleines libérées, sur plusieurs années consécutives. Il serait néanmoins intéressant d'évaluer l'impact des conophytes pendant la période de formation de la banque de semis permanentes afin d'en valider l'importance.

Chez le sapin baumier, la présence d'une banque de semis semble assurer une bonne régénération des peuplements suite à des perturbations naturelles. Toutefois, ce ne sont pas toutes les espèces qui produisent une banque de semis. Certaines, comme l'épinette noire, n'ont également pas de banque de graines dans le sol. La question de l'impact des conophytes sur la régénération des autres conifères présents en forêt boréale se pose donc.

4.6. Références

- Abbott, H.F. et Hart, A.C. 1960. Mice and voles prefer spruce seeds. USDA, Northeastern forest experimental station. Station paper #153. 12pages.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed-woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*. **81**: 1500–1516.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*. **79**: 51–63.
- Blais, J. R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. **13**: 539-547.
- Caccia, F. D. et Ballaré, C. L. 1998. Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 683-692.
- Cornett, M. W., Puettmann, K. J., et Reich, P. B. 1998. Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 196-205.
- Côté, M. 2000. Dictionnaire de foresterie. Les Presses de l'Université Laval. Québec. Québec. 473 pages.
- Côté, S. et Bélanger, L. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Canadian Journal of Forest Research*. **21**: 1779-1795.

- Côté, M., Ferron, J. et Gagnon, R. 2003. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 2362-2371.
- Côté, M., Ibarzabal, J, St-Laurent, M.-H., Ferron, J. et Gagnon, R. 2007. Age-dependent response of migrant and resident *Aegolius* owl species to small rodent population fluctuations in the eastern canadian boreal forest. *Journal of raptors research*. **41**: 16-23
- De Chantal, M., Leinonen, K., Ilvesniemi, H. et Westman, C.J. 2003. Combined effects of site preparation, soil properties, and sowing date on the establishment of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* from seeds. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**:931-945.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*. **72**: 1076-1088
- Dombrosky, S.A. et Schowalter, T.D. 1988. Inventory monitoring for estimating impact of insects on seed production in a Douglas-fir seed orchard in Western Oregon. *Journal of economic entomology*. **81**: 281-285
- Duchesne, L. C., Herr, D. G., Wetzel, S., Thompson, I. D. et Reader, R. 2000. Effect of seed predation, shade and soil organic matter on the early establishment of eastern white pine and balsam fir seedlings. *Forestry Chronicle*. **76**: 759-763.
- Duchesneau, R. et Morin, H. 1999. Early seedling demography in balsam fir seedling banks. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1502-1509.

- Fenner, M. 1991. Irregular seed crops in forest trees. *Quarterly journal of forestry*. **85**:166–172.
- Fogal, W. H. et Larocque, G. 1992. Development of flowers, cones, and seeds in relation to insect damage in two white spruce communities. *Forest Ecology and Management*. **47**: 335-348.
- Ghent, A.W., Fraser, D.A. et Thomas, J.B. 1957. Studies of regeneration in forest stands devastated by spruce budworm. I. Evidence of trends in forest succession during the first decade following budworm devastation. *Forest Science*. **4**: 135-146.
- Greene, D. F., Messier, C., Asselin, H., et Fortin, M.-A. 2002. The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. *Canadian Journal of Botany*. **80**: 370-377.
- Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Charron, I et Simard, M.J. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 824-839.
- Hedlin, A. F. 1956. Studies on the Balsam-fir seed chalcid, *Megastigmus specularis* Walley (Hymenoptera, Chalcididae). *The Canadian Entomologist*. **88**: 691-697.
- Hedlin, A.F. 1961. Some aspects of the cone and seed insect problem in the pacific northwest. *Forestry Chronicle*. **37**: 6-9.
- Hedlin, A. F. 1964. A six-year plot study on Douglas-Fir cone insect population fluctuations. *Forest Science*. **10**: 124-128.
- Hedlin, A.F. 1967. Cone insects of Grand Fir, *Abies grandis* (Douglas) Lindley, in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **64**: 40-44.

- Hedlin, A.F., Yates, H.O.I., Tovar, D.C., Ebel, B.H., Koerber, T.W. et Merkel, E.P. 1980. Cone and seed insects of North American conifers. Canadian Forestry Service, U.S. Forest Service, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos, Mexico. Victoria, British Columbia. 122 pages.
- Hornberg, G., Ohlson, M. et Zackrisson, O. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*. **27**: 1015-1023.
- Houle, G. et Payette, S. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of north-eastern North America. *American Journal of Botany*. **78**: 895-905.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 465-492.
- Jasinski, J.P.P. et Payette, S. 2005. The creation of alternative stable states in boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs*, **75**: 561–583
- Johnson, E.A., Morin, H, Miyanishi, K., Gagnon, R. et Greene, D.F. 2003. A process approach to understanding disturbance and forest dynamics for sustainable forestry. Chapitre 8. Dans P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith et W.L. Adamowicz (éditeurs). *Toward sustainable management of the boreal forest*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. 261-306.
- Kettela, E.G. 1967. The cone and seed insects of balsam fir, *Abies balsamea* (L.). Mill. Mémoire de maitrise. University of New Brunswick. 55 pages.
- Lachance, D., Benoit, P., Laflamme, G., Bonneau, G. et Picher, R. 1985. Insectes et maladies des arbres. *Forêt Conservation*. **51**.

- Lalonde, R.G. et Roitberg, B. D. 1992. On the Evolution of Masting Behavior in Trees: Predation or Weather? *The American Naturalist*. **139**: 1293-1304.
- MacLean, D.A. 1988. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation. structure, and succession of balsam fir forests of Cape Breton Island, Canada. Dans M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During, et J.T.A. Verhoeven, *Plant form and vegetation structure*. SPB Academic publishing, The Hague, Netherlands. 253-261.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry abstracts*. **24**: 1-13.
- Mattson, W. J. 1978, The role of insects in the dynamics of cone production of red pine. *Oecologia* **33**: 327-349.
- Miller, G.E., Hedlin, A.F. et Ruth, D.S. 1984. Damage by two Douglas-fir cone and seed insects: correlation with cone crop size. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **81**: 46-50.
- Miller, G.E. et Ruth, D.S. 1989. The relative importance of cone and seed insect species on commercially important conifers in British Columbia. *Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference, held in Victoria, British Columbia, Canada , on 26-30 June 1988*. 25-34.
- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **24**: 730-741.
- Morin, H., et Laprise, D. 1990. Analyse dendrochronologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*. **20**: 1753-1758.

- Morin, H. et Laprise, D. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*. **27**: 1442-1451.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A-A. et Amouch, S. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem). Dans : S. Gauthier *et al.*, éditeurs. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. Québec. 165-192.
- Niwa, C.G. et Overhulser, D.L. 1992. Oviposition and development of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) in unfertilized Douglas-Fir seed. *Journal of Economic Entomology*. **85**: 2323-2328.
- Overhulser, D. L. et Tanaka, Y. T. 1983. Insect damage to Noble Fir seed and the feasibility of protecting cone crops in natural stands. *Forest Science*. **29**: 112-116.
- Owens, J.N. et Morris, S.J. 1998. Factors affecting seed and cone development in Pacific silver fir (*Abies amabilis*). *Canadian Journal of Forest Research*. **28**: 1146–1163.
- Parent, S., Simard, M.J., Morin, H. et Messier, C. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 597-603.
- Payette, S. et Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen–heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*. **6**: 540–550
- Place, I. C. M. 1955. The influence of seed-bed conditions on the regeneration of spruce and balsam fir. Canadian Department of Northern Affairs. Natural Resources Forest Branches Bulletin 117. 87 pages.
- Powell, G.R. 1973. The spruce budworm and megasporangiate strobili of balsam fir, *Canadian Journal of Forest Research*. **3**: 424-429.

- Roques, A. 1988. The larch cone fly in the french Alps. Dans A.A. Berryman éditeur. Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications. New York, Plenum Press. 1-28.
- Roques, A. 1993. Impact of insects on natural regeneration of high altitude alpine stands. Dans T. Anfodillo et C. Urbinati (éditeurs). Ecologia delle Foreste d'Alta Quota, Universita di Padova, Padova. 71-94.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management* **135**: 169-178.
- Saucier, J.P., Bergeron, J-F., Grondin, P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles. *L'Aubelle*. **124**: 1-12.
- Schowalter, T. D. 1994. Cone and seed insect phenology in a Douglas-Fir seed orchard during three years in Western Oregon. *Forest Entomology*. **87**: 758-765.
- Schowalter, T. D., Haverty, M. I. et Koerber, T. W. 1985. Cone and seed insects in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco, seed orchards in the western United States: distribution and relative impact. *The Canadian Entomologist*. **117**: 1223-1230.
- Scurlock, J. H., Mitchell, R. G. et Ching, K. K. 1982. Insects and others factors affecting noble fir seed production at two sites in Oregon. *Northwest Science*. **56**: 101-107.
- Shea, P. J. 1989. Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. *The Canadian Entomologist*. **121**: 699-708.

- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*. **14**: 235-250.
- Simard, M. J., Bergeron, Y. et Sirois, L. 1998. Conifer seedling recruitment in a southeastern canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science*. **9**: 575-582.
- Simard, M. et Payette, S. 2005. Reduction of black spruce seed bank by spruce budworm infestation compromises postfire stand regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*. **35**: 1686–1696.
- Skrzypczyńska, M. 1981. The entomofauna of the cones of fir (*Abies alba*) in Poland. *Bulletin de la Société entomologique suisse*. **54**: 291-295.
- Skrzypczyńska, M. 1984. Preliminary studies on entomofauna of cones of *Abies alba* in Ojcowski and Tatrzański National Parks in Poland. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. **98**: 375-379.
- Skrzypczyńska, M. 1998. Relationships between the number of seeds in the cones of *Abies alba* Mill. and their infestation with *Megastigmus suspectus* Borr. (Hym., Torymidae). *Journal of Applied Entomology*. **12**: 145–148
- Skrzypczyńska, M., Koziol, M., Dembicka, F. et Wisniowski, B. 1987. Preliminary studies on the entomofauna of cones of *Abies alba* Mill. in the Roztocze National Park. *Journal of Applied Entomology*. **104**: 39-46.
- Skrzypczyńska, M., Krolik, R., Piatek, H., Lukacijewski, G. et Kurzeja, M. 1990. Cone entomofauna of fir (*Abies alba* Mill.) of Beskid Sadecki Mts. in Poland in 1986-1988. *Journal of Applied Entomology*. **110**: 82-91.

- Speers, C.F. 1969. *Megastigmus specularis* Walley infests Fir seed from Canada to North Carolina. *Tree Plant Notes*. **20**: 28-29.
- Thomas, P.A. et Wein, R.W. 1985. Water availability and the comparative emergence of four conifer species. *Canadian Journal of Botany*. **63**: 1740-1746.
- Tripp, H.A. et Hedlin, A.F. 1956. An ecological study damage appraisal of white spruce cone insects. *Forestry Chronicle*. **32**: 400-410.
- Turgeon, J.J., de Groot, P. et Sweeney, J.D. 2005. Insects of seed cones in Eastern Canada: Field Guide. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario. 127 pages.
- Turgeon, J. J., Roques, A. et de Groot, P. 1994. Insect fauna of coniferous seed cones - diversity, host plant interactions, and management. *Annual Review of Entomology*. **39**: 179-212.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*, 4ième édition. Prentice Hall Upper Saddle River, New Jersey. États-Unis. 663 pages.
- Zasada, J.C., Shank, T.L. et Nygren, M. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. Dans H. Shugart, R. Leemans et G.B. Bonan (éditeur). *A Systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press. 85-125

Tableau 4.1. Différentes caractéristiques des huit sapinières matures sélectionnées, au Saguenay-Lac-St-Jean.

	Coordonnées	Perturbation à l'origine du peuplement	Année moyenne d'établissement des arbres†	Surface terrière du SAB‡
<i>Secteur lac Libéral</i>				
Lib20	49°46'18'' N 72°37'24'' O	Épidémie de TBE	1922	16,5
Lib23	49°46'05'' N 72°34'19'' O	Épidémie de TBE	1841	28,25
Lib26	49°46'02'' N 72°40'21'' O	Épidémie de TBE	1934	25
GIRV	49°16'27'' N 72°50'53'' O	Coupe forestière	1938	11,5
<i>Secteur Mont-Valin</i>				
MTV1	48°49'57'' N 70°38'29'' O	Épidémie de TBE	1922	27,75
MTV2	48°50'06'' N 70°35'04'' O	Épidémie de TBE	1928	23,5
MTV3	48°53'41'' N 70°38'36'' O	Épidémie de TBE	1922	18
MTV4	48°55'44'' N 70°36'53'' O	Épidémie de TBE	1922	28

† Les données pour les sites Lib20, Lib23 et Lib26 sont issues de Morin et Laprise 1997. Pour les autres peuplements, l'estimation de l'année d'établissement provient de la récolte d'une carotte sur le quart des arbres présents dans chacun des peuplements. Puisqu'aucune étude exhaustive n'a été menée pour évaluer la date d'établissement de ces peuplements, l'année d'établissement n'est qu'une estimation.

‡ la surface terrière a été mesurée à l'aide d'un prisme.

Tableau 4.2. Description des différentes catégories dans lesquelles les graines ont été classées, lors de l'examen visuel des cônes et des graines et de la lecture des radiographies des graines.

Catégorie	Description
Vide	Absence de l'embryon. Le mégagamétophyte est présent ou absent.
Pleine	Présence de l'embryon et du mégagamétophyte.
Endommagée	La graine présente des dégâts externes.
Endommagée par <i>Earomyia aterrima</i>	La graine est percée de deux petits trous ronds et opposés. Certaines étaient également brunies.
Endommagée par un lépidoptère	La graine est percée de bord en bord par un gros trou qui prend presque toute la graine.
Parasitée	Présence d'un conophyte à l'intérieur de la graine.

Tableau 4.3. Production semencière (par m²) du sapin baumier et taux de prédation des conophytes, estimées à l'aide des trappes à graines disposées dans chacune des huit sapinières étudiées au cours des trois années d'échantillonnage.

Site	2002-03		2003-04		2004-05	
	Production semencière (m ²)	Taux de prédation (%)	Production semencière (m ²)	Taux de prédation (%)	Production semencière (m ²)	Taux de prédation (%)
GIRV	523,42	14,21	374,66	24,26	8,70	16,67
Lib20	355,37	51,16	2316,80	12,54	44,08	68,75
Lib23	871,9	31,44	3112,95	18,94	8,26	66,67
Lib26	861,24	33,84	1957,37	22,00	39,79	69,23
MTV1	338,84	29,27	455,92	22,36	90,91	74,24
MTV2	77,13	19,64	325,07	12,71	73,00	69,81
MTV3	246,56	45,81	632,23	21,79	56,47	78,05
MTV4	528,93	33,60	539,94	19,90	101,93	56,76
Moyenne (erreur-type)	475,42 ± 99,58	32,37 ± 4,21	1214,37 ± 383,52	19,31 ± 1,56	52,89 ± 12,29	62,52 ± 6,90

Tableau 4.4. Taux de prédation des différentes espèces de conophytes, pour les deux années d'échantillonnage et proportion des dégâts associée à chacune des espèces, moyenne des huit sites.

Espèces	2003-2004			2004-2005		
	Graines détruites (écart-type)	Taux de prédation (écart-type)	Proportion des dégâts (%)	Graines détruites (écart-type)	Taux de prédation (écart-type)	Proportion des dégâts (%)
<i>Dasineura sp.</i>	83,25 ± 67,76	11,24 ± 3,72	51,87	3,38 ± 3,25	9,46 ± 7,21	13,19
<i>Megastigmus specularis</i>	20,00 ± 13,90	2,89 ± 0,73	12,46	0,63 ± 1,19	1,13 ± 2,26	2,46
<i>Earomyia aterrma</i>	50,38 ± 52,72	5,55 ± 2,34	31,39	21,38 ± 15,58	52,86 ± 17,96	83,43
Indéterminée	6,88 ± 7,12	4,00 ± 2,31	4,29	0,25 ± 0,46	3,42 ± 8,76	0,98

Note : La destruction de plusieurs larves spermatophages, lors de la dissection de graines a rendu impossible l'identification des larves retrouvées dans les graines en 2002. Par conséquent, l'année 2002 n'apparaît pas dans le présent tableau.

Tableau 4.5. Impact de l'année et du type de quadrat (exclos et témoin), sur la densité des émergents de sapin baumier; résultats d'une analyse multivariée répétée, à deux variables (MANOVAr).

Variable	Valeur test F	Num Df	DenDf	F exact	Prob>F
Type de quadrat (TQ)	0,1667	1	14	2,3333	0,1489
Année (A)	826,4015	2	13	5371,6097	<0,0001
Interaction TQ*A	0,4145	2	13	2,6942	0,1050

Tableau 4.6. Densité totale des émergents de sapin baumier (par m²) (somme des exclos et des témoins) des huit sapinières étudiées au cours des trois années d'échantillonnage.

	Densité totale des émergents (m ²)		
	2002-03	2003-04	2004-05
GIRV	8,16	6,16	0
Lib20	2,17	183,94	0
Lib23	2,98	119,74	0
Lib26	17,69	103,70	0
MTV1	20,57	32,47	0,09
MTV2	3,99	29,60	0
MTV3	4,57	57,81	0
MTV4	10,59	45,75	0
Moyenne (erreur-type)	8,83 ± 2,47	72,40 ± 20,87	0,01 ± 2,47

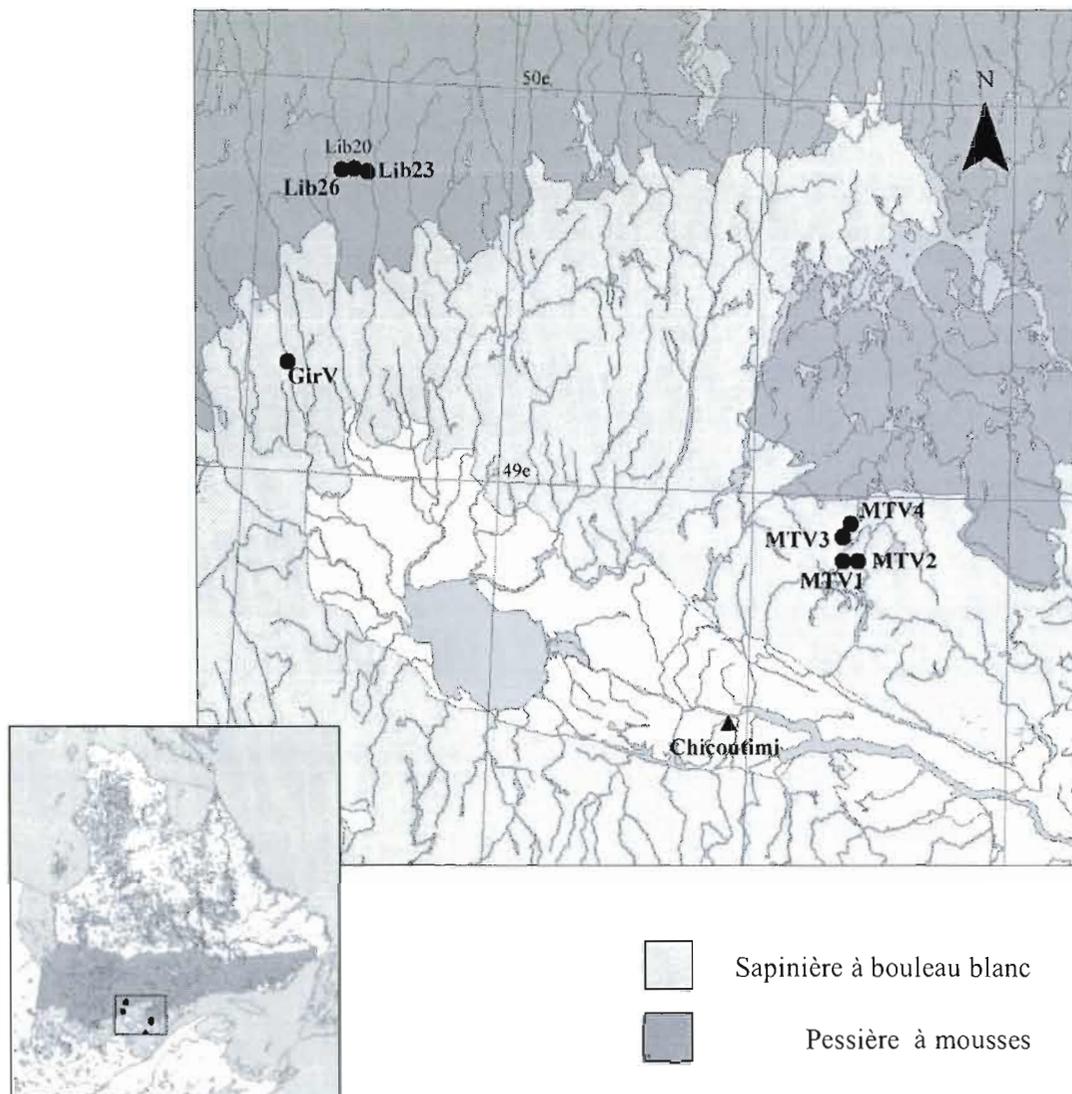


Figure 4.1. Distribution des huit sapinières matures sélectionnées pour l'étude et réparties dans la région du Saguenay et du Lac-St-Jean.

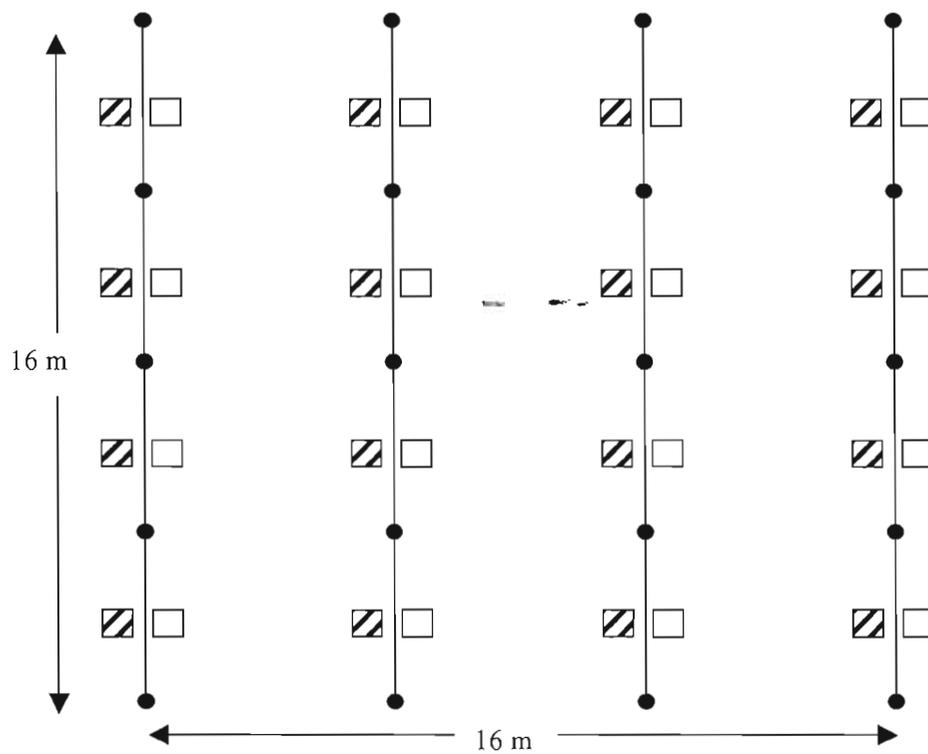


Figure 4.2. Schéma des parcelles échantillons pour le suivi des pluies de graines et de l'établissement des semis. Légende : trappes à graines (cercle), quadrats sous exclos (carré hachuré) et quadrats témoins (carré blanc).

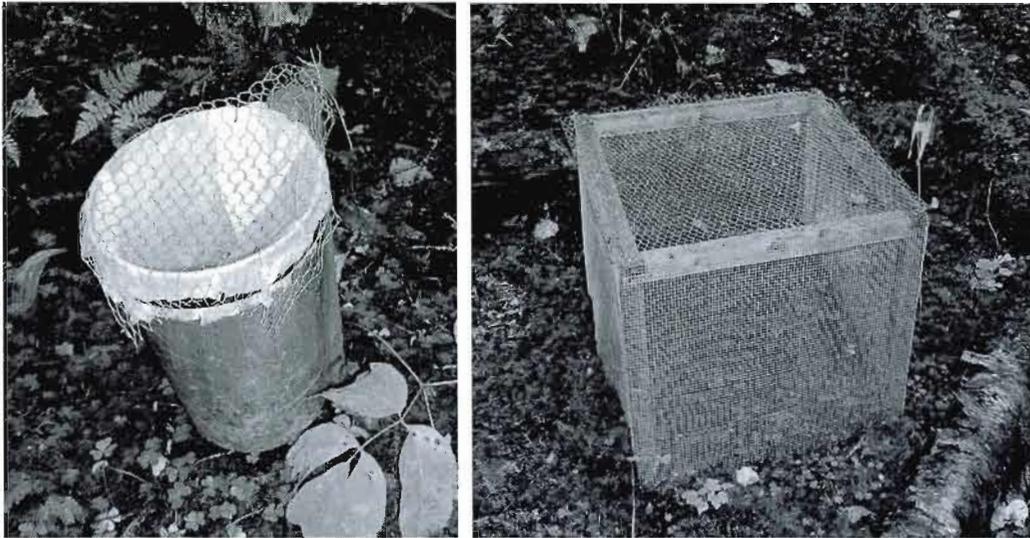


Figure 4.3. Trappes à graines, à gauche, et quadrat avec exclos, à droite.

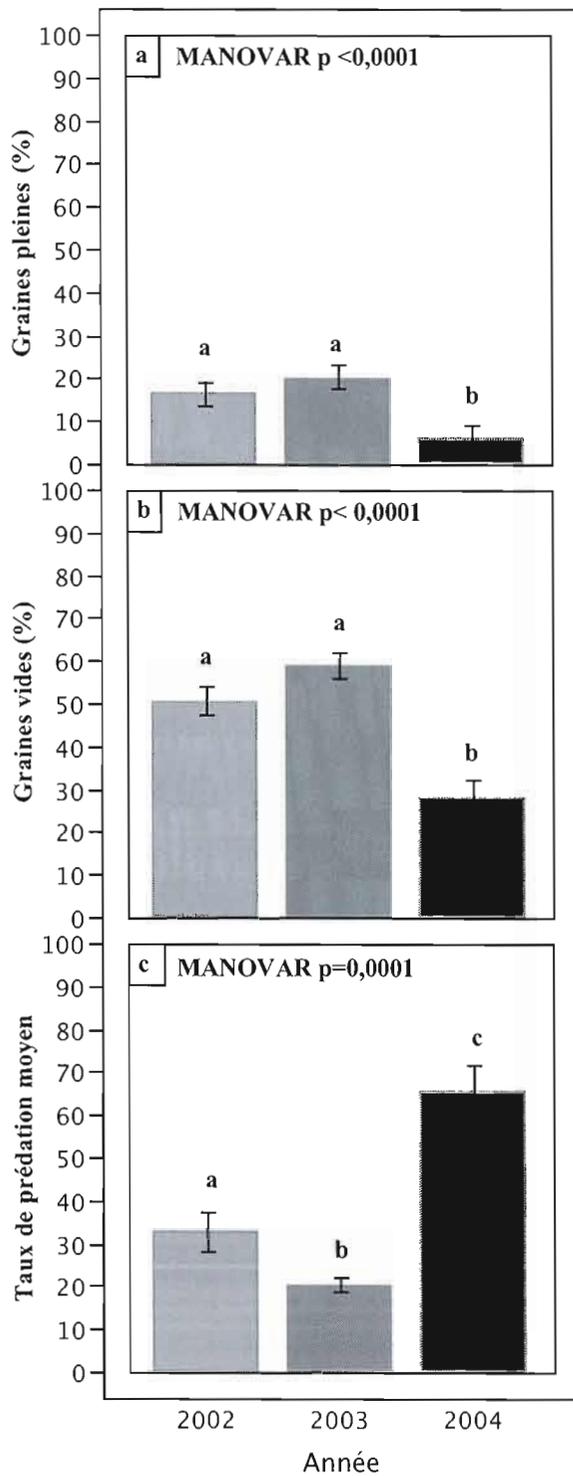


Figure 4.4. Proportions de graines pleines (a) vides (b) et taux de prédation (c), pour les trois années d'échantillonnage (moyenne des huit sapinières échantillonnées au Saguenay-Lac St-Jean).

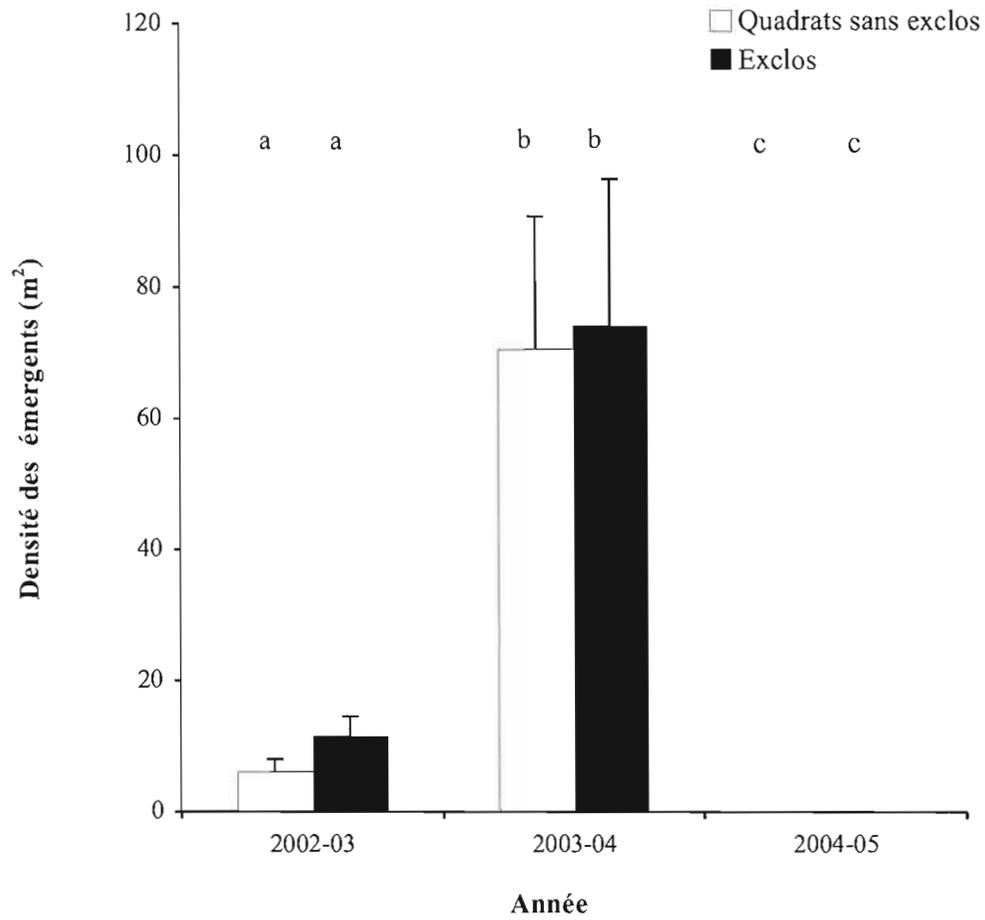


Figure 4.5. Densité des émergents de sapin baumier dans les quadrats témoins et les exclos, pour les trois années d'échantillonnage.

$$\text{LogÉmergence} = 1.02 + 0.71 * \text{logProdsem} - 1.21 * \text{logtxpred}$$

$$p < 0,0001$$

$$R^2 = 0,8545$$

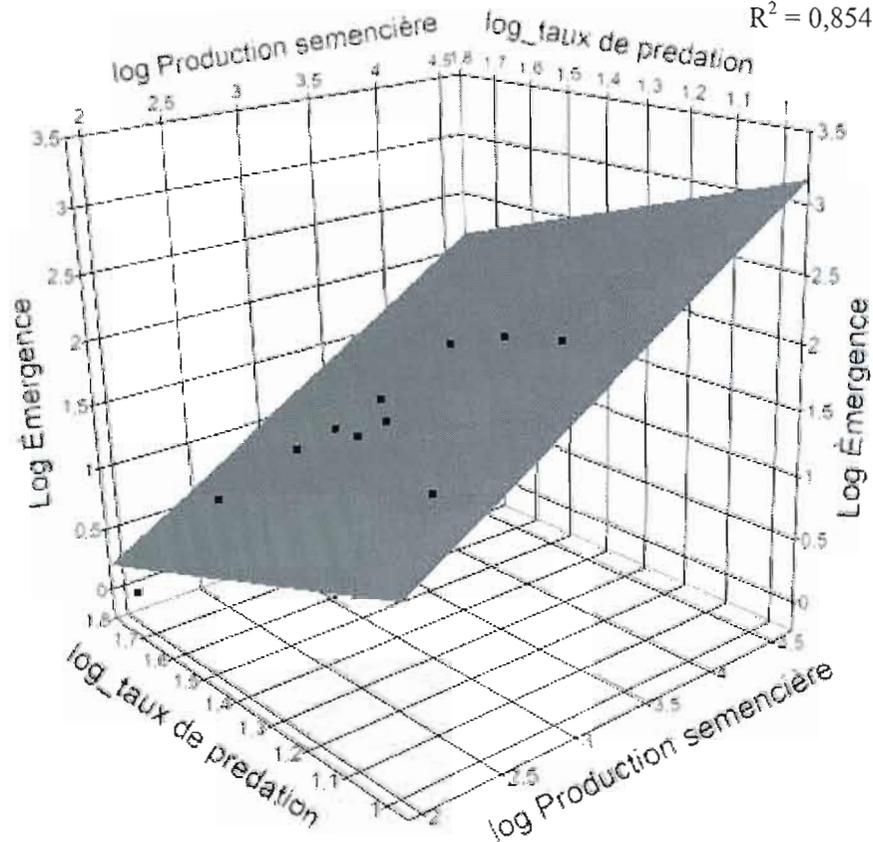


Figure 4.6. Régression multiple entre les log de taux de prédation des conophytes (log_txpred), et de la production semencière (logProdsem) (variables indépendantes) et le log de la densité des émergents ($\text{Log Émergents (m}^2\text{)}$).

CHAPITRE 5

CONCLUSION GÉNÉRALE

La production de graines est une étape d'importance du processus de régénération des sapinières boréales puisque le renouvellement de ces peuplements repose sur la présence d'une banque de semis issus de graines. Tout facteur limitant la production semencière est donc susceptible d'avoir un impact sur l'établissement de la banque de semis, et éventuellement sur la régénération des sapinières.

Les conophytes, un groupe d'insectes associés aux cônes, sont reconnus pour diminuer le nombre de graines pleines libérées, parfois de façon substantielle. Plusieurs auteurs suggèrent donc qu'ils puissent avoir un impact sur la régénération des peuplements (Roques 1993, Dormont *et al.* 1996, Roques *et al.* 1999). Cet impact n'a toutefois jamais été testé.

Chez le sapin baumier, les connaissances sur ces insectes sont fragmentaires. On retrouve, dans la littérature, de l'information sur les espèces s'attaquant aux cônes de sapin baumier, mais très peu sur leur impact sur la production semencière. La présente étude visait à compléter les connaissances actuelles à ce niveau. De plus, nous voulions tenter d'évaluer l'importance de ces insectes dans la dynamique des sapinières boréales en évaluant si l'impact de ces insectes sur la production semencière se répercutait au niveau de la régénération. L'idée n'était pas seulement de considérer qu'il y a un impact dès que ces insectes diminuent la quantité de graines pleines libérées, mais bien de tenter de faire le lien entre ce qui se passe au niveau des cônes, et ce que l'on observe au niveau du sol.

À la lueur des résultats, il est possible de constater que les objectifs initiaux ont été atteints. Bien qu'encore incomplet, le portrait de la communauté de conophytes du sapin baumier a été précisé tout comme l'impact de ceux-ci sur la production semencière. Puis, pour une première fois dans le domaine, l'impact des conophytes sur la densité des émergents a été évalué.

5.1. La communauté d'insectes associés aux cônes de sapin baumier

Douze espèces d'insectes comprenant huit conophytes phytophages, deux entomophages (prédateur et parasitoïde) et un saproxylophage ont été inventoriés au cours des trois années d'échantillonnage (chapitre 2). Le présent inventaire montre que la communauté de conophytes phytophages est très semblable à ce qui a été observé chez d'autres espèces de sapins (Kettela 1967, Kulhavy *et al.* 1976, Scurlock *et al.* 1982, Skrzypczynska 1988, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a). La communauté compte probablement davantage d'espèces que ce qui a été inventorié dont plusieurs espèces entomophages et saproxylophages.

Dasineura sp. est l'espèce dominante de la communauté : elle était présente en grande abondance dans tous les cônes récoltés au cours des deux années. La présente étude confirme donc les résultats de Kettela (1967) à l'effet que *Dasineura* sp. constitue l'espèce la plus commune chez le sapin baumier, ce qui distingue cette espèce-hôte des autres espèces de sapin et des autres conifères, où les conophytes les plus communs sont généralement associés aux genres *Earomyia* et *Megastigmus* (Skrzypczynska 1981, Skrzypczynska *et al.* 1987, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a).

L'étude montre également que la colonisation des cônes a lieu au cours des premières phases de son développement alors que les cônes sont faciles à pénétrer et que leur teneur en éléments nutritifs est élevée. Ainsi, la plupart des espèces, dont *Dasineura* sp., *Earomyia aterrима*, *Platygaster* sp. et *Strobilomyia* sp. attaquent le cône entre la période de pollinisation et le moment où les écailles ovulifères recouvrent les bractées, ce qui correspond à une période d'environ 1 mois.

Malgré la cohabitation obligatoire des différentes espèces, peu de relations se dégagent de la présente étude. Des études complémentaires devraient être réalisées pour bien cerner les interactions possibles entre les conophytes.

5.2. L'impact des conophytes sur la production semencière

La présente étude montre que les conophytes ont un impact important sur la production de cônes et des graines.

- Ils ont un taux d'attaque des cônes important. En fait tous les cônes récoltés au mois d'août, au cours des deux années, ont été attaqués par au moins une espèce de conophyte phytophage et tous ont subi des dégâts aux graines. Ces taux d'attaque sont nettement supérieurs à la plupart des études publiées et portant sur les conophytes.
- Le taux de prédation, tel qu'évalué à l'aide des cônes récoltés en fin de saison, est de 26.6 % en 2003 et de 89,3 % en 2004. Ces valeurs s'apparentent à ce que l'on observe dans la littérature, même si des taux atteignant près de 90 % sont plutôt rares. La destruction presque complète de la production semencière en 2004 est reliée à une année de très faible production de cônes.
- La prédation exercée par les conophytes contribue à diminuer le nombre de graines pleines produites et potentiellement libérées.

Toutefois, l'estimation de l'impact des conophytes pourraient avoir été légèrement surestimé. Les valeurs obtenues dans cette étude prennent en considération que chacune des graines endommagées aurait été pleine. Or, plusieurs études montrent que les larves de certaines espèces de conophytes, dont le genre *Megastigmus*, se développent ou se nourrissent, dans des graines vides (Rappaport *et al.* 1993, Niwa et Overhulser 1992). Les efforts pour évaluer ce facteur, dans le cadre de cette étude, n'ont pas mené à l'obtention de résultats concluant car aucun cône sans dommage n'a pu être récolté.

Les conophytes engendrent des pertes de graines pleines annuellement, et ces pertes peuvent atteindre des valeurs importantes. Ceci nous amène à conclure, comme l'ont fait certains auteurs (Roques 1993, Dormont et Roques 1999, Roques *et al.* 1999) que les conophytes peuvent effectivement diminuer le potentiel de régénération de leur hôte.

5.3. Impact des conophytes sur l'émergence des semis

Plusieurs études ont montré l'impact de la prédation des graines post-dispersion sur les populations de conifères. Ainsi, il a été montré que les petits mammifères ont un impact sur la régénération de plusieurs espèces (Castro *et al.* 1999, Duchesne *et al.* 2000, Stoehr 2000, Simmonet 2001, Côté *et al.* 2003). Toutefois aucune étude n'avait évalué le lien entre la prédation des graines, par des conophytes, avant leur dispersion et la régénération.

Effectivement, si plusieurs études ont montré que les conophytes ont un impact sur la production de graines pleines (Pfister et Woolwine 1963, Scurlock *et al.* 1982, Overhulser et Tanaka 1983, Skrzypczynska 1984, Skrzypczynska 1988, Miller et Ruth 1989, Shea 1989a, Skrzypczynska *et al.* 1990), celles-ci n'avaient pas évalué les répercussions sur la régénération.

Les résultats obtenus dans la présente étude montrent une relation étroite entre la production semencière, la prédation prédispersion des graines et l'émergence des semis et il a été possible de montrer un impact de la prédation des graines sur l'émergence des semis. Cet impact sur l'émergence résulte de leur impact sur la production semencière. En diminuant de façon substantielle les graines pleines produites au niveau du cône, les conophytes diminuent également le nombre de graines pleines atteignant le sol. Les années où le taux de prédation est élevé, il est possible d'observer une diminution considérable de l'émergence des semis.

L'étude ne permet pas d'évaluer si l'impact au niveau de l'émergence des semis se répercute au niveau de la régénération. Cependant, en regard avec les connaissances actuelles sur les mécanismes de régénération des sapinières boréales, il est peu probable que dans les peuplements naturels, les conophytes à eux seuls aient un impact majeur. Il pourrait cependant en être différemment dans certaines conditions dont:

1. Le peuplement est à constituer sa banque de semis permanente;
2. Prédation importante sur plusieurs années consécutives.

5.4. De la cime...au sol...

Ce chapitre a permis de constater qu'il peut être aisé d'intégrer l'impact de la prédation des graines par les conophytes aux études sur les facteurs affectant la régénération des peuplements puisqu'il existe des similitudes entre les données obtenus grâce aux échafaudages (récolte de cônes) et les données obtenues dans les trappes à graines. Tout d'abord, la production semencière, telle que mesurée dans les trappes à graines, reflète la production de cônes dans la cime des arbres (Figure 5.1.a). Puis, les tendances observées dans les taux de prédation, à l'aide des données provenant des trappes à graines (figure 5.1b, Lib 26 - trappes) suivent également le même patron que celles obtenues par la dissection des cônes (figure 5.1b, lib26 cône). Effectivement, dans les deux cas, il est possible d'observer une diminution du taux de prédation entre 2002-03 et 2003-04 suivi d'une augmentation importante entre 2003-04 et 2004-05. Cette variation est inverse à la production semencière. Les taux de prédation observés dans les trappes sont plus faibles que ceux obtenus par la dissection des cônes (figure 5.1b). Cela peut s'expliquer par le fait que ce ne sont pas nécessairement toutes les graines qui se dispersent. La dissection des graines a effectivement permis de constater que dans les cônes fortement parasités, les graines étaient difficiles à extraire à cause de la résine qui avait été sécrétée par le cône. Il est peu probable que ces graines, souvent parasitées, puissent se disperser : elles ne sont donc pas comptabilisées dans les trappes à graines. Par contre, puisque ce sont les graines qui tombent au sol qui participent à la régénération, les taux de prédation obtenus dans les trappes sont un bon indicateurs de l'impact des conophytes sur la régénération.

Le dispositif de trappes à graines a également d'apporter quelques informations complémentaires concernant les communautés de conophytes. L'analyse des graines présentes dans les trappes permet de retrouver des larves de conophytes, particulièrement les espèces spermatophages (*Dasineura* sp. et *Megastigmus specularis*). En absence de larves, il est possible de reconnaître les dommages propres à chaque espèce. Cela permet d'évaluer les dommages de chacune des espèces et d'évaluer l'importance de chaque conophytes. Encore une fois, les données récoltées dans les trappes à graines reflètent ces obtenues par la dissection des cônes. Non seulement, *Dasineura* sp., *Earomyia aterrima* et *M. specularis*

ressortent comme les plus importants prédateurs, mais les tendances observées dans les taux de prédation de ces espèces au niveau des cônes, tout comme au niveau des trappes à graines, sont les mêmes, avec une dominance de *Dasineura* sp. en 2003-04 et de *E. aterrima* en 2004-05. Ces informations indiquent que ces conophytes semblent être présents dans l'ensemble des sapinières situées au Saguenay et au Lac-St-Jean.

Considérant l'impact que les conophytes ont sur la densité des émergents et potentiellement sur la régénération, il est donc intéressant de constater que l'utilisation de trappes à graines permet l'évaluation de ce facteur.

5.5. Perspectives

Les conophytes ont un impact parfois très important sur la production semencière et sur la densité des émergents des semis du sapin baumier. Cependant, l'étude s'est déroulée dans des peuplements matures où la banque de semis permanente semblait déjà établie. Dans ces peuplements fermés où les lits de germination adéquats sont peu nombreux, les nouveaux émergents ont peu de chance de s'établir. La prédation exercée par les conophytes affecte donc l'abondance de la banque de semis permanente. Toutefois, puisque cette banque joue un faible rôle dans la régénération des peuplements, il est impossible d'évaluer si l'impact des conophytes pourraient avoir une influence sur l'abondance de la régénération. Il serait donc intéressant d'évaluer l'impact de ces insectes dans des situations où le peuplement doit mettre en place sa banque de semis permanente pour évaluer si l'impact observé sur la densité des émergents peut affecter celle de la banque de semis et, éventuellement, l'abondance de la régénération.

D'un point de vue fondamental, des investigations supplémentaires, incluant un plus grand nombre de sites échantillonnés, dans des peuplements d'âges différents, et l'élevage des larves, seraient nécessaires pour dresser un portrait plus complet de la communauté d'insectes associée au cône de sapin baumier. Ceci permettrait également d'obtenir un portrait plus

global de la biodiversité de ces insectes et de vérifier s'il existe des variations importantes dans l'impact des conophytes selon les peuplements étudiés.

5.6. Contribution de la thèse

La communauté de conophytes associée au sapin baumier a rarement été étudiée. Il n'en demeure pas moins que ces insectes sont présents dans les peuplements et peuvent avoir un impact sur la dynamique de leur hôte. La présente étude a permis d'acquérir de nombreuses connaissances sur les conophytes du sapin baumier particulièrement sur leur écologie et sur leur impact sur la production semencière. La présente étude a permis de mettre les dates de colonisation des différentes espèces en relation avec les différentes phases de développement du cône, ce qui permet une comparaison entre différents sites d'étude. La collection de référence mise en place pour permettre l'identification des conophytes associés au sapin baumier, constitue un outil qui pourrait être utile dans des études subséquentes sur ces insectes.

L'impact de ces insectes, sur la production semencière a été évalué à l'aide de deux dispositifs différents (échafaudage et trappes à graines). Il a été possible de constater que l'impact des conophytes sur la production de graines peut être très important (jusqu'à près de 90 %) et qu'il est récurrent. L'utilisation des trappes à graines pour évaluer l'impact des conophytes sur la production semencière a été validée (figure 5.1). L'utilisation des trappes à graines ne permet pas d'acquérir toute l'information sur la communauté présente dans un peuplement. Par contre, il s'agit d'une méthode moins laborieuse et moins coûteuse que l'installation d'échafaudage pour étudier l'impact des conophytes sur la régénération. Il est possible de mettre en place des études incluant une plus grande quantité de sites, ou de couvrir de plus grandes surfaces. Puisque cette façon de procéder ne nécessite pas l'identification de chacune des espèces, il s'agit d'une expérimentation relativement simple qui ne demande pas des connaissances poussées sur les insectes. Cette méthodologie permettrait donc d'inclure facilement les conophytes dans les études sur la dynamique de régénération des peuplements.

baumier. Par contre, et c'est là un constat important, les conophytes font définitivement partie intégrante de la dynamique des sapinières boréales. Leur présence continue, parfois en très grande abondance, et leur impact sur la production semencière montrent que leur présence n'est pas accidentelle mais résulte d'une interaction étroite entre ces insectes et leur hôte. Par conséquent, ils sont un facteur à considérer dans les différentes études sur la dynamique des sapinières, particulièrement lorsque la production semencière constitue l'un des facteurs étudiés.

5.7. Références

- Castro, J., Gomez, J. M., Garcia, D., Zamora, R. et Hodar, J. A. 1999, Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*. **145**: 115-123.
- Côté, M., Ferron, J. et Gagnon, R. 2003. Impact of seed and seedling predation by small rodents on early regeneration establishment of black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*. **33** : 2362-2371.
- Dormont, L. et Roques, A. 1999. A survey of insects attacking seed cones of *Pinus cembra* in the Alps, the Pyrénées, and Massif central. *Journal of Applied Entomology*, **123**: 65-72.
- Dormont, L., Roques, A. et Trosset, L. 1996. Insect damage to cones and other mortality factors limiting natural regeneration potential of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) in the northern French Alps. *Annales des sciences forestières*. **53** : 153-158.
- Duchesne, L. C., Herr, D. G., Wetzell, S., Thompson, I. D. et Reader, R. 2000. Effect of seed predation, shade and soil organic matter on the early establishment of eastern white pine and balsam fir seedlings. *Forestry Chronicle*. **76**: 759-763.
- Fenner, M. 1991. Irregular seed crops in forest trees. *Quarterly journal of forestry*. **85**:166–172.
- Kettela, E.G. 1967. The cone and seed insects of balsam fir, *Abies balsamea* (L.). Mill. Mémoire de maîtrise. University of New Brunswick.
- Kulhavy, D.L., Schenk, J.A. et Hudson, T.J. 1976. Cone and seed insects of subalpine fir during a year of low cone production in Northern Idaho. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*. **73**: 25-28.

- Miller, G.E. et Ruth, D.S. 1989. The relative importance of cone and seed insect species on commercially important conifers in British Columbia. Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference, held in Victoria, British Columbia, Canada, on 26-30 June 1988. p. 25-34.
- Niwa, C.G. et Overhulser, D.L. 1992. Oviposition and development of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) in unfertilized Douglas-Fir seed. Journal of Economic Entomology. **85**: 2323-2328.
- Overhulser, D. L. et Tanaka, Y. T. 1983. Insect damage to Noble Fir seed and the feasibility of protecting cone crops in natural stands. Forest Science. **29**: 112-116.
- Pfister, R.D. et Woolwine, P.C. 1963. Insect damage in Grand Fir cones. U.S. Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station. Research Note INT-8.
- Rappaport, N. G., Mori, S. et Roques, A. 1993. Estimating effect of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-fir seed production: the new paradigm. Journal of Economic Entomology. **86**: 845-849.
- Roques, A. 1993. Impact of insects on natural regeneration of high altitude alpine stands. Dans T. Anfodillo et C. Urbinati (éditeurs). Ecologia delle Foreste d'Alta Quota, Università di Padova, Padova. 71-94.
- Roques, A., Markalsa, S., Roux, G., Pan, Y-Z, Sun, J-H. et Raimbault, J.-P. 1999. Impact of insects damaging seed cones of cypress, *Cupressus sempervirens*, in natural stands and plantations of southeastern Europe. Annals of Forest Science. **56**: 167-177.
- Scurlock, J. H., Mitchell, R. G. et Ching, K. K. 1982. Insects and others factors affecting noble fir seed production at two sites in Oregon. Northwest Science. **56**: 101-107.

- Shea, P. J. 1989. Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. *The Canadian Entomologist*. **121**: 699-708.
- Simmonet, F. 2001. Impact des petits rongeurs sur la régénération après feu du pin blanc (*Pinus strobus*), dans le parc national de la Mauricie. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski.
- Skrzypczynska, M. 1981. The entomofauna of the cones of fir (*Abies alba*) in Poland. *Bulletin de la Société entomologique suisse*. **54**: 291-295.
- Skrzypczynska, M. 1984. Preliminary studies on entomofauna of cones of *Abies alba* in Ojcowski and Tatrzański National Parks in Poland. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. **98**: 375-379.
- Skrzypczynska, M. 1988. Entomofauna of cones of fir (*Abies alba* Mill.) in the Tatra National Park in Poland. *Journal of Applied Entomology*. **105**: 217-222.
- Skrzypczynska, M., Koziol, M., Dembibska, F. et Wisniowski, B. 1987. Preliminary studies on the entomofauna of cones of *Abies alba* Mill. in the Roztocze National Park. *Journal of Applied Entomology*. **104**: 39-46.
- Skrzypczynska, M., Krolik, R., Piatek, H., Lukacijewski, G. et Kurzeja, M. 1990. Cone entomofauna of fir (*Abies alba* Mill.) of Beskid Sadecki Mts. in Poland in 1986-1988. *Journal of Applied Entomology*. **110**: 82-91.
- Skrzypczynska, M., Sikora, Z. et Guzek, R. 1995. Cono- and seminiphagous insects of fir *Abies alba* Mill. in the Babia Gora National Park and its surroundings in the southern Poland. *Anzeiger für Schadlingskunde*. **68**: 34-36.

Stoehr, M.U. 2000. Seed production of western larch in seed-tree systems in the southern interior of British Columbia. *Forest Ecology and Management*. **130**: 7-15.

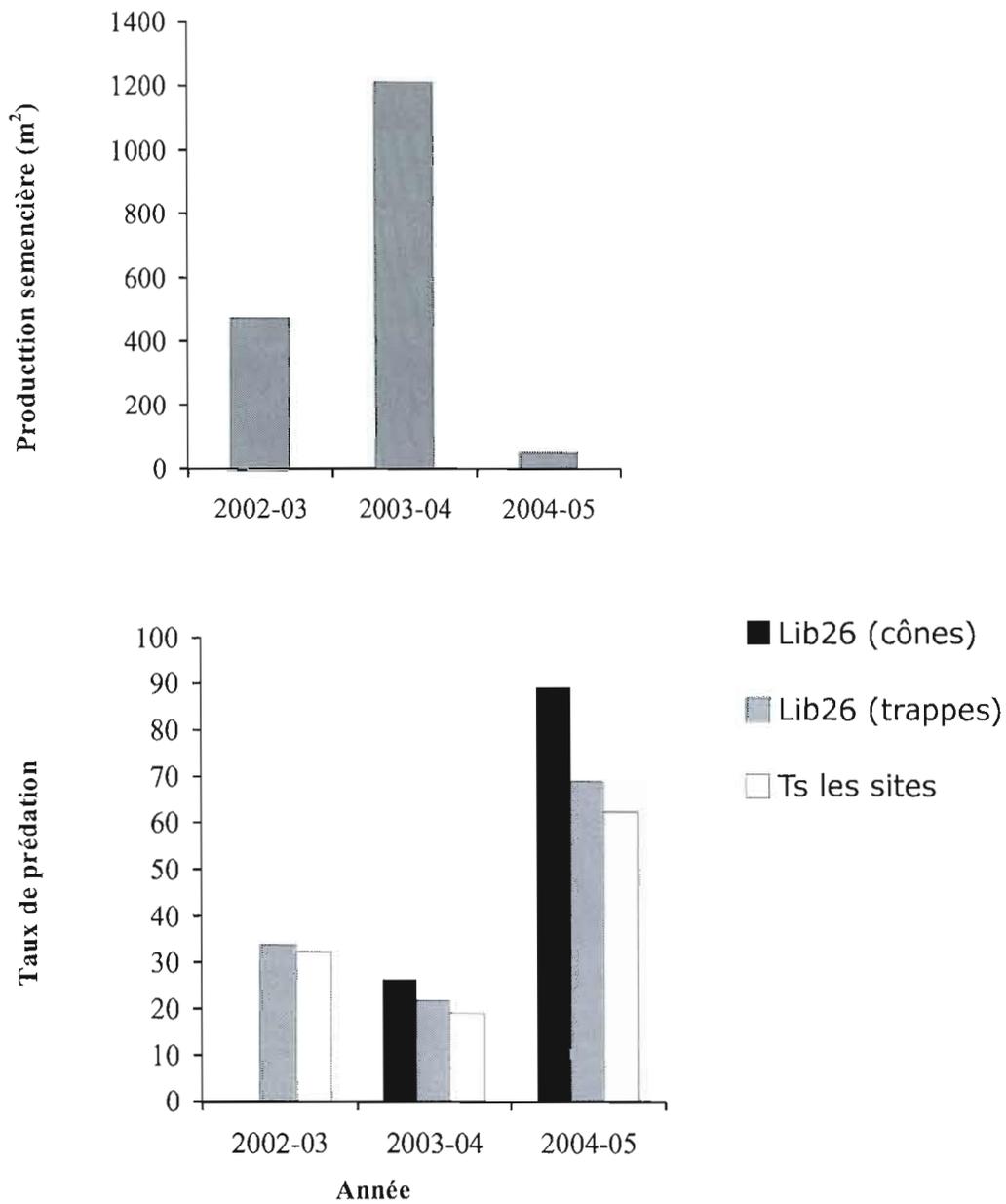


Figure 5.1. Production semencière moyenne des huit sites (a) et taux de prédation (b) obtenus grâce à la récolte des cônes au lib26 (Lib 26 (cônes)), au relevé des trappes à graines du Lib26 (Lib 26 (trappes)) et moyenne des huit sites à l'étude (Ts les sites (trappes)).

APPENDICE A

DESCRIPTION DES MORPHO-ESPÈCES

Tableau A.1. Description et identification des morpho-espèces composant la banque de référence utilisée dans le cadre de ce projet

Morpho-espèce	Description	Identification
1	Larve aplatie dorso-ventralement de couleur orangée. Présence d'une spatula sous la tête. Tête plus étroite que la spatula. La larve est retrouvée à l'intérieur des graines.	<i>Dasineura</i> sp.
2	Similaire à la morpho-espèce 1, mais plus spatula plus petite. Il s'agit du morpho de <i>Dasineura</i> sp. avec la plus petite spatula.	<i>Dasineura</i> sp.
3	Similaire à la morpho-espèce 1 mais avec une spatula plus longue. Il s'agit du morpho de <i>Dasineura</i> sp. avec la plus longue spatula.	<i>Dasineura</i> sp.
4	Chenille, quatre paires de fausses pattes, pas de « combe anale », deux soies préspiraculaires. Corps de couleur ambrée. Stade 5.	<i>Dioryctria abietivorella</i> Groote
5	Chrysalide brunâtre. Rangée d'épines à l'arrière. Femelle (trous sur les derniers segments abdominaux rapprochés)	<i>Barbara mappana</i> Freeman

Tableau A.1. Suite.

Morpho-espèce	Description	Identification
6	Chrysalide brunâtre. Rangée d'épines à l'arrière. Mâle (trous sur les derniers segments abdominaux distants)	<i>Barbara mappana</i> Freeman
7	Similaire à la morpho-espèce 4, mais un stade plus petit (stade 4).	<i>Dioryctria abietivorella</i> Groote
9	Chenille à tête noire, corps de couleur pâle, deux paires de fausses pattes (6 ^e et 10 ^e segment)	<i>Eupithecia</i> sp. (soit <i>E. mutata</i> , soit <i>E. albicapitata</i>)
10	Hyménoptère adulte, visible à l'intérieur d'une larve de <i>Dasineura</i> sp.	Hyménoptère parasite, probablement <i>Platysgater</i> sp.
12	Larve cylindrique, blanche, mandibule interne en forme de crochet, 2 forts tubercules noirâtres proéminents sur le dernier segment. La larve se déplace à l'intérieur des cônes et des graines.	<i>Earomyia aterrima</i> (Malloch)
13	Larve blanche et cylindrique, avec deux crochets mandibulaires internes. Extrémité postérieure couronnée de plusieurs mamelons. Présence de deux proéminences (tubercules) noirâtres.	<i>Strobilomyia</i> sp.
14	Similaire à la morpho-espèce 13, mais pièces buccales plus petites. Il s'agit du plus petit stade larvaire de <i>Strobilomyia</i> sp. Certaines larves ont été obtenues grâce à l'éclosion des œufs.	<i>Strobilomyia</i> sp.

Tableau A.1. Suite

Morpho-espèce	Description	Identification
15	Similaire à la morpho-espèce 13, mais pièces buccales plus longues. Il s'agit du plus long stade larvaire de <i>Strobilomyia</i> sp, observé dans cette étude.	<i>Strobilomyia</i> sp.
16	Chenille, quatre paires de fausses pattes, pas de combe anale, deux soies préspiraculaires	<i>Barbara mappana</i> Freeman
17	Larve apode et blanche, de forme cylindrique, la tête est allongée et conique. Présence de deux proéminences non pigmentées, à l'extrémité postérieure.	Possiblement <i>Hapleginella conicola</i>
18	Similaire à la morpho-espèce 9, mais capsule encéphalique plus grosse.	<i>Eupithecia</i> sp.
19	Larve généralement blanche, parfois orangée, légèrement aplatie dorso-ventralement, spatula présente sur la face ventrale, deux lobes avec des pointes sclérotisées à l'arrière et présence d'une plaque anale.	<i>Resseliella</i> sp.
21	Larve blanche, parfois teintée de jaune, apode avec mandibules externes visibles. La larve est incurvée et segmentée : retrouvée à l'intérieur des graines.	<i>Megastigmus specularis</i> Walley

Tableau A.1. Suite

Morpho-espèce	Description	Identification
24	Oeuf blanc, cylindrique, pondu dans la face interne de l'écaille des cônes, près de la graine. Des larves, identifiées à <i>Earomyia aterrima</i> (morpho-espèce 71) ont été obtenues à partir de certains œufs.	<i>Earomyia aterrima</i> (Malloch)
26	Larve apode, aplatie dorso-ventralement. Aucun signe distinctif (spatula, parties buccales, plaques annales etc...)	Inconnu
27	Oeuf ovale et blanc. La surface est réticulée. Des larves de <i>Strobilomyia</i> sp. ont été obtenues suite à l'éclosion de certaines de ces œufs.	<i>Strobilomyia</i> sp.
31	Pupe oblongue de couleur brun-rouge, avec deux projections sur le postérieur, identiques à celles observées chez les larves de <i>Earomyia aterrima</i> .	<i>Earomyia aterrima</i> (Malloch)
33	Larve apode, aplatie dorso-ventralement. Aucun signe distinctif (spatula, parties buccales, plaques annales etc...). Larve minuscule, plus petite que la morpho-espèce 26.	Inconnu
35	Larve apode, aplatie dorso-ventralement. Aucun signe distinctif (spatula, parties buccales, plaques annales etc...)	Inconnu

Tableau A.1. Suite

Morpho-espèce	Description	Identification
36	Larve aplatie, tête bien visible avec de longues antennes, présence de soies sur le corps. Pas de spatula.	<i>Lestodiplosis</i> sp.
38	Hyménoptère adulte ayant émergé d'une graine identifiée par radiographie comme hébergeant une larve de <i>Megastigmus specularis</i> . Présence d'un ovipositeur. Femelle	<i>Megastigmus specularis</i> Walley
39	Hyménoptère adulte ayant émergé d'une graine identifiée par radiographie comme hébergeant une larve de <i>Megastigmus specularis</i> . Mâle	<i>Megastigmus specularis</i> Walley
41	Similaire à la morpho-espèce 19. Spatula plus longue que la morpho-espèce 19.	<i>Resseliella</i> sp.
44	Larve apode, aplatie dorso-ventralement, et de couleur blanchâtre. La tête est étroite. Présence de deux tubercules, du côté dorsal, situés sur l'avant-dernier segment abdominal.	Inconnue
49	Pupe brunâtre. Extrémité postérieure couronnée de plusieurs mamelons, similaire au patron observé chez les larves de <i>Strobilomyia</i> sp.	<i>Strobilomyia</i> sp.
50	Similaire à la morpho-espèce 19. Spatula plus longue que la morpho-espèce 41.	<i>Resseliella</i> sp.
51	Hyménoptère parasite ayant émergé d'une graine.	<i>Platygaster</i> sp.

Tableau A.1. Suite

Morpho-espèce	Description	Identification
53	Hyménoptère sortie de graines de sapin lors de test de germination. Mâle.	<i>Pteromalis</i> sp.
54	Hyménoptère sortie de graines lors de test de germination. Identique à la morpho-espèce 53, mais présence d'un ovipositeur. Femelle.	<i>Pteromalis</i> . sp.
55	Similaire à la morpho-espèce 17. Pièces buccales plus longues que la morpho-espèce 17.	Possiblement <i>Hapleginella conicola</i> ,
62	Larve de <i>Dasineura</i> sp. parasitée.	Possiblement <i>Platygaster</i> sp.
65	Similaire à la morpho-espèce 36, mais plus petite.	<i>Lestodiplosis</i> sp.
66	Similaire à la morpho-espèce 12. La larve est plus petite que la morpho-espèce 12, mais plus grande que la morpho-espèce 71.	<i>Earomyia aterrima</i> (Malloch)
71	Similaire à la morpho-espèce 12. C'est le plus petit stade trouvé : certaines larves ont émergées des œufs (morpho 24) morpho-espèce 71.	<i>Earomyia aterrima</i> (Malloch)

Note : Certains numéros n'apparaissent pas. Après révision, plusieurs de ceux-ci pouvaient être jumelés à une autre morpho-espèce. Également, certaines morpho-espèces appartenait à des espèces qui ne sont pas reliées aux cônes.