

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

PIERRE PAQUIN

**IMPACT IMMÉDIAT DE FEUX DE FORÊT SIMULÉS SUR LES
MACROARTHROPODES ÉDAPHIQUES**

AVRIL 1994





Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

REMERCIEMENTS

Je remercie d'abord mon directeur, Daniel Coderre, pour la justesse et la qualité de son approche scientifique. Merci à Fernand Therrien et Alain Clouâtre, premiers véritables entomologistes que j'ai rencontrés. À Laurent LeSage pour son intérêt, sa collaboration et sa grande motivation. À Claude Godin pour l'excellent travail accompli. À Lucie Heppel et Catherine Pinard pour l'amélioration de la qualité du français de ce texte. À Yves Bergeron pour la disponibilité des résultats des travaux concernant la région du lac Duparquet. À Danielle Charron et France Conciatore pour les nombreux services rendus.

Merci particulier à Marie Paquin, Serge Paré, Alison Vermaat, Michel Allaire, François Lorenzetti, Suzi Coderre, Ian Cooney, Jay Boivin et Isabelle St-Germain pour leur amitié et les nombreuses sorties.

RÉSUMÉ

Un protocole expérimental mis en place au lac Duparquet a permis d'étudier l'interaction de perturbations, tels la coupe forestière et les feux de forêt, et de la dynamique forestière sur les communautés de macroarthropodes édaphiques. En effet, les rives du lac Duparquet abritent différents types forestiers dont la composition varie en fonction du temps écoulé depuis le dernier incendie forestier, ce qui correspond au concept de la chronoséquence végétale. Trois sites représentatifs de la succession végétale présente ont été retenus: une forêt de feuillus vieille de 47 ans, une forêt mixte de 144 ans et une forêt de conifères de 231 ans. Chacun de ces stades comporte aussi une station de 30m² déboisée une année auparavant. Une simulation de feux de forêt sévères dans ces trois stades de la succession végétale et dans les stations déboisées correspondantes, montre une conjugaison de l'effet attribuable à la succession végétale, au déboisement et aux feux de forêt simulés.

Une nouvelle technique d'échantillonnage et une forme d'échantillon plus appropriée aux macroarthropodes édaphiques ont permis de récolter les organismes de ces sols forestiers. On assiste à une baisse de la biodiversité des communautés avec l'enrésinement de la forêt. Il y a un gradient négatif de l'abondance totale (237-41 individus/échantillon), de la richesse totale (63-23 espèces) de la densité par m² (1790-210 individus/m²), de la diversité ($H' = 1,478-1,007$) et de l'équitabilité ($J = 0,821-0,739$) affectant davantage les saprophages que les prédateurs. Le déboisement a un impact quantitatif et qualitatif important sur les communautés, perceptible une année après la perturbation qui se combine à l'effet attribuable à la succession végétale. L'abondance diminue en moyenne de 55% et la richesse de 52% dans tous les stades de la succession végétale. La diminution de la proportion des décomposeurs au profit des prédateurs dans les stations déboisées démontre la dépendance de ce niveau trophique face aux conditions environnementales. La simulation de feux de forêt a provoqué une diminution d'abondance et de richesse de 95,5 et 92%. La localisation de l'impact à la surface du sol et la variabilité de la sévérité du brûlage ont engendré un impact inégal, ce qui a laissé des survivants aptes à la recolonisation.

La comparaison de nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs suggère une affinité inverse quant à la préférence du type forestier entre les micro et les macroarthropodes. Selon notre hypothèse, cette préférence opposée s'exprime autant sur le gradient végétal latitudinal que dans un même lieu géographique où l'on observe une succession végétale feuillus-mixte-conifères.

Dans une perspective de conservation, la biodiversité des macroarthropodes sera favorisée par le maintien des différents types de forêt (préservation des forêts âgées tout en évitant l'enrésinement total) puisqu'elles possèdent chacune des espèces propres.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	vii
 INTRODUCTION	
La forêt boréale.....	1
La région du lac Duparquet.....	5
Le rôle écologique de la pédofaune.....	8
L'impact des feux de forêt sur le sol et la pédofaune.....	10
L'impact du déboisement et de la coupe commerciale sur le sol et la pédofaune.....	13
Les grands problèmes relatifs à l'étude de la faune du sol.....	15
 CHAPITRE 1	
Technique d'échantillonnage des macroarthropodes des sols forestiers.....	28
1.1 Introduction.....	29
1.2 Description du matériel.....	30
1.3 Méthodologie.....	32
1.4 Discussion.....	35
 CHAPITRE 2	
Impact immédiat des feux de forêt simulés dans trois stades successionnels forestiers, intacts et déboisés, sur les larves édaphiques d'insectes et autres groupes d'arthropodes.....	39
2.1 Introduction.....	40
2.2 Description de l'aire d'étude.....	45
2.3 Méthodologie	
2.3.1 Dispositif expérimental.....	50
2.3.2 Expérimentation.....	52
2.3.3 Échantillonnage.....	54
2.3.4 Entreposage.....	55
2.3.5 Extraction.....	56
2.3.6 Conservation et montage.....	57
2.3.7 Identification.....	57
2.3.8 Analyses statistiques.....	59

2.4	Résultats	
2.4.1	Principales caractéristiques physiques et chimiques	
2.4.1.1	Selon la succession végétale.....	59
2.4.1.2	Effets du déboisement, une année après la coupe.....	60
2.4.1.3	Effets immédiats des feux de forêt simulés.....	62
2.4.2	Organismes	
2.4.2.1	Composition des communautés en fonction de la succession végétale.....	62
2.4.2.2	Effets du déboisement, une année après la coupe.....	69
2.4.2.3	Effets immédiats des feux de forêt simulés.....	73
2.5	Discussion.....	74
CONCLUSION.....		82
BIBLIOGRAPHIE.....		86

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Tableau II.I Épaisseur des horizons LFH, pH, humidité relative et température de surface en fonction des stations déboisées et témoins.....	61
Tableau II.II Abondance totale, richesse totale (<i>S</i>), densité par m ² , indice de diversité de Shannon-Wiener (<i>H'</i>) et équitabilité (<i>J</i>) en fonction de la succession végétale.....	65
Tableau II.III Variation des proportions des niveaux trophiques en fonction de la succession végétale.....	66
Tableau II.IV Composition des communautés en fonction de la succession végétale.....	67
Tableau II.V Répartition des principales espèces et taxons en fonction de la succession végétale.....	68
Tableau II.VI Densité par m ² et indice de diversité de Shannon-Wiener (<i>H'</i>) en fonction de la succession végétale et des stations déboisées.....	70
Tableau II.VII Diminution de l'abondance de certaines espèces dans les stations déboisées.....	71
Tableau II.VIII Variation des proportions des niveaux trophiques en fonction de la succession végétale et des stations déboisées.....	72
Tableau II.IX Familles comprenant des individus retrouvés vivants dans les parcelles brûlées et principal niveau trophique correspondant.....	73

LISTE DES FIGURES

	Page
Figure A.1 Répartition de la forêt boréale canadienne et des principales zones de transitions adjacentes.....	1
Figure A.2 Représentation graphique et situation géographique de la région du lac Duparquet.....	6
Figure 1.1 Moule à échantillonner et filet amovible.....	31
Figure 1.2 Échantillon de sol avant la séparation des couches organiques et minérales.....	34
Figure 2.1 Situation géographique des trois sites expérimentaux choisis: la forêt de feuillus (1944), la forêt mixte (1847), et la forêt de conifères (1760).....	46
Figure 2.2 Forêt de feuillus, peupleraie (<i>Populus tremuloides</i> Michx.), site de 1944.....	47
Figure 2.3 Forêt mixte, sapinière à bouleau (<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill., <i>Picea glauca</i> (Moench) Voss, <i>Betula papyrifera</i> Marsh. et quelques <i>Populus tremuloides</i> [Michx.]), site de 1847.....	48
Figure 2.4 Forêt de conifères, cédrière à sapin (<i>Thuja occidentalis</i> L. et <i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.), site de 1760.....	49
Figure 2.5 Dispositif expérimental.....	51
Figure 2.6 Feux de forêt simulés à l'aide d'une torche à asphalte.....	53
Figure 2.7 Cadre protecteur fait de panneaux d'aluminium imbricables dont la face interne est isolée à l'aide de plaques d'amiante.....	54
Figure 2.8 Variation de l'épaisseur des horizons organiques et du pH en fonction de la succession végétale.....	60
Figure 2.9 Variation de l'abondance des macroarthropodes en fonction de la succession végétale.....	64

Figure 2.10	Variation de la richesse des macroarthropodes en fonction de la succession végétale.....	64
-------------	---	----

INTRODUCTION

La forêt boréale

La forêt boréale canadienne forme la zone de végétation continue la plus vaste de l'Amérique du Nord, couvrant $2,6 \times 10^6 \text{ km}^2$, soit 30% de la superficie du Canada (Scudder, 1979). Cette ceinture transcontinentale, dominée par les conifères, est bordée par trois grandes zones de transitions: une subarctique qui s'étend au nord jusqu'à la région arctique, une à l'ouest vers les prairies et une au sud vers les forêts de feuillus du Québec méridional et du sud de l'Ontario (Rowe et Scotter, 1973; Danks et Footit, 1989) (figure A.1).

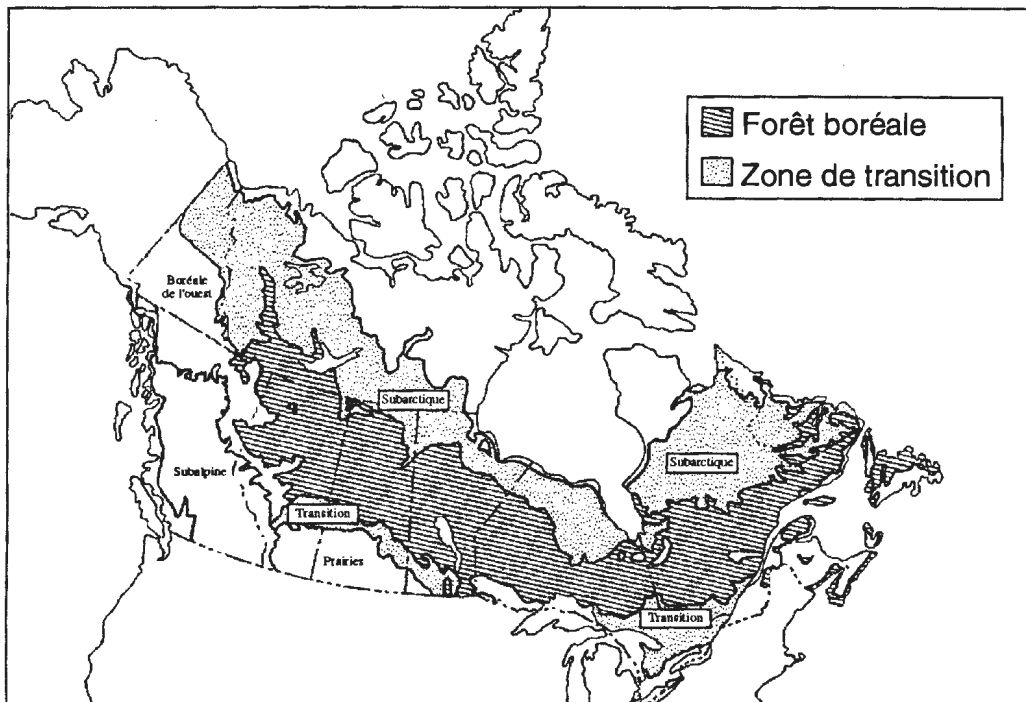


Figure A.1 Répartition de la forêt boréale canadienne et des principales zones de transitions adjacentes (d'après Danks et Footit, 1989).

La forêt boréale repose en grande partie sur le bouclier canadien, une couche rocheuse métamorphique du précambrien. Au cours des millénaires, cette zone a été érodée, recouverte de sédiments, ré-exposée, et récemment nettoyée par la dernière glaciation. Ces derniers bouleversements ont façonné le système de drainage et le paysage local, actuellement formé de plaines et de quelques caps rocheux (Danks, 1979b).

La forêt boréale québécoise possède un climat qui lui est propre. À l'automne, le gel tardif de la Baie d'Hudson provoque un effet tampon qui ralentit l'influence sévère des courants d'air arctique. Une fois en place, ils provoquent des hivers longs et froids et ce n'est qu'à la période estivale que les courants d'air chaud du Pacifique les remplacent. Les étés qui résultent de cette brève inversion de système sont courts et chauds. Le total de précipitation y est moins élevé qu'au sud de la province, bien que la neige recouvre cette région près de la moitié de l'année. Ce système climatique québécois, influencé par les plans d'eau de la Baie d'Hudson et de la Baie James, pousse les limites de la forêt boréale beaucoup plus au sud que dans l'ouest du pays (Danks, 1979b; Scudder, 1979).

L'évolution des sols boréaux dépend largement de la température, du régime hydrique et du couvert végétal présent. Dans les forêts de conifères, les particules organiques résultant de la décomposition lente des aiguilles ne se mélangent pas aux horizons inférieurs. Cette division nette des horizons organiques et minéraux caractérise le sol de la forêt boréale (Pawluck, 1985). La forêt boréale évolue sur ce sol podzolique (Danks, 1979b; Scudder, 1979; Danks et Footitt, 1989).

L'écosystème boréal paraît simple à cause du peu d'essences végétales arborescentes qui s'y retrouvent. Le plancher, subdivisé par de nombreux plans d'eau, possède une flore peu diversifiée (Rowe et Scotter, 1973; Danks et Footitt, 1989). Cependant, cet écosystème révèle une structure complexe à cause des nombreuses perturbations naturelles qui interagissent pour

façonner une véritable mosaïque forestière. Les facteurs de perturbation sont par ordre d'importance: les feux de forêt (Rowe et Scotter, 1973; Bergeron et Dubuc, 1989; Danks et Foottit, 1989; Bergeron, 1991; Dansereau et Bergeron, 1993), les épidémies d'insectes (Bergeron et Dubuc, 1989), les chablis (Bergeron et Dubuc, 1989) et les inondations (Danks et Foottit, 1989; Tardif et Bergeron, 1992).

Le feu est le facteur de perturbation naturelle qui a le plus d'influence sur la dynamique forestière boréale. Au cours des derniers siècles, la foudre a provoqué la plupart des incendies. Ce n'est que récemment qu'une plus grande proportion des feux peut être attribuable à l'activité humaine. En 1968, la foudre a tout de même causé 215 des 796 feux rapportés en zone boréale, ce qui représente 62% de la surface brûlée (Rowe et Scotter, 1973). Ces feux de couronne ou de surface sont caractérisés par une chaleur intense, un déplacement rapide et l'immensité des superficies brûlées. La sévérité de l'impact et les probabilités d'incendies dépendent de la physiographie, des dépôts de surface, de l'accumulation de matière organique et de la susceptibilité à la sécheresse (Rowe et Scotter, 1973). Les incendies forestiers détruisent la végétation, initient le processus de régénération après feu, changent les propriétés chimiques du sol et affectent les populations animales (Rowe et Scotter, 1973; Danks et Foottit, 1989; Bergeron, 1991). L'impact des feux de forêt n'est pas uniforme et les communautés animales et végétales recolonisent la mosaïque forestière en se répartissant selon leur niveau de tolérance et leurs exigences spécifiques.

Dans le sud de la forêt boréale, les espèces arborescentes colonisent les aires ouvertes par les incendies, puis la succession végétale converge vers un type forestier précis en passant par plusieurs stades, selon le concept de la chronoséquence végétale (Bergeron et Dubuc, 1989; Danks et Foottit, 1989). La composition spécifique de chaque stade est fonction des conditions au sol, et surtout, du délai écoulé depuis le dernier incendie (Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron, 1991; Dansereau et Bergeron, 1993). On retrouve

aussi ces patrons successionnels dans d'autres régions boréales (Bergeron et Dubuc, 1989). Les différents types forestiers boréaux forment une grande diversité d'habitats et de micro-habitats au sol, particulièrement dans les zones où la litière n'est pas exclusivement coniférienne.

Selon Danks (1979c), le degré de complexité d'un habitat varie en fonction des facteurs suivants:

- 1) la complexité de la topographie et des autres conditions locales.
- 2) la présence de stades de succession.
- 3) la stratification de chaque unité en micro-habitats.

En forêt boréale, la diversité de la faune et de la flore doit beaucoup aux feux. En effet, les deux premiers facteurs mentionnés ci-haut sont étroitement reliés aux incendies forestiers, principaux responsables de la complexité de l'habitat et de l'hétérogénéité des milieux créés (Rowe et Scotter, 1973; Danks et Footitt, 1989). Les animaux inféodés à la forêt boréale ont tendance à couvrir toute la surface de ce territoire donc de présenter une répartition similaire à la végétation (Scudder, 1979). C'est pourquoi Linsley (1963) parle de répartition trans-boréale pour certains Cérambycides. Cependant, cet immense habitat est stratifié en de nombreux micro-habitats répartis sur tout le territoire boréal. Ce troisième paramètre qui influence la complexité de l'habitat, explique la grande biodiversité présente chez les insectes boréaux.

Les insectes endoptérygotes (Diptères, Hyménoptères, Coléoptères, Lépidoptères, etc.) sont très répandus au Canada, tandis que les exoptérygotes (Hémiptères, Dermaptères, etc.), sont beaucoup moins présents. La présence de certains groupes comme les Diptères saprophages et les Hyménoptères parasites, est particulièrement marquée (Danks, 1979e; Yoshimoto, 1979; Danks et Footitt, 1989). On évalue que les deux tiers de la faune canadienne se retrouvent dans la forêt boréale et les régions adjacentes. Cependant près de la moitié des espèces canadiennes n'ont pas été décrites.

et l'on estime à moins de 10% les stades larvaires des insectes connus qui sont décrits (Danks, 1979d). Il n'existe pas de liste entomologique concernant la forêt boréale, en raison du peu de récoltes adéquates des insectes de cette zone. L'information sur la biologie et la composition spécifique des insectes boréaux est incomplète, éparse et difficile à rassembler. Elle est, de plus, difficilement comparable avec l'information des forêts boréales des autres parties du monde (Danks et Footitt, 1989). La faune du sol boréal diffère de la faune édaphique des forêts du sud par l'absence ou la réduction de plusieurs groupes importants d'invertébrés. Les Oribates et les larves de Diptères remplissent alors les rôles-clés dans la décomposition et dans la fertilité des sols (Danks et Footitt, 1989).

Les adaptations des insectes boréaux sont liées aux conditions nordiques. Ils sont pour la plupart univoltins à cause de la brève période d'activité: ils adoptent des périodes d'émergence courtes sans toutefois être aussi synchrones que dans la zone arctique. On qualifie la majorité des espèces boréales prédatrices et détritivores de généralistes. En fait, plusieurs de ces espèces ont probablement des exigences alimentaires très précises, mais elles demeurent inconnues. Ce manque de connaissances nous empêche de bien saisir les interactions et les inter-dépendances possibles entre les composantes de l'écosystème. Des études substantielles et coordonnées sur les forêts boréales offriront des renseignements biologiques, écologiques et entomologiques de très grand intérêt (Danks et Footitt, 1989).

La région du lac Duparquet

Le lac Duparquet est situé en Abitibi, à la limite sud de la forêt boréale dans la sapinière à bouleau blanc telle que définie par Grandtner (1966), à environ 700 km au nord-ouest de Montréal. Il couvre une superficie de 50 km² et comporte près de 170 îles (figure A.2). Les berges du lac sont

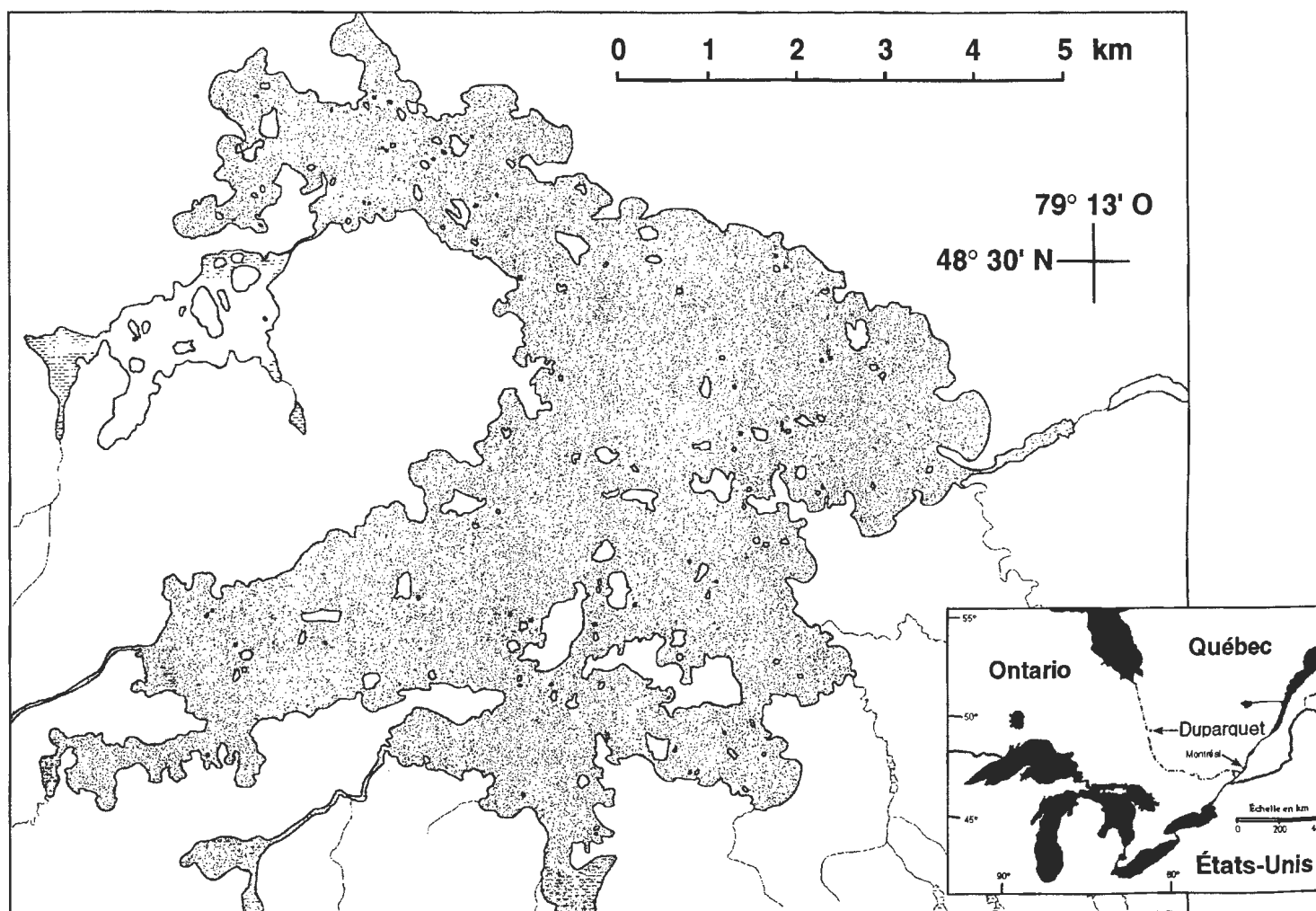


Figure A.2 Représentation graphique et situation géographique de la région du Lac Duparquet.

typiques de ce milieu où alternent les petites collines de moraines et les dépôts d'argile qui forment des luvisols gris et des podzols humo-ferriques (Rowe, 1972; Bergeron, 1991). L'émissaire du lac draine vers le nord jusqu'au lac Abitibi, puis jusqu'à la Baie James et la Baie d'Hudson (Bergeron et Brisson, 1990). Le lac Duparquet se trouve dans la ceinture d'argile située à la frontière du Québec et de l'Ontario, qui doit son nom aux dépôts lacustres abandonnés par la dernière extension post-wisconsinienne des lacs pré-glaciaires Ojibway et Barlow (Rowe, 1972; Vincent et Hardy, 1977).

Les données climatiques concernant le lac Duparquet proviennent de la station météo établie à 35 km au nord du lac, à La Sarre. La moyenne annuelle de température est de 0,6°C, et celle des précipitations de 822,7 mm. La moyenne des jours sans gel est de 64 (température de l'air au-dessus de 0°C à 1,5 mètre du sol). Toutefois, les risques de gels sont présents à l'année (Bergeron, 1991).

De nombreux travaux sur la succession végétale après feu ont été menés sur les rives du lac Duparquet et dans les régions avoisinantes. Ils soulignent le rôle prépondérant des feux de forêt dans la dynamique forestière de cette zone méridionale de la forêt boréale. Ces études ont démontré que l'effet des feux varie à l'échelle régionale et locale; toutefois, les feux intenses qui couvrent de grandes superficies ont tendance à avoir des effets homogènes. Cependant, les rivages lacustres forment des obstacles physiques à la propagation du feu, surtout lorsque les feux sont de moindre importance (Bergeron et Brisson, 1990; Bergeron, 1991; Dansereau et Bergeron, 1993). Il en résulte une mosaïque forestière composée de plusieurs stades de succession.

Sur les rives du lac Duparquet, sept stades de succession ont été identifiés dont la composition végétale dépend du type de dépôt de surface et du délai écoulé depuis le dernier incendie. Chacun de ces sept stades correspond à une date de feu précise, soit 1944, 1916, 1870, 1847, 1823, 1797

et 1760 (Bergeron et Dubuc, 1989). Sur argile, ces sept types forestiers se divisent en trois groupements. Les jeunes stades de moins de 100 ans où *Populus tremuloides* Michx. forme une forêt de feuillus pure; les stades intermédiaires de 100 à 200 ans composés d'*Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Betula papyrifera* Marsh. et de quelques *Populus tremuloides* Michx. qui forment une forêt mixte; et les plus vieux stades de 200 ans et plus, où *Thuja occidentalis* L. et *Abies balsamea* (L.) Mill. forment une forêt de conifères pure (Bergeron, 1991). Suite à un incendie forestier et à l'établissement initial des espèces arborescentes, la tolérance à l'ombre et la longévité spécifique expliquent la succession observée qui converge vers la forêt de conifères (*Thuja occidentalis* L. et *Abies balsamea* (L.) Mill.). De plus, avec le vieillissement des sites, les humus et le bois mort deviennent plus abondants, ce qui facilite la germination des espèces de fin de succession (Bergeron et Dubuc, 1989). Sur les rives du lac Duparquet, on assiste donc à une chronoséquence en fonction de l'âge du site: un gradient successional de la forêt de feuillus pure vers la forêt de conifères pure avec un stade intermédiaire mixte. Ce concept demeure cependant théorique, rien ne prouve que les sites conifériens aient obligatoirement connus une phase dominée par les feuillus.

Avec le contrôle des incendies forestiers et l'expansion de l'exploitation forestière, la coupe à blanc prend une place de plus en plus importante comme facteur de perturbation (Brown, 1983). Les patrons de régénération végétale après coupe montrent des similitudes avec la régénération après feu. Harvey et Bergeron (1989) ont observé une réduction de 92% de la régénération des conifères au profit des feuillus dans les sites de coupe.

Le rôle écologique de la pédofaune

L'importance de la pédofaune dans la décomposition, le recyclage des éléments nutritifs et la formation des sols a été l'objet de nombreuses

révisions récentes (Lohm et Persson, 1977; Petersen et Luxton, 1982; Wallwork, 1983; Seastedt, 1984; Fjellberg 1985; Pawluck, 1985; Moore *et al.*, 1988; Crossley *et al.*, 1991). di Castri (1970) mentionne que ces interactions dépendent d'une telle quantité de facteurs qu'il est difficile d'en dégager une vision globale. Seastedt (1984) soutient que cette difficulté est toujours présente malgré les progrès faits depuis les dernières décennies.

Il est toutefois possible de tracer un profil général des différents rôles de la pédofaune dans la dynamique des sols. En dépit du fait qu'elle ne fasse pas beaucoup de transformations de la matière végétale morte proprement dite (seulement 10% des transformations lui sont directement attribuable), elle initie et catalyse sa décomposition (Macfadyen, 1964; Lebrun, 1979, 1987; Berg et Pawluck, 1984; Greenslade, 1985; Pawluck, 1985; Rusek, 1985; Toutain, 1987). L'activité de la pédofaune cause le premier fractionnement de la matière végétale morte, ce qui décuple la surface disponible pour les bactéries et champignons. Elle contribue également à la propagation de ces micro-organismes et à l'inoculation de différents milieux édaphiques, d'autant plus que les bactéries et les champignons ont un pouvoir de propagation très faible. Par le broutage, elle en stimule le métabolisme et en prévient la sénescence (au sens de Lebrun, 1987). Cette activité augmente en outre la porosité et l'aération des sols, tout en contribuant à l'élaboration des structures édaphiques. Le dépôt de fèces et la remise en circulation des nutriments contenus dans les organismes du sol une fois morts, augmentent la disponibilité des éléments nutritifs limitants. Finalement, les prédateurs et les parasites édaphiques régularisent la dynamique des populations saprophages. La participation de la pédofaune aux processus de recyclage de la matière végétale morte fait augmenter le taux de décomposition de façon exponentielle (Macfadyen, 1964; Danks et Footitt, 1989). Selon Lebrun (1979, 1987), la vitesse est cinq fois plus élevée lorsque tous les maillons de la chaîne de décomposition sont présents. Par ailleurs la présence de tous ceux-ci est nécessaire au bon fonctionnement du recyclage des éléments nutritifs. Lebrun (1987) et Toutain (1987) synthétisent les connaissances sur ce sujet.

Dans la forêt boréale, la dynamique des processus de décomposition se maintient malgré l'absence ou la forte diminution de certains taxons. Les Acariens, les Collembolés et les larves d'insectes, surtout de Diptères, jouent alors un rôle équivalent pour maintenir la dynamique édaphique forestière (Danks, 1979e; Danks et Footitt, 1989). L'importance des Acariens et des Collembolés dans les processus de décomposition est connue (Christiansen, 1964; Wallwork, 1983; Seastedt, 1984). Elle l'est cependant moins pour les larves de Diptères, mais tout de même démontrée par Karpachevsky *et al.* (1968), Perel *et al.* (1971), Binns (1981), Deleporte (1981) et Ponge (1984, 1985, 1988).

La stabilité de la productivité des sols (Danks, 1979e) et le recyclage des éléments nutritifs qui régissent la productivité forestière sont directement reliés à l'activité de la pédofaune (Mermut, 1985; Toutain, 1987). Cette disponibilité influence la croissance des végétaux et par conséquent les rendements forestiers (Marshall *et al.*, 1982).

L'impact des feux sur le sol et la pédofaune

La richesse spécifique et la diversité de la forêt boréale d'Amérique du Nord est attribuable en grande partie aux feux et à ses effets marqués sur la composition végétale, les propriétés physiques et chimiques des sols et les populations animales (Rowe et Scotter, 1973).

Les feux de forêt ont plusieurs traits communs. La durée de l'impact direct du feu est variable, de quelques minutes à quelques heures mais est en général de courte durée. L'augmentation de la température à la surface est élevée (de 480 à 900°C), mais les répercussions diminuent rapidement avec la profondeur. On observe peu ou pas d'effet à 10cm de profondeur, car les horizons organiques ne sont pas de bons conducteurs (Rowe et Scotter, 1973; Armson, 1977; Wein 1983). De semblables patrons thermiques ont été

observés en laboratoire par Vannier (1978), en condition de brûlage semi-naturel sur lande par Bellido (1987), et par Lussenhop (1976) en prairie.

Cependant, le feu lui-même n'est uniforme ni dans son intensité, ni dans son étendue. La variabilité des paramètres propres à chaque écosystème et l'influence directe de ceux-ci sur le caractère extrêmement variable des feux, produit des effets non uniformes, voire même opposés (voir Rowe et Scotter, 1973; Armson, 1977; Rowe, 1983; Wein, 1983). Ces paramètres sont de natures diverses. Les plus reconnus sont, par ordre d'importance: les conditions relatives à la météorologie (nombre de jours consécutifs sans pluie, susceptibilité à la sécheresse, saison) (Rowe et Scotter, 1973; Armson, 1977; Bellido, 1987; Danks et Footitt, 1989; Bergeron, 1991; Dansereau et Bergeron, 1993), la géomorphologie (pente, dépôts de surface), la nature discontinue du territoire, le type et la qualité de la biomasse combustible (nature du peuplement végétal, arrangement et contenu en eau du combustible vivant ou mort). Cette disparité rend difficile la comparaison entre biomes de même que la généralisation à l'intérieur d'un écosystème. Un tel ensemble de facteurs confère à l'étude de l'impact du feu un caractère prédictif qualifié d'approximatif par Armson (1977).

Les études concernant l'impact du feu sur la pédofaune sont nombreuses (Rice, 1932; Heyward et Tissot, 1936; Pearse, 1943; Buffington, 1967; Huhta *et al.*, 1967, 1969; Metz et Farrier, 1973; Alghren, 1974; Jones, 1976; Lussenhop, 1976; Springet, 1976; Vannier, 1978; Bellido, 1983, 1987; Abbott, 1984) mais difficilement comparables étant donné leurs origines diverses. Il n'existe aucun point de comparaison quant à l'intensité des incendies, et la plupart des études n'ont pas de données sur la situation antérieure aux feux. Il s'ajoute des différences de délais entre l'incendie et l'échantillonnage qui peuvent varier de quelques semaines à plusieurs années après le feu. Ces études sont souvent à court terme et il en découle une difficulté d'en tirer une perspective globale. Les études portant sur les effets des feux répétés à intervalles réguliers, comme dans l'utilisation du feu

comme outil sylvicole, ne correspondent pas à une perturbation naturelle. Les conséquences des feux de forêt sur la pédofaune demeurent peu étudiées.

Les feux de forêt provoquent la perte d'une partie des horizons organiques ainsi que la destruction du couvert végétal. De ces impacts directs découlent des conséquences indirectes qui se font ressentir sur plusieurs années. Sans protection du couvert végétal, les radiations solaires frappent directement le sol et modifient le régime hydrique et thermique naturel. Le noircissement du sol et la perte du matériel isolant amplifie les variations journalières d'humidité et de température. Sans la protection naturelle des couches organiques, le sol est sujet à la compaction, au lessivage et à l'érosion par la pluie (Armson, 1977; Vannier, 1978; Wein et McLean, 1983; Trabaud, 1990). Les feux conduisent aussi à des modifications de nature chimique. Les cendres produites contiennent du Ca, Mg, K, et P (passés de formes organiques à inorganiques) directement assimilables par les plantes. On constate aussi une augmentation du pH (Rowe et Scotter, 1973; Armson, 1977; Trabaud, 1990).

Aucune étude sur la faune du sol en milieu forestier ne couvre l'impact immédiat du feu à cause du problème de la prise d'échantillons après l'incendie tout en ayant des échantillons témoins valables. Malgré le titre de sa recherche: "The immediate and long term effect of a natural forest fire [...]", Jones (1976) ne fournit aucun détail sur les délais écoulés entre la prise d'échantillon et l'incendie. La découverte par hasard de la zone incendiée laisse planer un doute sur le caractère immédiat de cette étude. Certains travaux ont cependant traité cet aspect sous d'autres conditions: Vannier (1978) en laboratoire et Bellido (1987) en conditions semi-naturelles sur landes. Ces derniers tirent des conclusions semblables: il y a un effet marqué du feu sur la faune épigée (jusqu'à 90% de mortalité) et peu ou pas d'effet sur la faune endogée. Cette mortalité varie en fonction de la chaleur dégagée par le feu qui pénètre dans le sol, qui elle-même subit d'importantes fluctuations à petite échelle (Bellido, 1987). Le feu brûle inégalement le sol et forme une

mosaïque miniature de zones touchées plus ou moins sévèrement. Tarrant (1956) n'évalue qu'à 5% la portion de sol sévèrement touchée lors d'un feu de forêt. Les parcelles perturbées plus superficiellement abritent des individus qui survivent au passage de l'incendie (Armson, 1977; Bellido, 1987; Danks et Footitt, 1989). La majorité des études concernent l'impact du feu sur les microarthropodes (Collemboles et Acariens) et ignore le reste de la pédofaune. Les résultats présentés dans les travaux ne reflètent pas les effets directs de la perturbation, mais bien les conséquences indirectes liées à celle-ci. L'exposition directe au soleil et la dessiccation du sol sont des modifications du milieu de grande importance pour la survie de la pédofaune. Les individus qui survivent au feu doivent faire face à un nouvel environnement physique, chimique et biologique.

L'impact du déboisement et de la coupe commerciale sur le sol et la pédofaune

L'exploitation forestière commerciale emploie massivement la coupe à blanc dont les conséquences écologiques sont difficiles à évaluer à très long terme (Szujecki, 1972; Huhta, 1976). Au Québec, plus particulièrement en Abitibi, la coupe forestière a débuté vers 1910. À cause de son utilisation à grande échelle depuis la décennie 1970-80 (Dansereau et Bergeron, 1993), elle est devenue le facteur de perturbation d'origine humaine le plus important.

L'utilisation de machinerie lourde pour la coupe forestière provoque une compaction du sol qui détruit la microstructure du sol, ce qui réduit la libre circulation de l'air, de l'eau et des organismes. Cependant, le degré de perturbation du sol diffère selon la technique de coupe utilisée. La méthode traditionnelle dite de coupe à blanc (clear-cutting) cause plus de perturbation au sol que celle du débardage par câble (cable-logging), puisqu'elle soulève les billes de bois au moyen de câbles plutôt que de les traîner sur le sol (Seastedt et Crossley, 1981). Bird et Chatarpaul (1986) soutiennent que l'exploitation par arbres entiers (whole-tree harvest), qui emporte les arbres en entier au

lieu de les débiter sur place, entraîne un impact au sol plus grand que la méthode de coupe à blanc traditionnelle. Contrairement à cette dernière et à la méthode de débardage par câble, la méthode d'arbres entiers ne laisse pas de déchets de coupe qui agissent à titre de réserve de nourriture et d'isolant pour la faune du sol. Le simple déboisement sans utilisation de machinerie lourde est la méthode qui cause le moins de perturbations au sol.

Cependant, indépendamment de la technique utilisée, on note deux constantes associées à la coupe. Premièrement, il y a un apport bref, mais important de matière organique végétale décomposable associée aux déchets de coupe (sauf pour la méthode d'exploitation par arbres entiers). Deuxièmement, il y a exposition directe du sol aux radiations solaires dues à la suppression du couvert végétal. La destruction du couvert végétal expose le sol à de nouvelles conditions environnementales. Les radiations solaires arrivent directement au sol et font augmenter la température en surface, ce qui induit une évaporation plus importante de l'eau. Ceci entraîne une alternance de phase dessiccation-humectation du sol qui favorise la décomposition de la matière organique et stimule les processus de minéralisation (Seastedt et Crossley, 1981; Merzouki *et al.*, 1989). On admet en général que la stimulation de la nitrification causée par la coupe à blanc favorise le lessivage. L'absence d'absorption racinaire par la végétation et la grande mobilité des nitrates facilite le drainage en profondeur. La mise à nu d'un sol suite à une coupe à blanc est suivie d'une forte réorganisation de l'azote minéral. Ces changements sont accompagnés d'une baisse de pH (Merzouki *et al.*, 1989).

Les effets de la coupe ont été étudiés par plusieurs auteurs dont Huhta *et al.* (1967), Huhta (1971, 1976), Szujewski (1972), Seastedt et Crossley (1981) et Bird et Chatarpaul (1986). La similitude des conséquences directes et indirectes de la déforestation nous permet de tirer de ces travaux une vision globale à court et moyen terme. À court terme, les impacts sont importants dans les horizons supérieurs du sol. Ceux-ci subissent un apport bref mais

important de matière organique, ce qui, combiné à l'ouverture du couvert végétal, modifie certains paramètres physico-chimiques comme la température et l'humidité. Seuls quelques taxons peuvent tirer profit de ces changements, de sorte qu'on assiste à une augmentation de l'abondance de certaines espèces, une chute de la richesse et des changements dans la dominance (Huhta, 1976; Seastedt et Crossley, 1981).

À moyen terme, les populations de tous les horizons du sol déclinent lentement avec l'épuisement de la matière organique décomposable (Huhta, 1976). Szujewski (1972) et Huhta (1971) ont étudié les conséquences de la coupe forestière en faisant des suivis de populations de prédateurs associés à la faune saprophage des sols. Ces études ont démontré ces effets sur une période de 30 ans avant le retour des populations normales de Staphylins et d'Arachnides. Elles supposent un retour aux conditions forestières initiales avec le rétablissement de la population originelle, en comportant un risque élevé de disparition de certaines espèces rares propres aux vieux milieux forestiers. Les travaux de Chandler (1987, 1991) et de Chandler et Peck (1992) démontrent que pour une forêt composée des mêmes essences arborescentes, la diversité et la richesse de certaines familles de Coléoptères sont significativement plus faibles dans les jeunes forêts que dans les vieilles forêts. Les Eucinetidae, Cucujoidea, Pselaphidae et Leiodidae sont suggérés comme organismes indicateurs de la maturité forestière.

Les grands problèmes relatifs à l'étude de la faune du sol

Cette section propose une synthèse des difficultés encourues lors de l'étude des organismes du sol. On y traite respectivement: 1) du manque de connaissances de l'écologie des sols, 2) des difficultés reliées à l'échantillonnage, 3) des biais causés par l'entreposage, 4) des problèmes d'extraction, 5) des difficultés d'ordre statistique, 6) des connaissances taxinomiques déficientes, particulièrement pour les organismes du sol, 7) du manque de spécialistes, 8) de l'apprentissage nécessaire de plusieurs

techniques de laboratoire pour la préparation des spécimens, 9) du problème de la détermination à l'espèce et de son importance, 10) des problèmes méthodologiques liés à la mise sur pied d'une collection de référence pour les organismes du sol.

1) Le manque de connaissances de l'écologie des sols

L'étude des organismes du sol est un des plus jeunes rameaux de l'écologie. La grande diversité des thèmes abordés et la divergence des approches utilisées créent d'énormes difficultés dans l'établissement d'un concept global. L'accumulation d'informations hétéroclites cause alors des problèmes considérables pour ceux qui entreprennent ce type d'étude (di Castri, 1970). De plus, une terminologie controversée et subjective occasionne de grandes difficultés sémantiques. S'ajoute la confusion quant à l'interprétation des résultats obtenus, qui s'explique par les lacunes concernant le rôle joué par les organismes dans le sol (Christiansen, 1970; di Castri, 1970; Pawluck, 1985). Aussi, les connaissances acquises sont-elles difficilement comparables d'une région à une autre et d'un continent à un autre (Schaefer et Schauermann, 1990).

2) Les difficultés reliées à l'échantillonnage

La planification de l'échantillonnage des organismes du sol doit tenir compte de plusieurs facteurs afin d'obtenir une bonne représentativité des échantillons. Parmi ceux-ci on note: 1) la taille minimum de l'échantillon qui doit être proportionnelle à la taille des organismes visés (Edwards, 1967). 2) Le nombre d'échantillons qui doit être suffisamment élevé pour réduire les effets d'une distribution contagieuse des organismes (Christiansen, 1970; di Castri, 1970). Vannier et Vidal (1965) recommandent d'augmenter le nombre de réplicats plutôt que leur taille. Toutefois, on doit éviter une somme insurmontable de travail par l'accumulation d'une trop grande quantité d'échantillons à traiter. 3) La densité des organismes qui varie en

fonction du type de milieu et de la latitude à laquelle l'échantillonnage s'effectue (Seastedt, 1984).

Les techniques d'échantillonnage ont surtout été développées en fonction des microarthropodes et ne conviennent généralement pas aux macroarthropodes. Les données de base sur la densité des groupes visés, le nombre minimum d'échantillons requis, les données brutes et la variabilité rencontrée sont limitées et éparses dans la littérature. Il est difficile de planifier l'échantillonnage de ces organismes en tenant compte de ces paramètres. Toutefois, un volume d'échantillon minimum et un nombre minimum de réplicats doivent rencontrer la représentativité de l'échantillonnage face à la communauté étudiée. L'établissement clair de la problématique biologique par des questions écologiques précises doit diriger la méthodologie avec un maximum de réalisme pour atteindre les objectifs visés.

Il n'existe donc pas de taille ou de nombre de réplicats qui conviennent à tous les groupes. En outre, il n'y a pas de standardisation des techniques d'échantillonnage (di Castri, 1970; Edwards et Fletcher, 1970). Cependant, Christiansen (1970) rapporte qu'une meilleure planification est possible en restreignant l'étude à un ensemble taxinomique et en tenant compte des données disponibles dans la littérature. Il admet toutefois que l'étude des communautés dans leur ensemble est plus susceptible de donner une meilleure vision d'ensemble.

Un bon échantillonnage doit être représentatif du milieu étudié en évitant les biais causés par des particularités non homogènes du sol, qui abritent souvent une faune qui lui est propre. Flogaïtis (1983) recommande d'éviter les souches, le bois mort et la proximité des arbres en respectant une distance minimale constante. En effet, ces particularités du sol abritent une faune caractéristique et sont des sources de contamination à exclure lors de l'échantillonnage. Les souches (Smith et Sears, 1982), le bois mort

(Teskey, 1976), les excréments d'animaux (Peck, 1991), l'urée (Behan *et al.*, 1978) et certains champignons (Pielou et Verma, 1968) sont des micro-habitats à éviter. L'échantillonnage aléatoire dans une zone exempte de biais et d'obstacles est recommandable pour l'étude des organismes du sol. Il faut faire preuve de jugement pour inclure ou exclure des caractéristiques lors de l'échantillonnage. Par exemple, le sol des cédrières est associé avec la présence de bois en décomposition (Bergeron et Dubuc, 1989), il convient donc d'inclure cette particularité dans la représentativité de ce sol.

3) Les biais causés par l'entreposage

L'entreposage et la manipulation des échantillons jusqu'à l'extraction peuvent entraîner des biais qui sont peu connus et mal documentés. Les effets de l'entreposage varient selon le type de sac employé pour contenir les échantillons. Selon Rapoport et Oros (1969), l'emploi de sacs de polyéthylène réduit les biais. Ils ne constatent pas d'effets dus à l'exposition à la lumière ou à l'obscurité lors de l'entreposage. Des délais de 28 et 29 jours à basse température (de 2 à 5°C) ne causent pas d'effets significatifs reliés à la mortalité ou à la reproduction (Edwards et Fletcher, 1970; Leinaas, 1978). Cependant, on remarque une légère maturation des organismes pour des délais supérieurs. Rapoport et Oros (1969), quant à eux, rapportent des effets variables pour des délais de 120 jours. Pour évaluer les effets de la manipulation et de l'entreposage, Leinaas (1978) considère les Collemboles et les Protoures comme indicateurs étant donné leur grande fragilité.

La durée d'entreposage est largement fonction de la vitesse à laquelle l'extraction peut s'effectuer. Celle-ci dépend d'une part du volume total de sol à traiter, et d'autre part de la technique d'extraction choisie. La récolte d'échantillons de forte taille ou d'un grand nombre d'échantillons peut entraîner des délais d'entreposage supérieurs à ceux mentionnés ci-haut.

4) Les problèmes d'extraction

L'extraction des organismes constitue une phase technique dont l'efficacité et la faisabilité dépendent de plusieurs facteurs. Le type de sol, le ou les groupes visés et la technique choisie influencent l'efficacité d'extraction. Aucune méthode ne peut être efficace pour tous les groupes et tous les stades, car des variations existent au sein d'un même groupe et en fonction des espèces. Bref, il n'y a pas de consensus sur les normes relatives à la méthodologie quant à l'extraction des organismes (Healey et Russel-Smith, 1969; di Castri, 1970; Edwards et Fletcher, 1970; Phillipson, 1970).

5) Les difficultés d'ordre statistique

Étant donné la petite taille des échantillons et la distribution contagieuse des organismes, de nombreux problèmes d'ordre statistique sont inhérents à l'étude des organismes du sol (Edwards et Fletcher, 1970; Berg et Pawluck, 1985). Il est possible de contourner ces problèmes par l'emploi de tests non paramétriques (Abrahamsen & Strand, 1970; di Castri, 1970; Phillipson, 1970) ou par la normalisation des données, comme l'ont fait d'autres auteurs (Edwards et Fletcher, 1970; Huhta, 1979). Huhta (1979), dans une étude sur les indices de similarité faite avec des communautés d'Arachnides du sol et des litières, démontre que les résultats d'analyses statistiques ne sont valables que lorsque les données sont normalisées au préalable. Cependant, la transformation des données et l'utilisation d'indices différents peut donner plus de poids aux espèces rares ou sous-estimer les espèces communes. Le choix d'un indice approprié sur des données normales doit alors mettre en évidence la perturbation des communautés des sites expérimentaux et la stabilité des communautés témoins. L'obtention de beaucoup de valeurs nulles dans les matrices d'abondance de la faune du sol cause des problèmes pour rencontrer les intervalles de confiance, même à 30% (Phillipson, 1970).

6) Déficiences des connaissances taxinomiques, particulièrement pour les organismes du sol

Les connaissances taxinomiques de base sont déficientes pour plusieurs groupes d'insectes. Au Canada, d'après des estimés récents, moins de la moitié des espèces ont été décrites au stade adulte (Danks, 1979d; Greenslade, 1985; Danks et Footitt, 1989). La situation est plus critique encore pour les stades larvaires, avec un taux de connaissance évalué à 10% (Campbell, 1979; Danks, 1979d; McAlpine, 1979). Il n'y a pas eu de progrès marqués récents, malgré le fait que cette énorme lacune soit reconnue depuis longtemps. Marshall *et al.* (1982) rapporte une citation de Lindsley (1970) qui affirme: "[...] La liste des groupes pour lesquels il n'y a pas de clés adéquates pour les espèces canadiennes, inclut la plupart des ordres et des familles". Les groupes connus au Canada ont peu à voir avec la pédofaune. Ces lacunes sont plus accentuées encore pour les stades larvaires édaphiques et les groupes dont la richesse spécifique est élevée (Acariens, Diptères, etc.) (Danks, 1979f; Behan-Pelletier, 1993). Une faible partie des 18 000+ espèces concernées ont été décrites sous forme adulte. Quoique connu, le problème de la connaissance des organismes du sol ne trouve pas de solution, faute de ressources (Marshall *et al.*, 1982; Kevan, 1985).

Certains travaux importants ont cependant été réalisés sur l'entomofaune du territoire néarctique. Citons Danks (1979) sur la faune canadienne en général, Dindal (1990) sur la faune du sol en général, Christiansen et Bellinger (1979) sur les Collemboles au niveau spécifique, McAlpine *et al.* (1981, 1987) sur les Diptères au niveau générique, Goulet et Huber (1993) sur les Hyménoptères au niveau familial, Stehr (1987a, 1991) sur les stades immatures au niveau familial de tous les insectes, le catalogue des Coléoptères de Bousquet (1991) et le catalogue des Oribates de Marshall *et al.*, (1987). Les récents travaux constituent un progrès appréciable (Behan-Pelletier, 1993) mais, à l'exception des Collemboles (Christiansen et Bellinger, 1979), le problème spécifique reste pratiquement entier. Les

connaissances biologiques de base (écologie, alimentation, répartition), sont encore déficientes pour la majorité des espèces (di Castri, 1970; McAlpine, 1979; Danks et Footitt, 1989).

7) Le manque de spécialistes

Au Canada, il y a un manque de spécialistes pour plusieurs ensembles taxinomiques. Le travail submerge ces professionnels peu nombreux, dont le nombre décroît de façon constante depuis quinze ans. Les chercheurs retraités ne sont pas remplacés; les postes sont alors simplement abolis. La pénurie provoquée par ces décisions politiques risque de s'accroître si l'attitude actuelle se maintient. De plus, le travail de détermination soumis aux chercheurs d'Agriculture Canada n'est nullement comptabilisé dans la charge de travail. Par conséquent, ce travail est peu invitant pour ces scientifiques dont les intérêts sont, la plupart du temps, dirigés vers d'autres projets de recherche. Ce manquement dans l'organisation gouvernementale, qui dirige et régit le service d'identification offert par Agriculture Canada, entraîne des délais trop grands, ce qui pose des difficultés pour résoudre rapidement les problèmes écologiques actuels exigeant une telle expertise (Sailer, 1969; di Castri, 1970; Marshall *et al.*, 1982). Le gouvernement ne détient cependant pas le monopole de la recherche taxinomique, une certaine part étant effectuée par les chercheurs universitaires, qui ne sont guère plus disponibles. Pour les organismes du sol, quatre personnes travaillent à temps plein pour les milliers d'espèces en cause (Marshall *et al.*, 1982; Behan-Pelletier, 1993). Depuis les dernières années, les budgets gouvernementaux accordés à la recherche en biologie favorisent le secteur de la biologie moléculaire et de l'entomologie à caractère économique, au détriment de la taxinomie et de la systématique en entomologie (Wiggins, 1992).

8) Les techniques nécessaires pour la préparation des spécimens

Recourir à des services professionnels ou procéder soi-même à la détermination des spécimens implique la réalisation de plusieurs étapes techniques. Chacune comporte des difficultés et la littérature ne propose pas de démarche complète. Premièrement, la conservation doit se faire sans détérioration des organismes. La souplesse des spécimens conservés est souhaitable, car elle facilite la préparation et le montage nécessaire à l'observation au stéréoscope et/ou au microscope. La maîtrise de plusieurs techniques de base est nécessaire pour la préparation des spécimens. Celles-ci varient en fonction du stade de développement, du sexe et du taxon concerné. Les plus importantes sont: 1) la dissection des stades larvaires, 2) la dissection des pièces génitales des adultes, 3) l'éclaircissement des structures à observer, 4) le montage temporaire sur lame, 5) le montage permanent sur lame 6) le montage et le rangement des structures disséquées et des spécimens. Ces techniques demandent de la dextérité manuelle, de la patience et un investissement important de temps avant de parvenir à des résultats satisfaisants. Les spécimens doivent être correctement préparés même si on a recourt aux spécialistes, sans quoi ces derniers, faute de temps et d'argent, ne fourniront qu'une détermination générale, ou refuseront simplement d'identifier. Le manque de ressources taxinomiques rend parfois la détermination de certains taxons du sol laborieuse. Les stades larvaires sont souvent qualifiés de groupes difficiles, même en Europe de l'Ouest, où les connaissances sont les plus avancées mondialement (Healey et Russell-Smith, 1969; Christiansen, 1970; di Castri, 1970; Greenslade, 1985).

9) La détermination à l'espèce: ses limites et son importance

Au Canada, la détermination au niveau générique est en pratique la seule réalisable pour les stades larvaires édaphiques forestiers puisque les connaissances taxinomiques fondamentales sont déficientes (LeSage, comm. pers.). Toutefois, en se basant sur quelques principes biologiques simples, il

est possible d'extrapoler la détermination générique au niveau spécifique. En effet, une communauté est habituellement composée d'une ou deux espèces très communes, de plusieurs espèces secondaires et d'espèces rares (Caswell, 1976; Price, 1984). Les résultats de Van der Drift (1951) ainsi que ceux d'Arpin *et al.* (1986), ont démontré que la composition spécifique des communautés édaphiques suit ce patron. L'entité biologique qui domine un habitat à un temps donné, correspond probablement à une seule espèce très commune.

Selon l'hypothèse de la compétition inter-spécifique au sens entendu par Begon *et al.*, (1986), plusieurs mécanismes sont au centre du concept de l'exclusion compétitive qui favorise une distanciation spatiale et temporelle de deux espèces co-génériques. Certaines espèces appartenant au même genre présentent une aire de distribution différente, c'est-à-dire que certaines ont de grandes affinités régionales (boréales, côtières, de l'est, etc.) tandis que d'autres sont de répartition générale. Il est ainsi possible de faire une distinction entre certaines espèces, au sein d'un même genre, simplement par leurs aires de distribution respectives. Par exemple pour les genres *Thanatus* (8 spp.), *Philodromus* (40 spp.) (Araneae: Philodromidae) et *Xysticus* (40 spp.) (Araneae: Thomisidae) (Dondale et Redner, 1978), plusieurs distinctions spécifiques sont possibles. Cependant, à l'intérieur de ces mêmes genres, on observe également des espèces de répartition générale et du chevauchement entre les aires de différentes espèces. La différence entre les aires de distribution ne suffit donc pas toujours, selon le concept d'exclusion compétitive, à différencier deux espèces.

La succession saisonnière (phénologie, succession spécifique) est un second mécanisme qui serait apparu au cours de l'évolution pour diminuer la compétition inter-spécifique entre espèces partageant les mêmes ressources (Anderson, 1982; Dennison et Hodkinson, 1984; Wilson *et al.*, 1984). Plusieurs travaux à l'espèce ont démontré une succession spécifique dans plusieurs taxons d'insectes. Citons pour les Diptères: les Chironomides

(Danks et Oliver, 1972) et les Culicides (Corbet et Danks, 1973); pour les Coléoptères: les Carabes (Williams, 1959; Bousquet et Pilon, 1977; Lecordier et Benest, 1986; Lévesque et Lévesque, 1986; Loreau, 1988), les Staphylins (Lévesque et Lévesque, 1984), les Leiodides (Lévesque et Lévesque, 1984; Chandler et Peck, 1992), les Silphides (Anderson, 1982; Wilson et al., 1984); enfin les Isopodes (Molfetas, 1982) et les Diplopodes (Geoffroy, 1981). Un chevauchement dans la période d'activité est cependant courant, de sorte que deux espèces proches peuvent être actives à la même période de l'année.

Un troisième mécanisme, selon le concept de l'exclusion compétitive, peut intervenir pour permettre un côtoiement de ces espèces, lequel se concrétise dans une fine différenciation de la sélection de la niche écologique et du micro-habitat. Les affinités spécifiques pour des paramètres comme la température, la saturation de vapeur d'eau, le pH, etc., peuvent varier d'une espèce à l'autre, comme le démontre Park (1954, tiré de Begon et Mortimer, 1986). *Tribolium confusum* et *T. castaneum* peuvent tous deux survivre dans les mêmes conditions, cependant *T. confusum* démontre des affinités pour les conditions légèrement chaudes et humides tandis que *T. castaneum* préfère les conditions plus froides et sèches. Différentes caractéristiques physiologiques et affinités existent aussi chez les Araignées quant au choix du micro-habitat (voir Norton, 1973).

La prise en considération de ces facteurs de distinction spécifique quant à la compétition inter-spécifique (les aires de distribution, la succession saisonnière, la différenciation au niveau de la sélection du micro-habitat ainsi que les différentes interactions possibles) favorise peu la présence simultanée de deux espèces co-génériques dans un même micro-habitat.

Il est donc possible de faire une distinction entre les différents morphotypes (types morphologiques) qui correspond plausiblement à l'espèce. Ce discernement est le seul possible lorsque les clés n'existent pas.

Ainsi, cette méthode de travail peut se révéler d'une grande précision si le discernement est basé sur certaines structures-clés. Le montage adéquat de ces structures (la mandibule chez les larves de Coléoptères (Lawrence, 1992), l'épigyne et le pédipalpe chez les Araignées matures (Dondale et Redner, 1978), les pièces génitales des Staphylins (Smetana, 1971; Campbell, 1973) et des autres Coléoptères) est par ailleurs à la base de tout travail taxinomique. Les structures-clés sont nombreuses et dépendent largement du taxon et du degré de précision recherché.

Les résultats de Behan (1978), dans une étude à l'espèce sur les Oribates arctiques, montrent bien la pertinence d'un travail par morphotype. Pratiquement toutes les familles présentes ne comportent qu'un seul genre et une seule espèce. Cependant Garay (1981), pour un travail sur le même groupe, a trouvé quelques genres ou plusieurs espèces sont présentes. Une considération par morphotype ne peut à elle seule viser juste à chaque fois. Elle se doit d'être couplée à la distinction possible par la niche spécifique, la succession saisonnière et l'aire de distribution pour tenter de cerner les espèces. Cette méthode par morphotype ne conduit pas à un nom d'espèce, mais l'élaboration d'un système de numérotation et de comparaison de spécimens de référence peut permettre l'évaluation de la richesse spécifique. Cette technique semble la seule pour aborder certaines questions écologiques qui demandent une précision à l'espèce, notamment pour une approche des communautés édaphiques. Cette méthode est cependant laborieuse, mal documentée, non standardisée et il est difficile d'en évaluer la marge d'erreur (di Castri, 1970; Greenslade, 1985).

Chez les végétaux, on constate souvent la présence simultanée dans un même habitat de plusieurs espèces appartenant au même genre (Bergeron comm. pers.). La capacité nulle de déplacement et les besoins alimentaires moins variés des plantes permettent probablement une plus grande cohabitation d'espèces co-génériques. L'approche mentionnée ci-haut pour les insectes ne trouve pas d'objet pour la plupart des études végétales,

puisque les connaissances fondamentales de la taxinomie végétale sont pratiquement complètes pour l'Amérique du Nord. L'hypothèse de la compétition inter-spécifique n'est pas absolue chez les insectes non plus, mais combinée à l'approche par morphotype, elle permet une quantification de la composition spécifique souvent impossible à évaluer autrement.

Le travail d'identification demande beaucoup de temps pour l'étude des communautés d'insectes. Sailer (1969) mentionne une étude sur les effets du DDT, dont le travail d'identification à lui seul a largement dépassé la somme de travail de toutes les autres étapes de la recherche. Faute de temps et d'argent, certains chercheurs ont sacrifié l'identification à l'espèce pour se contenter du niveau familial ou de l'ordre [voir Phillipson (1970), Marshall *et al.* (1982) et Greenslade (1985)]. Selon Teuben et Smidt (1992), une étude qui ne tient compte que des grands groupes ne peut rendre une vision juste de la réalité que seule une détermination à l'espèce procure. Le dilemme entre travailler avec des niveaux taxinomiques plus élevés et consacrer une partie importante du temps et/ou du budget à l'identification demeure entier. Le compromis se situe dans la mise en évidence des unités adéquates pour l'analyse des interactions de l'écosystème, en fonction des questions écologiques auxquelles on tente de répondre (Phillipson, 1970; Marshall *et al.*, 1982; Greenslade, 1985). Seulement, il est impossible de prévoir quel niveau d'identification est suffisant. Il est donc essentiel pour l'écologiste de reconnaître l'importance de l'espèce dans l'écosystème qu'il va étudier ou modifier (Sailer, 1969). À l'heure actuelle, il n'y a aucune solution pleinement satisfaisante au problème de taxinomie des animaux du sol (di Castri, 1970).

10) Les problèmes méthodologiques liés à la mise sur pied d'une collection de référence pour les organismes du sol.

Les publications traitant de la méthodologie pour le rangement et le traitement approprié des échantillons contenant une grande quantité de spécimens, sont peu nombreuses. De plus, il n'y a pas de synthèse connue

sur les techniques de base pour la mise sur pied de collections d'organismes du sol. L'emploi inévitable de différents moyens de conservation (en alcool, à sec et sur lame) complique l'intégration des spécimens dans une collection unique et les recommandations à ce sujet sont peu fréquentes (voir LeSage, 1989).

Finalement, un manque de concertation entre les chercheurs oeuvrant dans le domaine de la microbiologie et la zoologie du sol d'une part, et entre les sciences du sol et le reste de la biologie d'autre part, fait ressentir le besoin d'un réseau conceptuel complet. Cette vision d'ensemble permettrait d'augmenter le pouvoir prédictif de l'étude des organismes du sol et de faciliter la compréhension des mécanismes régissant les écosystèmes et leurs interactions (di Castri, 1970).

Les nombreuses difficultés liées à l'étude de la faune du sol, en particulier celle des macroarthropodes, posent un défi de taille. Les aspects méthodologiques, taxinomiques et écologiques associés à la démarche expérimentale demandent un investissement considérable d'énergie. Toutefois, les résultats qui découlent de telles études permettent une vision écologique globale plus complète. En forêt boréale, là où plusieurs taxons sont absents des sols forestiers, l'aspect des communautés est pratiquement inconnu. Le rôle important de la faune édaphique forestière dans le recyclage d'éléments nutritifs est sous l'influence de nombreux facteurs écologiques comme les perturbations causées par les feux de forêt et la coupe forestière. Des études plus poussées des communautés de macroarthropodes édaphiques fourniront plusieurs données de base sur la composition, le fonctionnement et le rôle de ces organismes.

CHAPITRE 1

Technique d'échantillonnage des macroarthropodes des sols forestiers.

RÉSUMÉ

La plupart des techniques d'échantillonnage de la faune du sol ont été développées en fonction des microarthropodes et ne conviennent pas aux macroarthropodes. Les auteurs proposent une méthodologie d'échantillonnage mieux adaptée aux caractéristiques des macroarthropodes. Un échantillon-type se divise en trois fractions (aérienne, épigée et endogée) et le prélèvement de chaque fraction est adaptée au comportement de la pédofaune qui la compose. Une parcelle libre de biais et d'obstacle est choisie aléatoirement, couvrant une surface de 12,5 par 25cm. Les insectes volants sont d'abord récoltés à l'aide d'un filet amovible, la litière est ensuite ramassée à la main et les couches organiques plus profondes sont finalement récoltées en bloc. Cette méthode permet d'échantillonner le sol en tenant compte de la distribution verticale des organismes. Les échantillons entreposés sous forme de blocs de sol dans des sacs de polyéthylène créent un milieu provisoire suffisamment grand et stable pour assurer la survie des organismes qui s'y trouvent jusqu'à l'extraction. Cette nouvelle méthodologie comporte des avantages sur les méthodes traditionnelles en permettant de récolter par une approche quantitative tous les organismes selon leur distribution verticale respective.

1.1 Introduction

La plupart des techniques d'échantillonnage de la faune du sol ont été développées en tenant compte de la micro-distribution, de la faible taille et de la densité élevée des microarthropodes (surtout des Collemboles et Acariens). Ces paramètres d'échantillonnage ne conviennent pas aux gros organismes comme les macroarthropodes qui, en général, sont moins nombreux. Edwards (1967) mentionne que le nombre d'organismes par unité de surface est fonction de la taille. La dimension de l'échantillon doit donc être proportionnelle à la taille des organismes, tandis que la forme doit tenter de maximiser la représentativité du sol étudié. En effet, le nombre d'échantillon et l'échantillon lui-même doivent tenter de compenser, par un volume et un nombre suffisant, la distribution contagieuse potentielle des organismes édaphiques (Christiansen, 1970).

Un bon échantillonnage doit être représentatif du milieu étudié en évitant les biais causés par des particularités non homogènes du sol, qui abritent souvent une faune qui lui est propre. Flogaïtis (1983) recommande d'éviter les souches, le bois mort et la proximité des arbres en respectant une distance minimale constante. En effet, ces particularités du sol abritent une faune caractéristique et sont des sources de contamination à exclure lors de l'échantillonnage. Les souches (Smith et Sears, 1982), le bois mort (Teskey, 1976), les excréments d'animaux (Peck, 1991), l'urée (Behan *et al.*, 1978) et certains champignons (Pielou et Verma, 1968) sont des micro-habitats à éviter. L'échantillonnage aléatoire dans une zone exempte de biais et d'obstacles est recommandable pour l'étude des organismes du sol. Il faut faire preuve de jugement pour inclure ou exclure des caractéristiques lors de l'échantillonnage. Par exemple, le sol des cédrières est associé avec la présence de bois en décomposition (Bergeron et Dubuc, 1989), il convient donc d'inclure cette particularité dans la représentativité de ce sol.

Geoffroy *et al.* (1981) mentionnent qu'on récolte rarement les Diptères et Hyménoptères adultes associés au sol, alors que ces insectes jouent un rôle dans la dynamique édaphique au stade larvaire, ou en tant que parasite. Cette observation montre que les techniques d'échantillonnage traditionnelles sont mal adaptées à la récolte d'organismes très mobiles ou volants associés au sol.

La méthode décrite ici est mieux adaptée à l'échantillonnage des macroarthropodes. Elle se veut le meilleur compromis possible compte tenu des nombreuses contraintes associées à la récolte des organismes du sol.

1.2 Description du matériel

L'équipement comprend:

- Un moule à échantillonner en aluminium d'une surface d'échantillonnage de 12,5cm par 25cm, d'une épaisseur de 6mm et de 20cm de haut (figure 1.1). Le rebord inférieur du moule est effilé pour assurer une bonne emprise dans le sol.
- Un filet en tergal, amovible, possédant une bande élastique au rebord inférieur (figure 1.1). Ce rebord élastique s'ajuste sur le pourtour supérieur du moule à échantillonner. Il est à noter que le tergal peut être remplacé par un autre tissu assez transparent pour permettre une localisation visuelle des insectes qui sont à l'intérieur. Le tergal se caractérise cependant par une très grande résistance aux accrocs et ne se dégrade pas à la lumière comme le font d'autres tissus.
- Un flacon-laveur rempli d'alcool acétique.
- Une paire de pincette souple.
- Des fioles à scintillation. Celles-ci ont l'avantage d'être fait de plastique incassable. Il faut prévoir une fiole par échantillon de sol.

- Une bouteille d'alcool acétique de rechange.
- Un couteau à longue lame.
- Une pelle carrée.
- Une surface propre, blanche et lisse de 60cm par 90cm. Une surface recouverte de mélamine est idéale.
- Des sacs de polyéthylène de 2 litres. Il faut prévoir un sac par échantillon .
- Des sacs de polyéthylène de 10 litres. Il faut prévoir un sac par échantillon.

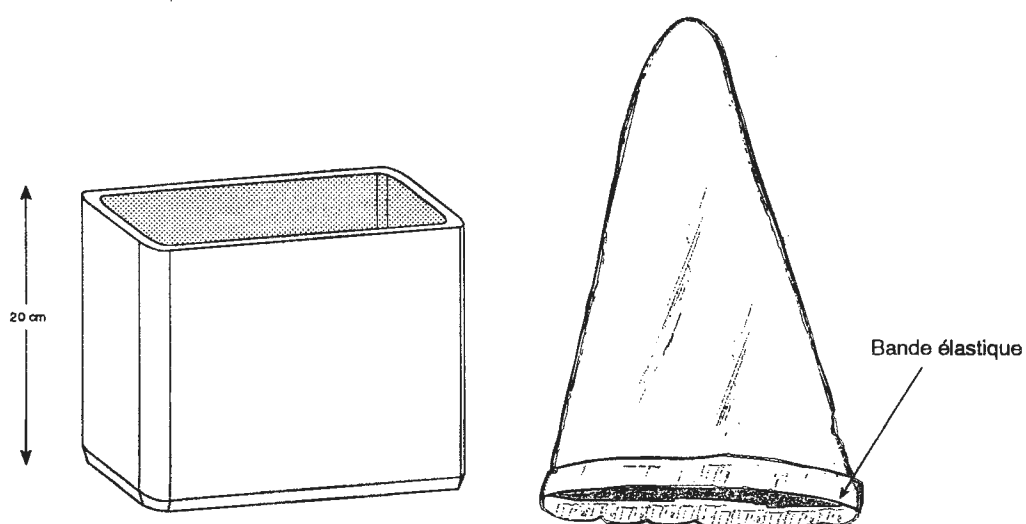


Figure 1.1 Moule à échantillonner et filet amovible.

1.3 Méthodologie

Cette méthode a été testée en forêt boréale, plus particulièrement dans une forêt de feuillus (*Populus tremuloides* Michx.), une forêt mixte (*Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea glauca* (Moench) Voss et *Betula papyrifera* Marsh.) et une forêt de conifères (*Thuja occidentalis* L. et *Abies balsamea* (L.) Mill.). Ces forêts sont situées dans le croissant d'argile de l'ouest du Québec, dans la région du lac Duparquet (48°30' Nord, 79°15' Ouest). Consulter Bergeron *et al.* (1983) pour une description plus détaillée de la végétation et des sols de la région.

Cette technique vise trois groupes d'insectes. Les insectes volants associés au sol (Diptères et Hyménoptères adultes), les insectes épigés de la litière au déplacement rapide (Staphylins larvaires et adultes, Carabes, Arachnides, etc.) et les organismes endogés plus lents se trouvant dans la fraction organique plus profonde (larves de Diptères, etc.).

La récolte des trois fractions (aérienne, épigée et endogée) qui constituent l'échantillon, s'effectue en dix étapes distinctes:

- 1 Le choix des parcelles d'échantillonnage s'effectue aléatoirement dans les zones libres de biais et d'obstacle (en fonction des caractéristiques à inclure ou à exclure), en prenant soin de ne pas marcher lourdement, car les vibrations du sol provoquent la fuite des organismes très mobiles.
- 2 Le moule à échantillonner coiffé du filet amovible est brusquement enfoncé dans le sol, de sorte que les rebords effilés du moule pénètrent la litière.
- 3 Après une attente d'une minute, les individus volants se retrouvent dans le filet. Ils sont rarement plus d'un ou deux à la fois.

- 4 Un examen attentif permet de les localiser et de les fixer au moyen du flacon-laveur rempli d'alcool acétique. Un simple jet d'alcool à travers le filet est suffisant pour les immobiliser.
- 5 Une fois les insectes immobilisés, le filet amovible est retiré avec les insectes collés à l'intérieur par le surplus d'alcool. À l'aide de la pincette souple, qui permet de manipuler les insectes fragiles sans les endommager, on transfère ces derniers dans les fioles à scintillation ce qui constitue la fraction dite aérienne de l'échantillon. Il faut remplir ensuite les fioles d'alcool acétique, en prenant soin de bien identifier l'échantillon auquel elles correspondent.
- 6 On ramasse ensuite délicatement à la main la litière, c'est-à-dire les couches superficielles de feuilles mortes, d'aiguilles ou de brindilles contenues à l'intérieur du moule. Cette litière est transférée dans des sacs de polyéthylène de 2 litres et constitue la fraction dite épigée de l'échantillon. Le léger enfoncement du moule dans le sol empêche la fuite des organismes liticoles pendant les premières étapes de l'opération.
- 7 On sectionne au couteau en suivant le pourtour du moule à échantillonner. La pelle carrée coupe facilement les racines qui gênent.
- 8 Le moule est ensuite retiré et le bloc de sol est levé de terre à l'aide de la pelle carrée, puis déposé sur la planche de mélamine.
- 9 On sépare ensuite les horizons organiques des horizons minéraux pour transférer en un bloc les couches organiques dans les sacs de polyéthylène de 10 litres. Cette fraction constitue la fraction dite endogée de l'échantillon. Dans les sols luvisoliques ou podzoliques, la séparation des couches organiques des couches minérales s'effectue sans problème (figure 1.2).
- 10 Les sacs de litière ainsi que les horizons organiques qui se présentent sous forme de blocs, sont placés en glacière sur le terrain jusqu'au retour au laboratoire. Il faut prendre soin de les placer dans leur position originale, la partie supérieure du bloc vers le haut, pour perturber le moins possible les organismes qu'ils contiennent.



Figure 1.2 Échantillon de sol avant la séparation des couches organiques et minérales.

La durée totale de toute l'opération sur le terrain est de dix minutes par échantillon. De retour au laboratoire le contenu des fioles à scintillation est transféré dans des fioles qui résistent mieux à l'évaporation de l'alcool. L'entreposage des fractions contenues dans les sacs de polyéthylène se fait dans un réfrigérateur à 4°C, jusqu'à l'extraction.

1.4 Discussion

Notre approche pour le choix des parcelles dans les zones libres de biais complète en ce sens celle de Flogaïtis (1983). L'élimination des biais associés à une contamination par des particularités non homogènes du sol assure une meilleure représentativité de l'échantillon. Cependant, le plus grand volume recueilli, comparativement aux techniques de carottage (Vannier et Vidal, 1965), entraîne une légère diminution de la flexibilité dans la localisation de la parcelle.

Comparée à la moyenne des surfaces d'un échantillon généralement utilisée dans les travaux sur la faune du sol (Vannier et Vidal, 1965), celle utilisée dans notre méthode ($312,5\text{cm}^2$) est 12,5 fois supérieure. Le carottage traditionnel (Vannier et Vidal, 1965) ne permet pas, à cause de sa petite dimension, une juste évaluation des macroarthropodes qui sont plus gros, donc moins nombreux par unité de surface (Edwards, 1967). Vannier et Vidal (1965) recommandent d'augmenter le nombre d'échantillons plutôt que la taille de l'échantillon. Il est préférable d'avoir plusieurs échantillons qu'un seul plus gros, mais la taille de ceux-ci doit rencontrer les caractéristiques physiques des organismes au centre de l'étude, ce qui n'est pas le cas par le carottage traditionnel.

La dimension de l'échantillon proposée dans notre technique se rapproche de celle employée par Flogaïtis (1983). Toutefois, la forme rectangulaire a été adoptée plutôt que la carrée utilisée par cet auteur. À surface égale, la forme rectangulaire échantillonne sur un transect plus prolongé que la forme carrée, ce qui répartit mieux l'effort d'échantillonnage et tend à diminuer le poids de la distribution contagieuse des organismes.

Notre technique a été testée dans trois types de sols forestiers. Elle peut convenir aux sols agricoles ainsi qu'à plusieurs autres types d'écosystèmes. Sa polyvalence est comparable aux techniques

d'échantillonnage traditionnelles par carottage pour l'adaptabilité aux différents types de sol.

La taille des échantillons et la méthodologie décrite permettent de recueillir tous les organismes associés au sol: volants, liticoles et ceux de couches plus profondes, macroarthropodes comme microarthropodes. Notre technique est non sélective et chaque fraction de la récolte est adaptée au comportement des organismes qui composent la section visée, ce qui ne se retrouve dans aucune autre méthode. La récolte en trois fraction permet une détermination rapide de la distribution verticale des organismes, ceci sans risque de contamination, car notre approche élimine la migration des organismes d'un horizon de sol à l'autre, puisqu'ils sont prélevés séparément. En général, le carottage traditionnel ne tient pas compte de la distribution verticale des organismes. Aucune autre méthode ne permet la récolter des insectes voiliers (Geoffroy *et al.* 1981). Avec la méthodologie proposée, il est possible de récolter quelques Diptères et Hyménoptères adultes. Quoique récoltés en moins grand nombre que par la technique des cages d'émergence terrestres (Martin, 1977), ces spécimens peuvent faciliter l'identification des stades immatures retrouvés dans le sol, donner de l'information sur la phénologie des espèces impliquées et constituer une première étape dans l'association des parasites à leurs hôtes.

Dans le cas d'une approche globale des communautés édaphiques, notre technique conduit à l'obtention d'une grande quantité de microarthropodes (Acariens et Collembolés) vu leur petite taille et les grandes densités qu'ils peuvent atteindre (Edwards, 1967). Un sous-échantillonnage de ces groupes, une fois les spécimens extraits, est alors recommandable.

L'approche quantitative de cette technique permet de relier les organismes récoltés avec une unité de surface précise, soit $312,5\text{cm}^2$ ou $1/32$ de mètre. Les organismes récoltés avec la fraction visant la faune épigée sont

les mêmes que ceux récoltés par la technique de tamisage européen telle que décrite par Smetana (1971). La technique du tamisage est qualitativement plus performante à cause du grand volume de litière qu'elle permet de traiter. L'aspect quantitatif est cependant plus précis avec une surface de sol fixe telle que proposée par notre technique.

Notre technique de récolte favorise la bonne condition des spécimens. Les organismes de la première fraction sont mis en alcool sur le terrain pour une condition parfaite. Ceux contenus dans la litière n'ont subi qu'une délicate pression lors du ramassage manuel, ce qui en assure la bonne condition. Les organismes contenus dans la troisième fraction subissent une pression minime lors du découpage du bloc de sol. La forte taille des échantillons contribue à un faible taux de perturbation des organismes. Le carottage traditionnel, à cause de la petite dimension des échantillons, exerce une pression physique qui peut endommager les spécimens fragiles.

Le grand volume des échantillons récoltés selon notre technique demande plus de temps pour l'extraction que les échantillons traditionnels qui sont plus petits. Edward et Fetcher (1970) et Leinnas (1978) ont étudié les effets de l'entreposage sur ces échantillons. Ceux-ci ont été jugés négligeables pour des délais de 28 et 29 jours. Rapoport et Oros (1969) quant à eux, rapportent des effets variables pour un délai de 120 jours. Ils ont aussi démontré que l'utilisation des sacs en polyéthylène (au lieu d'autres matériaux), minimise les biais dus à l'entreposage. Les échantillons récoltés selon notre technique (sous forme de blocs et entreposés à basse température dans des sacs de polyéthylène) permettent un entreposage équivalent et probablement prolongé dû au grand volume impliqué. Ces blocs créent un milieu provisoire suffisamment grand et stable pour assurer la survie des organismes qui s'y trouvent. La faible température (4°C) minimise l'activité des organismes; la maturation est négligeable et la reproduction de la plupart des macroarthropodes demande une phase sexuée adulte impossible à rencontrer dans de telles conditions. La faible

activité des individus et le grand volume de l'échantillon minimise le facteur de prédation lors de l'entreposage.

La technique proposée vise principalement les macroarthropodes des sols forestiers mais convient aussi à tous les organismes édaphiques. La méthodologie décrite permet de récolter les individus appartenant aux fractions aériennes, épigées et endogées du sol. Cette méthode quantitative permet aussi de considérer la distribution verticale des organismes. La méthodologie proposée est simple d'application, peu coûteuse, efficace et rapide. Elle peut se prêter à plusieurs types de travaux biologiques comme les travaux d'inventaire, d'évaluation d'impacts environnementaux, de parasitisme, de voltinisme, d'étude de micro-habitats et de distribution verticale de la faune du sol.

CHAPITRE 2

Impact immédiat de feux de forêt simulés dans trois stades de succession forestière, intacts et déboisés, sur les larves édaphiques d'insectes et autres groupes d'arthropodes

RÉSUMÉ

Des feux de forêt ont été simulés dans la région du lac Duparquet (Abitibi, Québec) dans le sud de la forêt boréale, afin d'analyser l'impact immédiat des feux sur les communautés de macroarthropodes édaphiques. Trois sites représentatifs de la succession végétale présente ont été retenus: une forêt de feuillus (peupleraie) âgée de 47 ans, une forêt mixte de 144 ans et une forêt de conifères de 231 ans. Chacun de ces sites comporte aussi une station déboisée une année avant l'expérimentation. Les résultats montrent une conjugaison de l'effet attribuable à la succession végétale, au déboisement et aux feux de forêts simulés. 1) On assiste à une baisse de la biodiversité des communautés avec l'enrésinement de la forêt. Il y a un gradient négatif de l'abondance moyenne totale (237-41 individus), de la richesse totale (63-23 espèces), de la densité par m² (1792-661 individus/m²), de la diversité ($H' = 1,478-1,007$) et de l'équitabilité ($J = 0,821-0,739$) affectant davantage les saprophages que les prédateurs. 2) Le déboisement produit un effet quantitatif et qualitatif important sur les communautés, perceptible une année après la perturbation, qui se combine à l'effet dû à la succession végétale. L'abondance diminue en moyenne de 55% et la richesse de 52%. Les prédateurs sont moins affectés que les décomposeurs par les variations édaphiques entraînées par le déboisement. 3) La simulation de feux de forêts provoque une diminution d'abondance et de richesse de 95,5 et 92% dans tous les stades de succession végétale. Des survivants ont cependant été trouvés, confirmant l'effet mosaïque du feu à petite échelle. La comparaison des résultats obtenus avec ceux d'autres auteurs suggèrent une affinité inverse quant à la préférence du type forestier entre les micro et les macroarthropodes. Dans une perspective de conservation, la biodiversité des macroarthropodes sera favorisée par la protection de tous les types forestiers puisque chaque milieu possède des espèces propres.

2.1 Introduction

La faune du sol joue un rôle majeur dans les processus de décomposition de la matière végétale morte des écosystèmes forestiers (Seastedt, 1984). Son activité provoque la fragmentation de la matière organique, accélère la propagation des micro-organismes, stimule et contrôle l'activité des colonies bactériennes et fongiques, et participe à l'élaboration de la structure des sols (Rusek, 1985; Lebrun, 1987; Toutain, 1987). La vitesse de dégradation, décuplée par la participation de la pédofaune, lui confère le qualificatif de régulatrice de la remise en circulation des nutriments contenus dans les horizons organiques (Couture et Fortin, 1983; Lebrun, 1987). Cette remise en circulation des éléments nutritifs par l'activité des organismes du sol est directement liée à la productivité forestière (Mermut, 1985; Toutain, 1987).

Les arthropodes qui interagissent avec le sol sont nombreux. Presque tous les groupes comprennent des espèces associées au sol (Behan-Pelletier, 1993). Toutes ces espèces ne sont pas impliquées dans la dynamique des sols forestiers, certaines ne font que s'y réfugier ou y passent le stade de nymphose (Hole, 1981). Cependant, plusieurs grands groupes comme les Annélides, les Acariens et les Collembolés, sont connus pour leur mode de nutrition saprophage qui influence fortement la dynamique de décomposition des sols. Malgré le progrès des connaissances sur les organismes du sol des dernières années, les lacunes taxinomiques et écologiques sont toujours majeures (Marshall *et al.*, 1982; Kevan, 1985; Behan-Pelletier, 1993).

Au Canada, c'est au niveau des stades larvaires que le taux de connaissance est le plus faible, avec moins de 10% des espèces décrites (Danks, 1979d). Les larves occupent pourtant une place importante de la faune des sols (Flogaïtis, 1983; Guinchard et Robert, 1991), particulièrement en forêt boréale, où plusieurs groupes détritivores importants des forêts du

sud sont absents (Danks, 1988; Danks et Foottit, 1989). Les problèmes liés à l'extraction et à l'identification n'expliquent qu'en partie le peu d'intérêt accordé aux stades larvaires (Healey et Russel-Smith, 1969; Phillipson, 1970). Les larves ont un potentiel exceptionnel d'organismes indicateurs puisqu'elles possèdent un régime alimentaire des plus variés et démontrent une grande sensibilité face aux modifications environnementales (Deleporte, 1981; Guinchard et Robert, 1991).

En forêt boréale, le feu est reconnu comme le principal agent de perturbation naturel (Rowe et Scotter, 1973; Danks et Foottit, 1989). Cependant, la coupe forestière est un facteur d'origine humaine qui prend de plus en plus d'importance au Québec (Brown, 1983).

De nombreux travaux sur la succession végétale après feu ont été menés dans la zone méridionale de la forêt boréale en Abitibi, au Québec. Ils soulignent le rôle prépondérant des feux de forêt dans la dynamique forestière des rives du lac Duparquet et dans les régions avoisinantes. (Bergeron et Brisson, 1990; Bergeron, 1991; Dansereau et Bergeron, 1993). Il en résulte une mosaïque forestière composée de plusieurs stades de succession végétale. Sur les rives du lac Duparquet, sept stades de succession ont été identifiés dont la composition végétale dépend du type de dépôt de surface et du délai écoulé depuis le dernier incendie. Chacun de ces sept stades correspond à une date de feu précise, soit 1944, 1916, 1870, 1847, 1823, 1797 et 1760 (Bergeron et Dubuc, 1989). Sur argile, ces sept types forestiers se divisent en trois groupements. Les jeunes stades de moins de 100 ans où *Populus tremuloides* Michx. forme une forêt de feuillus pure; les stades intermédiaires de 100 à 200 ans composés d'*Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Betula papyrifera* Marsh. et de quelques *Populus tremuloides* Michx. qui forment une forêt mixte; et les plus vieux stades de 200 ans et plus, où *Thuja occidentalis* L. et *Abies balsamea* (L.) Mill. forment une forêt de conifères pure (Bergeron, 1991). Chacun de ces stades possède aussi une végétation herbacée particulière (De Granpré *et al.*, 1993) et

l'évolution des couches organiques forme des humus forestiers caractéristiques de l'âge du site (Paré *et al.*, 1993). Sur les rives du lac Duparquet, on assiste donc à une chronoséquence en fonction de l'âge du site: un gradient successional de la forêt de feuillus pure vers la forêt de conifères pure avec un stade intermédiaire mixte. Ce concept demeure cependant théorique, rien ne prouve que les sites conifériens aient obligatoirement connus une phase dominée par les feuillus.

Pour les organismes du sol, la sélection d'un type d'habitat et la survie dépendent de plusieurs facteurs: le régime hydrique (Vannier, 1971), le pH (Paje et Massakowski, 1984), l'aération (Pawluck, 1985), le piétinement (Duffey, 1975; Geoffroy *et al.*, 1981), le dessèchement (Deleporte, 1981) et la température (Seastedt et Crossley, 1981). Les exigences spécifiques et le niveau de tolérance de ces espèces aux variations de l'environnement déterminent la composition des communautés associées au sol. Elles varient donc selon le type forestier et les perturbations encourues, comme la coupe forestière et les feux de forêt.

Les liens entre les communautés d'organismes du sol et la succession végétale n'ont pas été pleinement étudiés. Ghilarov (1964) et Couture et Fortin (1983) ont cependant démontré une étroite relation entre la pédofaune et le type de sol, lui-même lié au type forestier. Arpin *et al.*, (1986) ont prouvé que les densités de microarthropodes diffèrent selon le degré d'enrésinement forestier.

Les effets de la coupe forestière sont mieux compris que ceux de la succession végétale. Les travaux sur les communautés d'Acariens et de Collembolles par Huhta (1971), Seastedt et Crossley (1981) et Bird et Chatarpaul (1986) étudient les effets de cette perturbation. Ces répercussions sont à la fois à court terme et fortement étalées dans le temps. À court terme, l'abondance de la microfaune épigée augmente en réaction à l'apport important de matière organique décomposable. Cette

augmentation est accompagnée d'une baisse de la richesse et de la diversité des communautés, car seules quelques espèces peuvent survivre et tirer profit des changements de conditions provoquées par l'élimination du couvert forestier et l'exposition directe aux radiations solaires. À moyen terme, on assiste à un lent déclin des populations édaphiques, lié à l'épuisement graduel des ressources alimentaires. Les travaux de Szujecki (1972) et d'Huhta (1971) sur les communautés de Staphylins et d'Arachnides, démontrent que les effets de la coupe sont perceptibles sur plusieurs dizaines d'années après la perturbation et comportent un risque élevé de disparition complète de certaines espèces.

Les effets des feux de forêt sur le sol et la pédofaune sont multiples. La nature instable du feu et la grande variabilité de son intensité rendent la comparaison entre deux incendies difficile (Rowe et Scotter, 1973; Rowe, 1983; Bellido, 1987; Bonan et Shugart, 1989). C'est toutefois en forêt que les feux sont les plus intenses (Ahlgren, 1974), quoique Tarrant (1956) n'évalue qu'à 5% la surface du sol sévèrement touchée lors d'un incendie intense. La température peut atteindre jusqu'à 900°C en surface, cependant les répercussions diminuent rapidement avec la profondeur du sol, de sorte qu'elles sont pratiquement nulles à 10cm (Rowe et Scotter, 1973; Armson, 1977; Wein 1983). La sévérité des feux de forêt est souvent quantifiée en fonction du pourcentage d'horizon organique consumé. Dans les forêts boréales de l'est, Armson *et al.* (1973) rapportent des pertes d'horizons de 50%, Van Wagner (1963) de 52% et Diebold (1942) constate une épaisseur restante de pour une épaisseur moyenne des horizons organiques en forêt boréale estimée à 10cm (Armson, 1977). Aussi, la nature inégale du brûlage est connue pour les patrons en mosaïque qu'elle engendre, même à petite échelle.

Les études concernant l'impact du feu sur la pédofaune sont difficilement comparables à cause de leurs origines diverses. Il n'existe aucun point de comparaison quant à l'intensité des incendies, et la plupart des

études n'ont pas de données sur la situation antérieure aux feux. Il s'ajoute des différences de délais entre l'incendie et l'échantillonnage qui peuvent varier de quelques semaines à plusieurs années après le feu (Vannier, 1978). Ces études sont souvent à court terme et il en découle une difficulté d'en tirer une perspective globale. Les études portant sur les effets des feux répétés à intervalles réguliers, comme dans l'utilisation du feu comme outil sylvicole (Metz et Farrier, 1971; Lussenhop, 1976) ne correspondent pas à une perturbation naturelle.

Aucune étude sur la faune du sol en milieu forestier ne couvre l'impact immédiat du feu à cause du problème de la prise d'échantillons après l'incendie tout en ayant des échantillons témoins valables. Malgré le titre de sa recherche: "The immediate and long term effect of a natural forest fire [...]", Jones (1976) ne fournit aucun détail sur les délais écoulés entre la prise d'échantillon et l'incendie. La découverte par hasard de la zone incendiée laisse planer un doute sur le caractère immédiat de cette étude. Certains travaux ont cependant traité cet aspect sous d'autres conditions: Vannier (1978) en laboratoire et Bellido (1987) en conditions semi-naturelles sur landes. Ces derniers tirent des conclusions semblables: il y a un effet marqué du feu sur la faune épigée (jusqu'à 90% de mortalité) et peu ou pas d'effet sur la faune endogée. Cette mortalité varie en fonction de la chaleur dégagée par le feu qui pénètre dans le sol, qui elle-même subit d'importantes fluctuations à petite échelle (Bellido, 1987). Le feu brûle inégalement le sol et forme une mosaïque miniature de zones touchées plus ou moins sévèrement. L'intensité du feu et l'impact localisé en surface laissent des îlots plus ou moins intacts de sol, où des individus peuvent survivre au passage de l'incendie. Ces conclusions soutiennent les hypothèses d'autres auteurs qui constatent à court et moyen termes les effets en mosaïque de l'impact du feu (Jones, 1976; Armson, 1977; Abbott, 1984).

L'étude de l'impact des perturbations comme la coupe et les feux de forêt sur les organismes du sol est plus susceptible de donner une meilleure

vision telle qu'abordée par Huhta (1976), c'est-à-dire par une approche holistique de la communauté plutôt qu'une approche restreinte à un seul ensemble taxinomique (Christiansen, 1970).

L'objectif principal de cette étude concerne l'impact immédiat des feux de forêt sur les stades larvaires d'insectes du sol. L'abondance, la richesse et la diversité des communautés sont premièrement évaluées en fonction du stade successional. L'effet du déboisement sur ces organismes est ensuite évalué dans chacun de ces stades. L'impact immédiat de feux de forêt est évalué dans chacun des stades qui comporte une station déboisée et témoin.

2.2 Description de l'aire d'étude

Le lac Duparquet est situé à la limite sud de la forêt boréale (latitude: 48° 30' N; longitude: 79° 13' O) et couvre une superficie d'environ 50 km². Les dépôts argileux de la dernière extension post-wisconsinienne des lacs préglaciaires Ojibway et Barlow caractérisent les sols (Rowe, 1972; Vincent et Hardy, 1977; Bergeron, 1991). Trois des sept stades de succession forestière ont été retenus (figure 2.1); la forêt de feuillus, la forêt mixte, et la forêt de conifères, chacun étant respectivement lié aux feux de 1944, 1847 et 1760 d'où ils tirent leurs appellations communes (figures 2.2, 2.3 et 2.4). Se référer aux travaux de Bergeron *et al.* (1983) et Bergeron et Dubuc (1989) pour une description plus détaillée de la végétation. Chacun des sites choisis comporte une station coupée de 30 mètres par 30 mètres, déboisée sans machinerie lourde à l'été 1990. La période de l'année où les risques d'incendie forestier sont les plus abondants dans cette région couvre juin à août (Bergeron et Brisson, 1990).

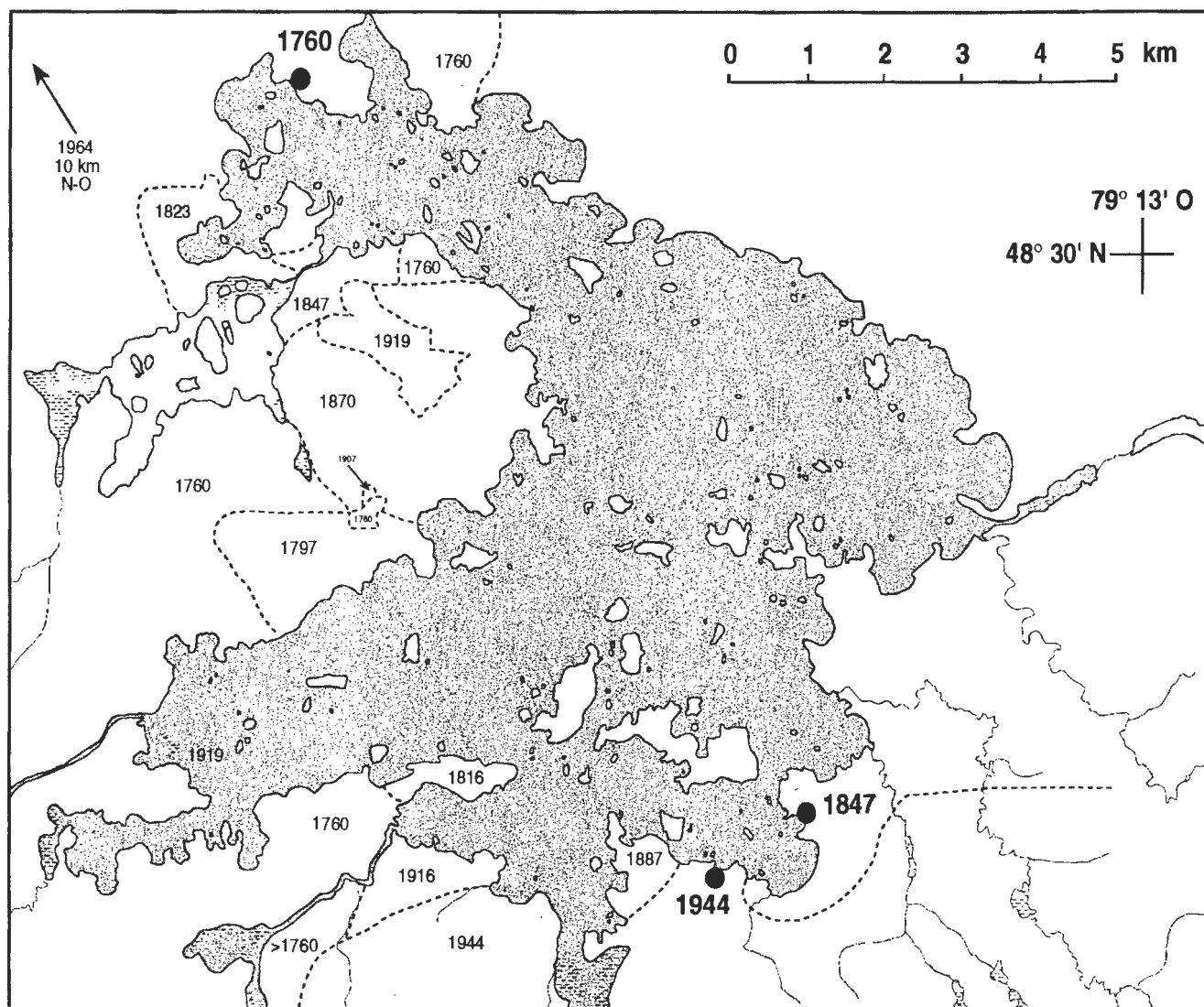


Figure 2.1 Situation géographique des trois sites expérimentaux choisis: la forêt de feuillus (1944), la forêt mixte (1847) et la forêt de conifères (1760).



Figure 2.2 Forêt de feuillus, peupleraie (*Populus tremuloides* Michx.), site de 1944.



Figure 2.3 Forêt mixte, sapinière à bouleau (*Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Betula papyrifera* Marsh. et quelques *Populus tremuloides* [Michx.]), site de 1847.



Figure 2.4 Forêt de conifères, cédrière à sapin (*Thuja occidentalis* L. et *Abies balsamea* (L.) Mill.), site de 1760.

2.3 Méthodologie

2.3.1 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental a été mis en place au mois de juillet 1991, période de l'année où les feux de forêt sont au maximum de probabilité. Comme l'illustre la figure 2.5, deux stations de 30 m² ont été déterminées dans chacun des trois stades. L'une correspondait à la superficie coupée l'été précédant et l'autre à une partie de la forêt non perturbée. Dans chacune des stations, l'emplacement de trois paires de parcelles (réplicats) a été fait aléatoirement (Scherrer, 1984) dans les zones libres de biais et d'obstacles. Cette approche assure le maximum d'homogénéité entre les parcelles d'une même station en évitant les sources de biais. Flogaïtis (1983) recommande d'éviter les souches, le bois mort et la proximité des arbres en respectant une distance minimale constante. En effet, ces particularités du sol abritent une faune caractéristique et sont des sources de contamination à exclure lors de l'échantillonnage. Les souches (Smith et Sears, 1982), le bois mort (Teskey, 1976), les excréments d'animaux (Peck, 1991), l'urée (Behan *et al.*, 1978) et certains champignons (Pielou et Verma, 1968) sont des micro-habitats à éviter. L'échantillonnage aléatoire dans une zone exempte de biais et d'obstacles est recommandable pour l'étude des organismes du sol. Il faut faire preuve de jugement pour inclure ou exclure des caractéristiques lors de l'échantillonnage. Par exemple, le sol des cédrières est associé avec la présence de bois en décomposition (Bergeron et Dubuc, 1989), il convient donc d'inclure cette particularité dans la représentativité de ce sol.

La superficie couverte par chaque parcelle est d'un mètre carré. Une parcelle de chaque paire a été brûlée, devenant la parcelle expérimentale, tandis que la deuxième a servi de témoin. Cet arrangement expérimental est de type split-split-plot sans réplication au sens entendu par Petersen (1985). L'effet de proximité a pour objet de favoriser la similitude des conditions édaphiques avant l'expérimentation. Il est important de mentionner qu'une

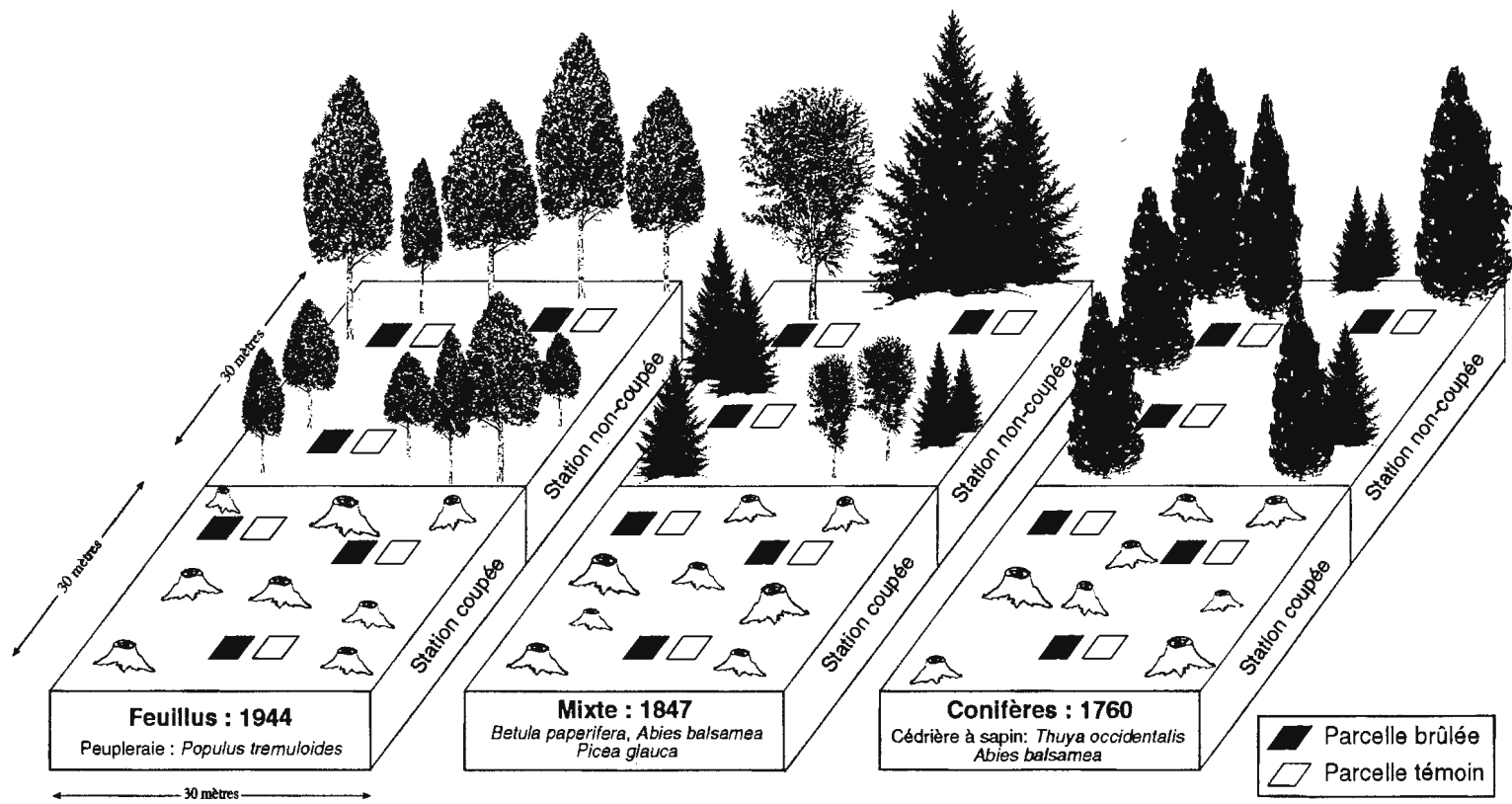


Figure 2.5 Dispositif expérimental

distance d'au moins 5 mètres séparait les deux parcelles afin d'éviter à la parcelle témoin certains biais, comme la chaleur intense et le piétinement, qui découlent de l'expérimentation proprement dite.

2.3.2 Expérimentation

L'expérimentation (simulation de feux de forêt) et l'échantillonnage ont eu lieu du 17 au 19 juillet 1991. Les conditions météorologiques étaient stables depuis trois jours avec des journées chaudes et ensoleillées.

La simulation de feux de forêt a été réalisée à l'aide d'une torche à asphalte Bismar 611018-T400 (400 000 B.T.U.) alimentée au gaz propane (figure 2.6). Pour des raisons d'ordre sécuritaire, la surface de la parcelle expérimentale a été circonscrite à l'aide d'un cadre en aluminium isolé de plaques d'amiante (figure 2.7). Ce dispositif métallique démontable était relativement facile à transporter d'une parcelle à l'autre, même après avoir été chauffé.

Cette simulation visait un impact le plus similaire possible à celui observé lors de feux de forêt naturels. Selon la littérature, on évalue la sévérité des incendies à partir de l'épaisseur de l'horizon organique brûlé. La simulation était basée sur ce paramètre en se référant visuellement à trois clous de 20cm enfoncés dans le sol jusqu'à la tête. Les trois premiers centimètres du sol ont été brûlés ce qui correspond au 50% de destruction des feux de forêt sévères. La chaleur atteinte lors de la simulation est au moins de 660°C (point de fusion de l'alliage métallique utilisé pour le cadre protecteur) et le temps moyen alloué au brûlage était de 30 minutes par parcelle. La durée de l'expérimentation de même que la température atteinte situent la simulation dans les intervalles observés en conditions non simulées, lors de feux de forêt intenses (Diebold, 1942; Van Wagner, 1963; Armson *et al.* 1973; Rowe et Scotter, 1973; Armson, 1977; Wein 1983). La température atteinte sous la couche organique a aussi été notée pendant la simulation.



Figure 2.6 Feux de forêt simulés à l'aide d'une torche à asphalte.

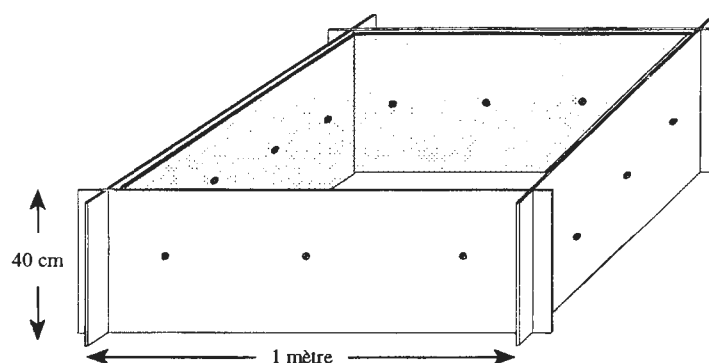


Figure 2.7 Cadre protecteur fait de panneaux d'aluminium imbricables dont la face interne est isolée à l'aide de plaques d'amiante.

2.3.3 Échantillonnage

La prise d'échantillons s'est déroulée une heure après la fin du brûlage. Chaque échantillon, d'une superficie de 12,5cm par 25cm, comprend toutes les épaisseurs organiques comprises à l'intérieur de cette surface.

Le choix des parcelles d'échantillonnage s'est effectué de façon aléatoire dans les zones libres de biais en prenant soin de ne pas marcher lourdement, car les vibrations du sol provoquent la fuite des organismes très mobiles. Le moule à échantillonner, un cadre d'aluminium de 12,5cm par 25cm, aux rebords inférieurs tranchant, est coiffé d'un filet amovible et enfoncé dans le sol. Après une minute d'attente, les individus volants se retrouvent dans le filet. Un examen attentif permet de les localiser, de les fixer au moyen d'un flacon-laveur rempli d'alcool acétique et de les transférer immédiatement dans des fioles prévues à cet effet. Une fois la récolte des insectes volants complétée, on retire le filet pour procéder à la récolte de la

litière. L'enfoncement léger du moule lors de la capture des insectes volants empêche la fuite des organismes liticoles. On ramasse ensuite délicatement les couches superficielles de feuilles mortes, d'aiguilles ou de brindilles contenues à l'intérieur du moule. Cette litière est placée dans des sacs de polyéthylène, puis en glacière. Ensuite, on sectionne au couteau le pourtour du moule à échantillonner qui sert de guide. Le moule est ensuite retiré et le bloc de sol est levé de terre à l'aide d'une pelle carrée. Les horizons organiques provenant des parcelles brûlées et témoins sont séparés du matériel minéral de type argileux que l'on retrouve sur tous les sites étudiés. Les blocs organiques de sol obtenus sont placés en entier dans des sacs de polyéthylène puis dans une glacière, la partie supérieure du bloc vers le haut pour perturber le moins possible les organismes qu'ils contiennent. L'épaisseur des couches organiques (L F H) de chaque échantillon était notée, de même que la température de surface. Une carotte de sol était récoltée pour les mesures de pH et d'humidité relative.

2.3.4 Entreposage

De retour au laboratoire, les échantillons provisoirement placés dans la glacière (la litière et les blocs de sol) sont transférés au réfrigérateur à 4°C jusqu'à l'extraction. Les délais d'entreposage ont varié d'un mois pour les échantillons brûlés, à douze pour les témoins. L'entreposage n'a jamais été étudié sur une période aussi prolongée. Toutefois, Rapoport et Oros (1969) rapportent que l'utilisation de sacs de polyéthylène réduit les biais dus à l'entreposage. Leinass (1978), quant à lui, suggère les Protoures et les Collembolles comme organismes indicateurs de l'effet d'entreposage à cause de leur grande fragilité. Les Protoures et les Collembolles retrouvés vivants et en parfaite condition après douze mois dans les échantillons, récoltés et entreposés selon la méthodologie décrite ci-haut, laissent entrevoir des effets négligeables de l'entreposage sur de tels blocs de sol.

2.3.5 Extraction

La méthode d'extraction par tri manuel a été choisie parce qu'elle permet le discernement des individus vivants des individus morts. Cette distinction est une nécessité pour évaluer l'impact du feu. Le tri manuel a été souvent critiqué pour son manque de fiabilité, mais a aussi été employé avec succès dans plusieurs études demandant une très grande précision. Les travaux de Ponge (1984, 1985, 1988) en sont d'excellents exemples, alors que la distinction allait jusqu'à la détermination de l'origine des fèces de microarthropodes. La précision de cette méthode d'extraction est directement proportionnelle au soin apporté, ce qui peut, selon le cas, lui conférer une marge d'erreur plus ou moins grande. La fiabilité des autres méthodes d'extraction (Tullgren, Berlese et flottation) est testée par le tri manuel d'un petit volume résiduel ce qui confirme la grande précision de cette technique (voir Bird et Chatarpaul, 1986). De plus, l'emploi des autres méthodes d'extraction (Tullgren, Berlese et flottation) demande un tri manuel final pour l'obtention des spécimens. Dans notre étude, la taille des organismes visés est avantageusement comparable aux microarthropodes (Collemboles et Acariens) et le grand soin apporté garantit la fiabilité des résultats. Guinchard et Robert (1991) ont utilisé cette méthode avec succès pour les larves d'insectes. Le tri manuel est cependant très coûteux en termes de temps.

Les échantillons sont traités un à un, c'est-à-dire que l'extraction d'un échantillon est achevée avant d'en entreprendre un second. L'échantillon est d'abord déchiqueté très soigneusement à la main, sur une surface propre, blanche et lisse. Les organismes décelés à cette étape sont immédiatement mis dans l'alcool. L'échantillon est ensuite remis au réfrigérateur pour diminuer l'activité et la prédation possible des organismes qu'il contient. Le tri manuel dit "à sec" est alors effectué par petites quantités, environ une dizaine de grammes à la fois. Le fractionnement minutieux de toutes les particules (brindilles, agrégats, fèces, etc.) est effectué sous microscope

binoculaire à l'aide d'un scalpel et d'un pic. Un stéréoscope M8 de Wild (grossissement de 12 X) est utilisé, ainsi qu'un vase de Pétri quadrillé à fond blanc ou bleu. Le tri manuel permet également de déloger les organismes à tendances cryptiques de leur refuge (Bird et Chatarpaul, 1986). De plus, l'aspect luisant de plusieurs stades larvaires contribue à un repérage relativement aisé parmi les particules organiques de sol.

2.3.6 Conservation et montage

La conservation des organismes a été faite dans l'alcool éthylique à 70%, jusqu'au montage. L'identification des spécimens à des niveaux élevés requiert souvent des techniques de montage particulières. Les pièces génitales des adultes et les pièces buccales des stades larvaires doivent être montées entre lame et lamelle pour observation sous microscope. Les principales techniques utilisées sont celles utilisant le baume du Canada pour le montage permanent et l'acide lactique comme milieu de montage temporaire (voir Smetana, 1971; Martin, 1977; LeSage, 1984; Steyskal *et al.*, 1986 et Stehr, 1987b).

2.3.7 Identification

La détermination à l'espèce est essentielle à la juste évaluation de la richesse et de la diversité. Selon Teuben et Smidt (1992), les évaluations environnementales qui ne considèrent que les grands groupes risquent de ne pas déceler d'effets alors que la réalité peut-être toute autre. Cependant, des connaissances taxinomiques souvent insuffisantes permettent rarement d'identifier à l'espèce les spécimens de la faune du sol et les stades larvaires. Au Canada, la détermination au niveau générique est en pratique la seule réalisable pour les stades larvaires des sols forestiers puisque les connaissances taxinomiques fondamentales sont déficientes (LeSage, comm. pers.). Une approche par morphotype (types morphologiques) est, par conséquent, la seule possible lorsque les clés n'existent pas. Par ailleurs, ce type de travail peut se révéler d'une grande précision si le discernement est

basé sur les structures-clés des organismes. Le montage adéquat de certaines structures (la mandibule chez les larves de Coléoptères (Lawrence, 1992), l'épigyne et le pédipalpe chez les Araignées matures (Dondale et Redner, 1978), les pièces génitales des Staphylins (Smetana, 1971; Campbell, 1973) et des autres Coléoptères) est par ailleurs à la base de tout travail taxinomique. Les structures-clés sont nombreuses et dépendent largement du taxon et du degré de précision recherché.

Il est donc possible de faire une distinction entre les différents morphotypes (types morphologiques) qui correspond plausiblement à l'unité générique. De plus, en se basant sur quelques principes biologiques simples, il est possible d'extrapoler la détermination générique au niveau spécifique. En effet, une communauté est habituellement composée d'une ou deux espèces très communes, de plusieurs espèces secondaires et d'espèces rares (Caswell, 1976; Price, 1984). Van der Drift (1951) et Arpin *et al.* (1986) ont démontré que la composition spécifique des communautés édaphiques suit ce patron. L'entité biologique qui domine un habitat à un temps donné correspond probablement à une seule espèce très commune.

De plus, selon l'hypothèse de la compétition inter-spécifique au sens entendu par Begon *et al.*, (1986), plusieurs mécanismes sont au centre du concept de l'exclusion compétitive qui favorise une distanciation spatiale et temporelle de deux espèces co-génériques. La différence dans les aires de distribution respectives (voir quelques exemples dans Dondale et Redner, 1978), la succession saisonnière (Anderson, 1982; Dennison et Hodkinson, 1984; Wilson *et al.*, 1984), et la spécificité des niches écologiques des espèces [Park (1954) tiré de Begon et Mortimer (1986)] sont des mécanismes favorisant peu la présence simultanée de deux espèces co-génériques dans un même micro-habitat. Le concept de la compétition inter-spécifique est cependant théorique. Mais combiné à une approche par morphotype, elle permet une distinction spécifique sommaire. Cette méthode ne conduit pas à un nom d'espèce, mais l'élaboration d'un système de numérotation et de

comparaison de spécimens de références peut permettre l'évaluation de la richesse d'un micro-habitat. Cette technique semble la seule pour aborder certaines questions écologiques qui demandent une précision à l'espèce. Il est toutefois difficile d'évaluer la marge d'erreur d'une telle approche.

2.3.8 Analyses statistiques

Les analyses statistiques utilisées sont des analyses de variance (ANOVA) à un critère de classification, suivies du test Post-Hoc LSD Fisher's Protected pour les caractéristiques physiques et chimiques. L'analyse de variance (ANOVA) à un et deux critères de classification suivie du test Post-Hoc LSD Fisher's Protected et le test *U* de Mann-Whitney ont été employés pour la partie concernant les organismes. Ces analyses ont été réalisées avec les logiciels SuperAnova et Statview and Graphics sur Macintosh.

2.4 Résultats

2.4.1 Principales caractéristiques physiques et chimiques

2.4.1.1 Selon la succession végétale

En situation forestière non perturbée, l'épaisseur des horizons organiques augmente avec l'âge de la forêt (ANOVA: $F=22,475$, $dl=2$, $p=0,0001$), tandis que le pH du sol diminue (ANOVA: $F=19,158$, $dl=2$, $p=0,0001$) avec l'enrésinement des sites (figure 2.8). L'humidité relative ne diffère pas d'un site à l'autre mais fluctue significativement en fonction du temps (ANOVA: $F=0,192$, $dl=2$, $p=0,8271$). Toutefois, les valeurs obtenues pour le site de 1847 sont plus variables et suivent moins bien la direction des fluctuations obtenues pour les deux autres sites. La température ne diffère pas d'un site à l'autre, aussi bien à la surface du sol (ANOVA: $F=0,086$, $dl=2$, $p=0,9184$), qu'à l'interface des horizons organiques et minéraux (ANOVA: $F=0,277$, $dl=1$, $p=0,6035$).

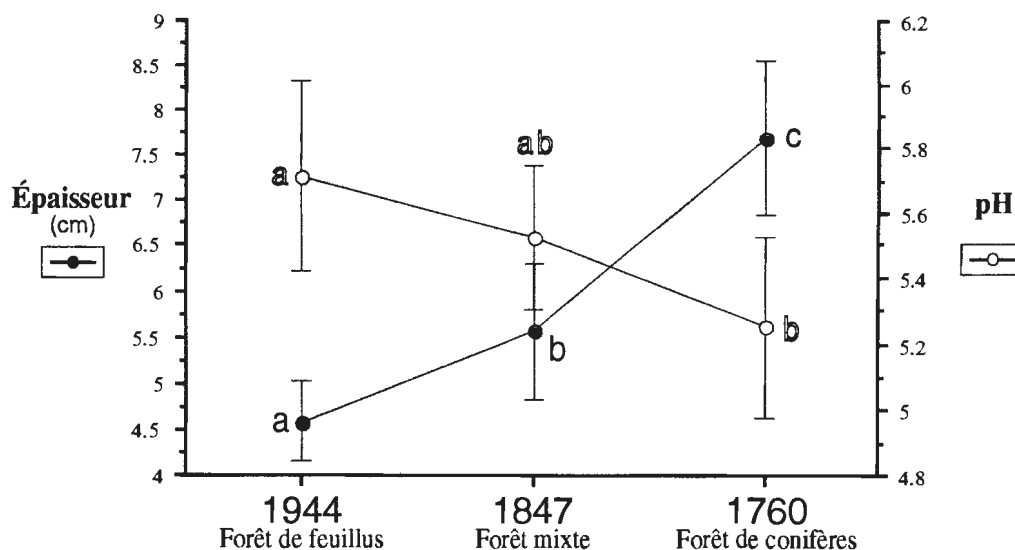


Figure 2.8 Variation de l'épaisseur des horizons organiques et du pH en fonction de la succession végétale. Intervalles de confiance à 95%. Les valeurs assignées à des lettres différentes sont significativement différentes.

2.4.1.2 Effets du déboisement, une année après la coupe

Malgré l'apport important de matière végétale morte sous forme de micro-débris occasionné par la coupe forestière effectuée une année auparavant, l'épaisseur des horizons organiques ne diffère pas entre les stations déboisées et témoins pour les sites de 1944 (ANOVA: $F=0,26$ $dl=1$, $p=0,8723$) et de 1847 (ANOVA: $F=0,28$, $dl=1$, $p=0,8681$). Cependant, l'épaisseur de l'horizon organique de la station déboisée de 1760 est significativement plus faible que dans la station témoin (ANOVA: $F=14,435$, $dl=1$, $p=0,0005$). Des valeurs de pH plus faibles sont retrouvées dans les stations déboisées pour 1944 (ANOVA: $F=7,184$, $dl=1$, $p=0,0164$) et pour 1760 (ANOVA: $F=54,326$, $dl=1$, $p=0,0001$), tandis que cette différence est non

significative dans le site de 1847, dont la valeur moyenne présente la plus forte variabilité (ANOVA: $F=2,839$, $dl=1$, $p=0,1114$). Des pourcentages d'humidité deux fois plus élevés (ANOVA: $F=106,00$, $dl=1$, $p=0,0001$) et une température à la surface du sol de trois degrés de plus en moyenne, même par temps nuageux, (ANOVA: $F=136,48$, $dl=1$, $p=0,0001$) caractérisent aussi les stations déboisées (tableau II.D).

Tableau II.I Épaisseur des horizons LFH, pH, humidité relative et température de surface en fonction des stations déboisées et témoins.

		Stations témoins	Stations déboisées	Valeur de P associée
		$\bar{X}$	$\bar{X}$	
Épaisseur LFH (cm)	1944	$2,01 \pm 0,71$	$2,05 \pm 0,54$	N.S.
	1847	$2,16 \pm 0,64$	$2,13 \pm 0,57$	N.S.
	1760	$3,01 \pm 0,74$	$2,25 \pm 0,55$	0,0005
pH	1944	$5,71 \pm 0,38$	$5,24 \pm 0,37$	0,0164
	1847	$5,52 \pm 0,29$	$5,19 \pm 0,52$	N.S.
	1760	$5,25 \pm 0,36$	$4,31 \pm 0,14$	0,0001
Humidité relative (%)	N.S. entre stades	$21,77 \pm 4,52$	$42,87 \pm 5,48$	0,0001
Température de surface (°C)	N.S. entre stades	$15,47 \pm 0,72$	$18,75 \pm 0,84$	0,0001

2.4.1.3 Effets immédiats des feux de forêt simulés

Le brûlage effectué dans les stations déboisées et non déboisées des trois stades de succession a provoqué la perte des trois premiers centimètres des horizons organiques. La température a atteint 660°C à la surface de la parcelle brûlée, point de fusion de l'alliage utilisé pour le cadre protecteur. La température atteinte à l'interface minéral-organique a été significativement plus élevée (ANOVA: $F=61,187$, $dl=1$, $p=0,0268$) dans les parcelles brûlées (moyenne: $22,6 \pm 3,8$) que dans les parcelles non brûlées (moyenne: $19,6 \pm 2,4$).

2.4.2 Organismes

Les organismes étudiés sont les macroarthropodes qui appartiennent aux Coléoptères, Diptères, Diplopodes, Hémiptères, Homoptères, Hyménoptères, Pseudoscorpions et Thysanoptères adultes, ainsi que leurs stades larvaires. Les microarthropodes (Acariens, Collembolles, Protoures) et les Araignées (Arachnides) ont été volontairement exclus. L'analyse des résultats sur les organismes ne révèle pas d'effet significatif dû à la migration journalière diurne des organismes, même si l'expérimentation et l'échantillonnage s'échelonnent sur plusieurs heures d'une même journée.

2.4.2.1 Composition des communautés en fonction de la succession végétale

On constate une diminution de l'abondance moyenne (ANOVA: $F=15,211$, $dl=2$, $p=0,0045$) (figure 2.9) et de la richesse moyenne (ANOVA: $F=9,031$, $dl=2$, $p=0,0155$) (figure 2.10) des communautés dans le sens du gradient feuillus-mixte-conifères. L'abondance totale et la richesse totale des trois stades forestiers illustrent la même diminution (tableau II.II). La densité par m^2 , l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H') et l'équitabilité (J) diminuent aussi avec le degré d'enrésinement forestier (tableau II.II).

Les décomposeurs occupent une plus grande proportion dans les trois stades de succession, quoiqu'elle diminue au profit des prédateurs dans les sites où les conifères sont présents (tableau II.III).

Les Diptères larvaires et les Coléoptères larvaires et adultes dominent les communautés des trois stades. Ces deux ordres constituent de 68 à 76% des organismes recueillis dans les trois stades. Les Diptères larvaires forment le groupe le plus important du site feuillu (1944) et du site mixte (1847), et le second en importance pour le site coniférien (1760). Le pourcentage occupé par ces organismes diminue avec l'âge du site et passe respectivement de 52,2% à 36,4%, puis à 12,5%. L'abondance moyenne par m² suit la même diminution avec respectivement 1003, 299 et 32 individus, en moyenne, par m² (tableau II.IV). Les Coléoptères adultes et larvaires occupent la seconde place en importance, sauf dans le site coniférien où ils forment l'ordre le plus important. L'abondance moyenne par m² est semblable dans les sites feuillus et mixtes avec respectivement 310 et 341 individus par m². Cependant, la proportion occupée par les Coléoptères augmente avec l'âge de la forêt: elle passe de 16,7% à 41,5% de la forêt feuillue à la forêt mixte, puis à 55% pour la forêt de conifères (tableau II.IV).

Les Hyménoptères Formicides (*Stenamma* sp.) comptent pour 13,3% des organismes de la forêt de feuillus. Les autres organismes retrouvés forment 17,8%, 22,7% et 29,3% de la totalité des organismes recueillis, quoique leur abondance moyenne par m² diminue avec l'âge de la forêt (tableau II.IV).

Quelques espèces ubiquistes sont présentes dans tous les stades de succession (*Cantharis* sp. 1, *Microbisium brunneum* (Hagen), Polydesmidae sp. 1, Dolichopodidae sp. 1) tandis que d'autres sont plus restreintes dans leur distribution (*Gymnometrioctemus* sp., *Bryophaenocladus* sp., Sciaridae sp. 1, Sciaridae sp. 2). Certaines familles sont présentes dans plus d'un type forestier (Élatérides, Chironomides et Tipulides), cependant la composition spécifique change en fonction du stade de succession (tableau II.V).

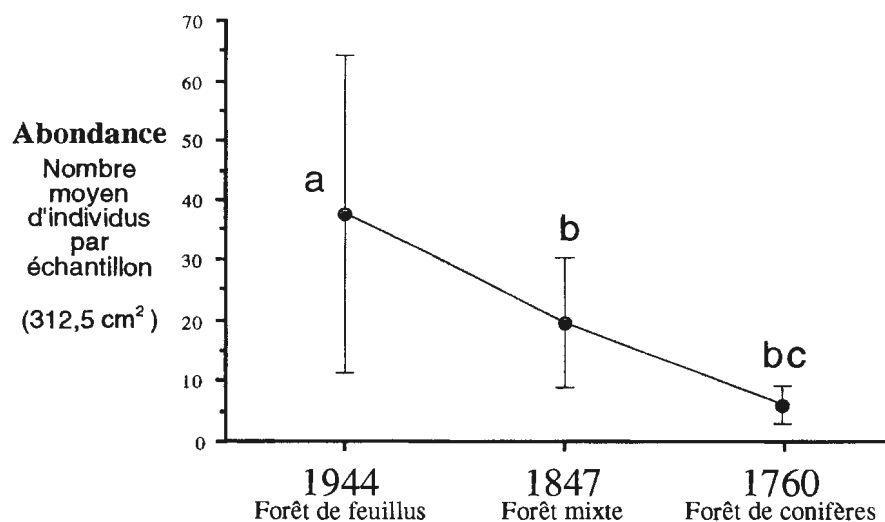


Figure 2.9 Variation de l'abondance des macroarthropodes en fonction de la succession végétale. Intervalles de confiance à 95%. Les valeurs assignées à des lettres différentes sont significativement différentes.

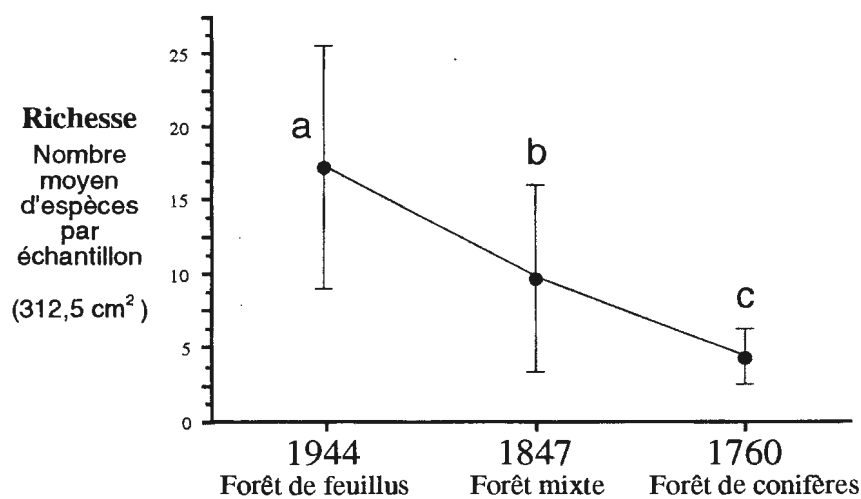


Figure 2.10 Variation de la richesse des macroarthropodes en fonction de la succession végétale. Intervalles de confiance à 95%. Les valeurs assignées à des lettres différentes sont significativement différentes.

Tableau II.II Abondance totale, richesse totale (S), densité par m^2 , indice de diversité de Shannon-Wiener (H') et équitabilité (J) en fonction de la succession végétale.

	Abondance totale	Richesse totale	Densité	Indice de diversité	Équitabilité
	(Nombre d'individus total)	(Nombre d'espèces total)	(Nb./m ²)	(Shannon)	(Équitabilité)
	A	S	D	$H'^{(1)}$	$J^{(2)}$
1944					
Forêt de feuillus	237	63	1792	1,478	0,821
1847					
Forêt mixte	116	37	779	1,269	0,809
1760					
Forêt de conifères	41	23	661	1,007	0,739

(1) Calculé d'après la formule
$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log_{10} P_i$$

(2) Calculé d'après la formule
$$J = \frac{H}{\log_{10} S}$$

Tableau II.III Variation des proportions des niveaux trophiques en fonction de la succession végétale.

		Décomposeurs	Prédateurs	Parasites
1944	(Pourcentage)	74%	23%	3%
Forêt de feuillus	(Nombre d'individus total moyen)	(110)	(34)	(5)
1847	(Pourcentage)	58%	42%	0%
Forêt mixte	(Nombre d'individus total moyen)	(41)	(30)	(0)
1760	(Pourcentage)	58%	42%	0%
Forêt de conifères	(Nombre d'individus total moyen)	(11)	(8)	(0)

Tableau II.IV Composition des communautés en fonction de la succession végétale.

Ordre	1944 Forêt de feuillus		1847 Forêt mixte		1760 Forêt de conifères	
	Pourcentage (%)	Abondance moyenne par mètre carré	Pourcentage (%)	Abondance moyenne par mètre carré	Pourcentage (%)	Abondance moyenne par mètre carré
Diptères larvaires	52,2	1003	36,4	299	12,5	32
Coléoptères larvaires	15,0	288	33,7	277	33,2	85
Coléoptères adultes	1,7	32	7,8	64	25,0	64
Hyménoptères adultes	13,3	256	-	-	-	-
Thysanoptères	-	-	7,8	64	-	-
Diplopodes	7,2	139	7,8	64	12,5	32
Pseudoscorpions	2,2	43	6,5	53	16,8	43
Hémiptères	1,7	32	-	-	-	-
Homoptères	6,7	128	-	-	-	-

Tableau II.V Répartition des principales espèces et taxons en fonction de la succession végétale.

	1944 Forêt de feuillus Nombre total de spécimens	1847 Forêt mixte Nombre total de spécimens	1760 Forêt de conifères Nombre total de spécimens
Diptera			
Chironomidae			
<i>Bryophaenocladus</i> sp.	18	0	0
<i>Gymnometriocnemus</i> sp.	2	0	0
sp. 1	0	0	2
Dolichopodidae			
sp. 1	3	17	5
Sciaridae			
sp. 1	12	2	0
sp. 2	6	1	0
Tipulidae			
<i>Tipula</i> sp. 1	0	5	0
<i>Tipula</i> sp. 2	1	0	0
<i>Limnophila</i> sp. 1	4	0	1
Coleoptera			
Cantharidae			
<i>Cantharis</i> sp. 1	13	5	3
Elateridae			
sp. 14	2	7	3
sp. 15	4	0	1
sp. 16	0	7	1
sp. 85	6	0	1
sp. 49	0	2	1
Staphylinidae			
<i>Aleocharinae</i> spp.	15	3	1
Pseudoscorpionida			
Neobisiidae			
<i>Microbisium brunneum</i> (Hagen)	6	5	4
Diplopoda			
Polydesmidae			
sp. 1	13	7	4

2.4.2.2 Effets du déboisement, une année après la coupe

Le déboisement provoque sur la faune du sol des effets perceptibles une année après la coupe. L'abondance diminue en moyenne de 55% (ANOVA: $F=8,775$, $dl=1$, $p=0,0016$), et la richesse de 52% (ANOVA: $F=4,969$, $dl=1$, $p=0,0405$) dans les stations déboisées des trois stades. Pour chacun de ces trois stades, on assiste à une diminution de la densité d'organismes par m^2 et de l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H') dans les stations déboisées correspondantes. Cette diminution est conjuguée à l'effet attribuable à la succession forestière de sorte qu'on assiste aussi à une diminution de ces valeurs dans le sens du gradient feuillus-mixte-conifères (tableau II.VI). Toutefois, l'indice (H') de la station déboisée de 1760 ne suit pas cette tendance.

Les Diplopodes, Pseudoscorpions et Élatérides, présents dans tous les stades, deviennent moins abondants dans les sites déboisés [$(U'=63,5$, $p=0,0253$), $(U'=63$, $p=0,0234$), $(U'=69$, $p=0,092$), respectivement]. Les Chironomides et les Sciarides, plus restreints à la forêt de feuillus, sont pratiquement absents de la station déboisée correspondante [$(U'=9$, $p=0,0463$), $(U'=9$, $p=0,0463$), respectivement] (tableau II.VII).

Dans chacun des trois stades de la succession forestière, la portion occupée par les prédateurs est plus importante dans les stations déboisées que dans les stations non déboisées. La portion occupée par les décomposeurs diminue, tandis que celle occupée par les prédateurs augmente dans le sens du gradient feuillus-mixte-conifères (tableau II.VIII).

Tableau II.VI Densité par m² et indice de diversité de Shannon-Wiener (H') en fonction de la succession végétale et des stations déboisées.

	Stations non déboisées		Stations déboisées	
	(Nb./m ²) (Shannon)		(Nb./m ²) (Shannon)	
	D	$H'^{(1)}$	D	H'
1944 Forêt de feuillus	1792	1,478	619	1,167
1847 Forêt mixte	779	1,269	459	0,886
1760 Forêt de conifères	661	1,007	224	0,996

(1) Calculé d'après la formule
$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log_{(10)} P_i$$

Tableau II.VIII Variation des proportions des niveaux trophiques en fonction de la succession végétale et des stations déboisées.

		Sations non-déboisées			Sations déboisées		
		Décomposeurs	Prédateurs	Parasites	Décomposeurs	Prédateurs	Parasites
1944	(Pourcentage)	74%	23%	3%	64%	32%	4%
Forêt de feuillus	(Nombre d'individus total moyen)	(110)	(34)	(5)	(36)	(18)	(2)
1847	(Pourcentage)	58%	42%	0%	51%	49%	0%
Forêt mixte	(Nombre d'individus total moyen)	(41)	(30)	(0)	(22)	(21)	(0)
1760	(Pourcentage)	58%	42%	0%	42%	58%	0%
Forêt de conifères	(Nombre d'individus total moyen)	(11)	(8)	(0)	(9)	(12)	(0)

2.4.2.1 Effets immédiats des feux de forêt simulés

Les feux simulés ont eu un impact similaire dans les trois stades de la succession, tant dans les stations non déboisées que déboisées. L'abondance moyenne diminue de 95,5% (ANOVA: $F=18,050$, $dl=1$, $p=0,0002$) et la richesse moyenne de 92% (ANOVA: $F=26,665$, $dl=1$, $p=0,0001$). Certains organismes ont cependant survécu à cette simulation (tableau II.IX).

Tableau II.IX Familles comprenant des individus retrouvés vivants dans les parcelles brûlées et principal niveau trophique correspondant.

Famille	Nombre d'individus	Niveau trophique
Staphylinidae	1	Prédateur
Staphylinidae: Aleocharinae	3	Fongivores
Cantharidae	1	Prédateur
Dolichopodidae	1	Prédateur
Cecidomyiidae	3	Saprophage/Prédateur
Chironomidae	2	Saprophage
Stratiomyiidae	1	Saprophage
Elateridae	1	Phytophage/Prédateur
Chrysomelidae	1	Phytophage

2.5 Discussion

La succession végétale et les communautés de macroarthropodes

La proximité des trois sites étudiés permet la comparaison des communautés d'organismes associées au sol parce qu'ils sont soumis aux mêmes conditions écologiques et climatiques. Nos résultats démontrent que l'aspect et la composition spécifique des communautés édaphiques de macroarthropodes diffère d'un site à l'autre. Les valeurs d'abondance, de richesse (R), de densité par m^2 , de diversité (H') et d'équitabilité (J) sont décroissantes et parallèles au vieillissement de la forêt. Cette direction générale démontre que plus les stades sont âgés, moins ils constituent un type d'habitat qui convient à un grand nombre d'espèces de macroarthropodes. Les facteurs comme la température de surface et l'humidité relative n'expliquent pas les différences observées au sein des communautés. La tendance à la baisse du pH, les changements dans la nature de la matière végétale morte [directement attribuables aux retombées foliaires et à la contribution racinaire dont l'origine varie selon le site, voir Bergeron et Dubuc, (1989)], l'effet des plantes compétitrices de sous-bois qui, elles aussi, diffèrent en fonction des sites (De Granpré *et al.*, en préparation) et la structure même du sol expliquent les changements quantitatifs et qualitatifs observés chez les communautés de macroarthropodes.

Selon le concept de la chronoséquence végétale (Bergeron et Dubuc, 1989), on assiste à un appauvrissement des communautés en fonction de la succession végétale. Toutefois, rien ne prouve que les sites âgés aient nécessairement connu une phase dominée par les feuillus. Cependant, les jeunes forêts de feuillus abritent de nombreuses espèces, dont les plus sensibles aux variations de l'environnement édaphique seraient graduellement éliminées avec le vieillissement du site. Certaines espèces plus tolérantes aux variations encourues par l'enrésinement graduel seraient alors

favorisées tandis que d'autres associées aux milieux conifériens pourraient graduellement coloniser la forêt vieillissante. La forêt de conifères pure est celle qui abrite la communauté la plus pauvre. Cette dynamique d'élimination et d'insertion d'espèces créerait le patron observé chez les communautés de macroarthropodes des sols forestiers boréaux.

Certaines familles, comme les Tipulides et les Élatérides, sont présentes à toutes les phases de la succession végétale, cependant la composition spécifique diffère d'un type de forêt à l'autre. Cette particularité confère à ces familles le potentiel d'organismes indicateurs. Certains groupes comme les Diptères Chironomides et Sciarides, sont étroitement associés à la forêt de feuillus. Ce site est d'ailleurs caractérisé par la forte proportion d'organismes décomposeurs. Les organismes prédateurs, quant à eux, montrent des tendances moins spécialisées en ce qui concerne la sélection d'habitat.

Les résultats sur la composition des communautés en fonction du type végétal concordent avec ceux obtenus par d'autres auteurs. Nos résultats démontrent une diminution de la fraction des macroarthropodes décomposeurs parallèlement à la présence de débris d'origine coniférienne. Ponge (1984, 1985, 1988) a étudié la décomposition des litières de conifères et démontre que les macroarthropodes sont peu impliqués dans ce processus particulier. Les densités par m^2 obtenues dans notre étude sont comparables à celles présentées dans la revue de littérature de Flogaïtis (1983). Cependant, les différentes méthodologies d'échantillonnage, d'extraction et les différents types d'habitats étudiés ne nous permettent pas de pousser plus loin la comparaison. Toutefois, les valeurs obtenues en France par Flogaïtis (1983) estiment la densité moyenne à 2300 individus / m^2 pour la forêt mixte tandis que nos estimations pour ce type de milieu se chiffrent à 779 individus / m^2 .

Arpin *et al.*, (1986) constatent que l'abondance et la richesse des microarthropodes augmentent avec la présence de matière végétale morte d'origine coniférienne, c'est-à-dire selon un gradient feuillus-mixte-conifères. Seastedt (1984) rapporte quant à lui, une augmentation latitudinale de l'abondance et de la richesse des microarthropodes vers le nord qui s'effectue parallèlement à la présence croissante des conifères. Ces deux directions sont contraires à celles observées dans notre étude sur les macroarthropodes. Nos résultats démontrent une plus faible affinité des macroarthropodes pour les forêts de conifères; ces dernières occupent une proportion de la superficie boisée de moins en moins importante en direction sud. Ces affinités opposées suggèrent une préférence inverse du choix de l'habitat pour les microarthropodes et les macroarthropodes. Selon notre hypothèse, ces affinités opposées s'expriment autant sur le gradient végétal latitudinal que dans un même lieu géographique où l'on observe une succession végétale feuillus-mixte-conifères. La plus faible densité d'organismes obtenue en Abitibi serait donc attribuable à la position plus nordique de cette région que celle étudiée par Flogaïtis (1983) en France.

Les effets du déboisement

Les conséquences du déboisement effectué une année avant l'échantillonnage sont majeures pour le sol. De plus, ces effets se conjuguent à ceux attribuables à la succession végétale. Dans les stations déboisées, il y a une baisse du pH et une augmentation de la température de surface, deux conséquences liées à l'élimination du couvert forestier. La différence non significative du pH du site déboisé de 1847 s'explique par la grande variabilité associée au site dû à l'origine des débris à la fois de type feuillus et coniférien. Bien que les macro-débris aient été évacués de la station coupée, les micro-débris de scie à chaîne sont tout de même présents en grande quantité. L'exposition directe aux radiations solaires entraîne un assèchement de la surface du sol qui subit des variations de température journalières plus importantes sans l'effet tampon du couvert végétal.

L'épaisseur identique des horizons organiques des stations déboisées et témoins pour les sites de 1944 (feuillus) et de 1847 (mixte), malgré l'apport de débris organiques (surtout des micro-débris) occasionné par la coupe, laisse supposer une compaction du sol. Elle serait attribuable au piétinement lors du déboisement et à l'exposition directe du sol aux pluies. L'épaisseur significativement réduite dans la station déboisée du site coniférien de 1760 confirme cette explication. En effet, la structure élaborée que l'on retrouve dans le sol des forêts de conifères est plus susceptible à la compaction qu'un sol moins aéré (Pawluck, 1985). Les débris de coupe encore reconnaissables dans les stations déboisées indiquent qu'il n'y a pas eu de décomposition accrue, d'autant plus que le sol des forêts de conifères est connu pour sa lente décomposition. L'humidité relative du sol plus élevée dans toutes les stations déboisées corrobore cette hypothèse, car un sol compacté se draine moins bien qu'un sol dont la structure n'a pas été altérée.

L'effet du déboisement est semblable dans les trois stades de la succession. La compaction, la baisse de pH, le dessèchement de la surface et la trop grande saturation en eau des couches inférieures provoquent des changements qualitatifs et quantitatifs au sein des communautés de macroarthropodes. On assiste à une diminution de l'abondance et de la richesse respectivement de 55% et 52% ainsi qu'à une diminution de la densité par m² et de l'indice de diversité (H') des communautés dans les stations déboisées correspondantes. De plus, ces diminutions se conjuguent à l'effet observé en fonction de la succession végétale: on assiste aussi à un gradient négatif dans le sens feuillus-mixte-conifères entre les stations déboisées.

Certains organismes présents dans les stations témoins des trois stades de la succession sont moins fréquents dans les stations déboisées: Polydesmidae sp.1 (Diplopoda), *Microbisium brunneum* (Hagen) (Pseudoscorpionida) et les Élatérides. On peut expliquer leur disparition par leur sensibilité aux variations des conditions environnementales provoquées

par le déboisement. Les Diplopodes sont des organismes sensibles aux variations d'humidité (Hoffman, 1990). Les Élatérides, quant à eux, se nourrissent principalement de radicelles et de racines (Becker, 1991). La composition végétale qui colonise les sites coupés n'offre possiblement plus le type de nourriture recherché par ces organismes. D'autres espèces, plus restreintes à la forêt de feuillus (Sciarides, Chironomides), sont connus pour fuir les conditions de sécheresse et de luminosité trop forte (Deleporte 1981).

Les modifications engendrées par le déboisement affectent d'avantage les individus saprophages qui dépendent directement de ces facteurs pour s'alimenter, tandis que la relation est moins directe pour les prédateurs. La diminution de la proportion des décomposeurs au profit des prédateurs démontre la plus grande dépendance de ce niveau trophique face aux conditions environnementales.

L'impact du déboisement sur les macroarthropodes dans les stations coupées depuis un an se compare aux résultats obtenus par Huhta (1976). Ce dernier fait remarquer que les macroarthropodes, composés principalement de larves d'insectes, ne se comportent pas de la même façon que les microarthropodes, qui eux, prolifèrent avec l'apport de matière organique. Nos résultats nous permettent d'avancer que la déforestation entraîne un effet important sur les macroarthropodes qui sont surtout épigés. Celui-ci est perceptible une année après la perturbation et le sera probablement jusqu'à la restauration du couvert végétal forestier. Plausiblement, la composition spécifique propre au stade successional se reconstituera avec le retour à la composition végétale d'origine, selon le concept de chronoséquence végétale suggéré par Bergeron et Dubuc (1989) pour le lac Duparquet. La coupe commerciale qui emploie de la machinerie lourde entraîne certainement des conséquences plus importantes encore pour le sol et les populations édaphiques que celles observées dans cette étude.

La simulation de feux de forêt

Les feux de forêt naturels régissent la dynamique forestière boréale et affectent les communautés d'organismes du sol des différents stades de succession. Cependant, l'étude de l'impact immédiat d'une telle perturbation sur le terrain est à peu près impossible. C'est pourquoi Bellido (1987) suggérait d'effectuer de petits feux sur des surfaces homogènes pour assurer un meilleur contrôle de la variabilité associée aux feux, et ainsi mieux en cerner l'impact. Notre expérimentation se situe dans cette voie avec la méthode de brûlage à la torche dont le résultat correspond à la perturbation naturelle. L'impact immédiat du feu, cerné pour la première fois sur le terrain en situation forestière, confirme les résultats de Bellido (1987) en conditions de brûlage semi-naturel sur landes, et de Vannier (1978) en laboratoire, soit un effet important sur la faune épigée et variable sur la faune endogée. En effet, malgré l'intense chaleur dégagée en surface, les propriétés isolantes de la litière combinée aux basses températures des horizons argileux, ont limité les effets létaux à la surface. Dans les horizons organiques inférieurs, la température atteinte lors de l'expérimentation est très variable: de plusieurs dizaines de degrés à aucune variation. Cette augmentation de température irrégulière est insuffisante pour éliminer toute la faune endogée. On constate un effet en profondeur irrégulier du feu et ce, même à échelle réduite.

L'effet de la simulation effectuée dans les trois stades de succession, tant dans les stations non déboisées que les stations déboisées, est similaire dans toutes les parcelles brûlées. Elle provoque une diminution d'abondance et de richesse de 95,5 et 92%. Cet impact important ne permet pas de distinguer, dans les parcelles brûlées, les effets attribuables à la succession végétale et au déboisement qui y sont conjugués. L'effet dévastateur de la simulation de feux de forêt confirme la tendance liticole des macroarthropodes, les répercussions étant surtout localisées à la surface du sol.

Certains organismes ont toutefois survécu à l'expérimentation et plusieurs hypothèses peuvent être évoquées pour expliquer leur présence. Certains arthropodes aux facultés motrices plus développées (comme les Staphylins) ont réussi à survivre probablement en s'enfonçant plus profondément dans le sol lors du réchauffement de la parcelle. Aussi, les modes de nutrition saprophage et phytophage positionnent certains organismes dans les horizons plus profonds, par exemple les larves de Chironomides terrestres qui se nourrissent d'humus fin (Delettre, 1983) et les larves d'Élatérides qui se nourrissent de racines (Becker, 1991). D'autres organismes, comme les Cantharides et les Chrysomélides, entrent en nymphose plus en profondeur dans le sol. Cette disposition spatiale, couplée à l'effet mosaïque du feu, fait augmenter les chances de survie des arthropodes possédant ces comportements ou attributs. Ces résultats corroborent les hypothèses des chercheurs qui ont constaté les effets du feu à court et moyen terme (Jones, 1976; Armson, 1977; Abbott, 1984).

L'impact à très long terme des feux de forêt sur la faune du sol se traduit par la composition spécifique et l'aspect des communautés qui diffèrent dans les stades de la succession forestière. Cette succession entomologique d'organismes associés étroitement aux différents types forestiers est mise en évidence pour la première fois en ce qui concerne les macroarthropodes. Toutefois, cette hypothèse dépend largement du concept de la chronoséquence végétale suggérée par Bergeron et Dubuc (1989) qui demeure théorique.

Les conséquences des perturbations telles que le déboisement et la simulation de feux de forêt se font ressentir fortement dans la portion supérieure des couches organiques du sol, qui forme le micro-habitat de plusieurs espèces de macroarthropodes à caractère épigé. Ces effets se conjuguent à l'effet de la succession végétale, dont l'influence affecte la composition spécifique et l'aspect des différentes communautés associées étroitement aux types forestiers présents. La comparaison des résultats

obtenus pour les macroarthropodes avec ceux obtenus par d'autres auteurs sur les microarthropodes démontre une préférence inverse du choix de l'habitat pour les microarthropodes et les macroarthropodes. De meilleures connaissances de la taxinomie et de l'écologie des organismes du sol faciliterait l'interprétation des résultats pour donner une meilleure vision d'ensemble. Ceci permettrait d'augmenter le pouvoir prédictif de l'étude des organismes du sol et de faciliter la compréhension des mécanismes régissant les écosystèmes et leurs interactions.

Du point de vue de la biodiversité, on constate la baisse de la diversité avec l'enrésinement forestier. Les perturbations comme les feux de forêt et la coupe forestière rétablissent les forêts de feuillus (Harvey et Bergeron, 1989) qui sont caractérisées par une plus grande diversité des macroarthropodes que dans les forêts mixtes et conifériennes. On pourrait penser favoriser la biodiversité en accentuant les régimes de perturbations. Cependant, cette vision est erronée, car l'on ne retrouve pas les mêmes espèces dans les forêts de feuillus, mixtes et conifériennes. Pour favoriser un maximum de biodiversité, il faut maintenir tous les types forestiers malgré le fait que la richesse des milieux conifériens soit moins élevée pour les macroarthropodes édaphiques. En effet les vieilles forêts sont exploitées par des espèces spécialistes. Dans une perspective de conservation, ce type d'habitat est à protéger, puisque les forêts âgées sont de plus en plus rares étant menacées par l'industrie forestière. La biodiversité sera favorisée par le maintien des différents types de forêt puisqu'elles possèdent chacune des espèces propres.

CONCLUSION

Selon le concept de la chronoséquence végétale, les forêts boréales méridionales convergent vers l'enrésinement des populations arborescentes avec le vieillissement des sites. La composition végétale des stades de la succession ne serait pas fixe et devrait être perçue comme la représentation momentanée de la résultante des interactions des facteurs contrôlant la dynamique forestière. Cette dynamique forestière boréale méridionale est en fait une matrice complexe de facteurs dans laquelle les perturbations, les différentes composantes de l'écosystème et le temps interagissent. La mosaïque multi-dimensionnelle qui en résulte répond à un lent mais constant mouvement à l'intérieur duquel la pédofaune forestière se répartit en fonction des affinités et des exigences des milliers d'espèces qui la composent. Les études menées au lac Duparquet, en Abitibi, sont des fenêtres sur une réalité qui s'étend sur près de 300 ans. L'expérimentation par la simulation permet de cerner à plus petite échelle les impacts de telles perturbations.

Notre étude a permis dans un premier temps, de mettre au point une technique d'échantillonnage plus appropriée aux macroarthropodes édaphiques. Une forme d'échantillon qui rencontre mieux leurs caractéristiques de distribution de même qu'une nouvelle technique de récolte adaptée au comportement des organismes qui composent la faune du sol est proposée. La capture des Diptères et Hyménoptères adultes associés au sol est possible par cette technique qui permet de plus la considération de la distribution verticale des organismes. Le concept du choix aléatoire de la parcelle dans les zones libres de biais et d'obstacles suggéré par Flogaïtis (1983) est amélioré. Les échantillons entreposés sous forme de blocs de sol dans des sacs de polyéthylène créent un milieu provisoire suffisamment grand et stable pour assurer la survie des organismes qui s'y trouvent, jusqu'à l'extraction.

Dans un deuxième temps, un protocole expérimental mis en place au lac Duparquet a permis d'étudier l'interaction des perturbations (comme la coupe forestière et les feux de forêt) et de la dynamique forestière sur les communautés de macroarthropodes édaphiques.

Une simulation de feux de forêt sévères dans trois stades de la succession végétale et dans des stations déboisées correspondantes, montrent une conjugaison de l'effet attribuable à la succession végétale, au déboisement et aux feux de forêt simulés.

La baisse des différents paramètres caractérisant les communautés avec le vieillissement de la forêt est mise en relief pour la première fois en ce qui concerne les macroarthropodes. Les prédateurs sont moins affectés que les saprophages, ce qui démontre la plus grande dépendance de ce dernier niveau trophique vis-à-vis les facteurs environnementaux. La composition spécifique de certaines familles ubiquistes, comme les Tipulides et les Élatérides, varie en fonction du stade successional. Cette particularité confère à ces familles un potentiel de groupe indicateur.

Les perturbations (feu et coupe), telles que simulées dans notre expérimentation, permettent de vérifier leurs effets sur la faune du sol. Le déboisement produit un effet quantitatif et qualitatif important sur les communautés, perceptible une année après la perturbation, qui se combine à l'effet dû à la succession végétale. Les modifications engendrées par le déboisement affectent d'avantage les individus saprophages plus sensibles aux conditions environnementales que les prédateurs qui se nourrissent de proies. Le déboisement étudié dans cette expérience a été effectué sans l'emploi de machinerie lourde, ce qui laisse entrevoir des conséquences encore plus lourdes pour les organismes du sol dans les pratiques commerciales.

L'impact immédiat du feu sur la faune du sol a été étudié pour la première fois en forêt. Les difficultés techniques d'une telle étude ont été contournées par la simulation d'un feu de forêt sévère à l'aide d'une torche à asphalte. Cette technique a permis d'étudier l'impact immédiat du feu (une heure après la fin de la simulation) et de récolter des échantillons témoins valides. Les résultats de cette expérience ont permis de constater des effets importants sur la faune épigée et variables sur la faune endogée. Le facteur isolant de la litière et la nature instable du feu a permis de constater un impact en mosaïque, c'est-à-dire un sol parsemé d'ilôts plus ou moins intacts pouvant abriter des survivants aptes à la recolonisation.

Les résultats obtenus dans cette étude corroborent et complètent ceux obtenus par d'autres auteurs en ce qui concerne l'impact des perturbations sur la faune du sol. La comparaison des résultats obtenus quant à l'aspect succession des macroarthropodes suggère une affinité inverse de la préférence du type forestier entre les micro et les macroarthropodes. Nos résultats démontrent une plus faible affinité des macroarthropodes pour les forêts de conifères; ces dernières occupent une proportion de la superficie boisée de moins en moins importante en direction sud. Selon notre hypothèse, cette préférence en directions contraires s'exprime autant sur le gradient végétal latitudinal que dans un même lieu géographique où l'on observe une succession végétale feuillus-mixte-conifères.

Du point de vue de la biodiversité, on constate la baisse de la diversité avec l'enrésinement forestier. Les perturbations comme les feux de forêt et la coupe forestière ramènent les forêts de feuillus qui sont caractérisées par une plus grande diversité que les forêts mixtes et conifériennes. On pourrait penser favoriser la biodiversité en accentuant les régimes de perturbations. Cependant cette vision est erronée, car l'on ne retrouve pas les mêmes espèces dans les forêts de feuillus, mixtes et conifériennes. Pour favoriser un maximum de biodiversité, il faut maintenir tous les types forestiers, malgré le fait que la richesse des milieux conifériens soit moins élevée pour les

macroarthropodes édaphiques. Ce type de forêt est en effet exploité par des espèces spécialistes des vieilles forêts. Dans une perspective de conservation, ce type d'habitat est à protéger puisque les forêts âgées sont de plus en plus rares étant menacées par l'industrie forestière. La biodiversité sera favorisée par le maintien des différents types de forêt puisqu'elles possèdent chacune des espèces propres.

L'étude des organismes du sol est une science qui en est encore au stade embryonnaire. Il y a beaucoup à faire pour améliorer les techniques d'échantillonnage, d'extraction, les connaissances de nature taxinomique et écologique. En outre, des techniques plus efficaces permettraient le traitement d'un plus grand nombre d'échantillons et la considération de l'ensemble de la pédofaune. Cette perspective permettrait de mieux montrer l'aspect de la succession des communautés édaphiques et de cerner le potentiel indicateur des espèces présentes. Des connaissances taxinomiques et écologiques plus complètes permettraient de mieux saisir les interactions entre les organismes du sol et l'écosystème.

Les résultats obtenus dans cette étude permettent toutefois de mieux comprendre la dynamique propre aux macroarthropodes édaphiques et suggèrent une complémentarité entre les organismes du sol qui mérite une attention ultérieure.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT, I. 1984. Changes in the abundance and activity of certain soil and litter fauna in the Jarrah forest of western Australia after a moderate intensity fire. *Australian Journal of Soil Research*, 22: 463-469.
- ABRAHAMSEN, G. et L. STRAND. 1970. Statistical analysis of population density data of soil animals, with particular reference to Enchytraeidae (Oligochaeta). *Oikos*, 21: 276-284.
- AHLGREN, I.F. 1974. The effect of fire on soil organisms. pp. 47-72 *dans* Kozlowski, T.T., & C.E. Ahlgren (eds.), *Fire and ecosystems*. Academic Press, New York. 542 pp.
- ANDERSON, C.W. 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 1314-1325.
- ARMSON, K.A. 1977. Fire and soil. pp. 224-238 *dans* Armson, K.A. (ed.), *Forest soil: properties and process*. University of Toronto Press, Toronto. 381 pp.
- ARMSON, K.A., J.McG. TAYLOR et E. ASTLEY. 1973. The effect of fire on organic lafers of spodosols in the boreal forest of Ontario. *Agronomy Abstracts*, 137.
- ARPIN, P., J.F. DAVID, G.G. GUITTONNEAU, G. KILBERTUS, J.F. PONGE et G. VANNIER. 1986. Influence du peuplement forestier sur la faune et la microflore du sol et des humus. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 23: 89-118.
- BECKER, E.C. 1991. Elateridae (Elateroidea) (Including Dicronychidae, Lissomidae). pp. 410-417 *dans* Stehr, F.W (ed.), *Immature Insects*. Volume 2. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 975 pp.
- BEGON, M., J.L. HARPER et C.R. TOWNSEND. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications. 876 pp.
- BEGON, M. et M. MORTIMER. 1986. *Population ecology: A unified study of animals and plants*, 2 ème édition. Sinauer, Sunderland, Mass. 220 pp.

- BEHAN, V.M. et S.B. HILL. 1978. Feeding habits and spore dispersal of Oribatid mites in the North American arctic. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 15: 497-516.
- BEHAN, V.M., S.B. HILL et D.K. McE. KEVAN. 1978. Effects of nitrogen fertilizers, as urea, on Acarina and other arthropods in Quebec black spruce humus. *Pedobiologia*, 18: 249-263.
- BEHAN-PELLETIER, V.M. 1993. Diversity of soil Arthropods in Canada: Systemetic and ecological problems. pp. 11-50 *dans* Ball, G.E. & H.V. Danks (eds.), *Systematic and entomology: diversity, distribution, adaptation, and application*. Memoirs of the Entomological Society of Canada, no 165. 272 pp.
- BELLIDO, A. 1983. Aspects de la recolonisation par les Microarthropodes de landes après incendie. pp. 632-634 *dans* Lebrun, Ph. & al. (eds.), *New trends in soil biology. Proceedings of the VIIth international colloquium of soil Zoology*. (1982, Louvain-la-neuve). 709 pp.
- _____. 1987. Approche expérimentale de l'effet immédiat d'un incendie sur le peuplement de Microarthropodes d'un lande. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24: 603-622.
- BERG, N.W. et S. PAWLICK. 1984. Soil mesofaunal studies under different vegetative regimes in north central Alberta. *Canadian Journal of Soil Science*, 64: 209-223.
- BERGERON, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscape on boreal fire regimes. *Ecology*, 72: 1980-1992.
- BERGERON, Y., A. BOUCHARD, P. GANGLOFF et C. CAMIRÉ. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébertcourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. *Études écologiques*. No 9.
- BERGERON, Y. et J. BRISSON. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species distribution. *Ecology*, 71: 1352-1364.
- BERGERON, Y. et M. DUBUC. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79: 51-63.

- BINNS, E.S. 1981. Fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae / Sciaridae) and the role of mycophagy in soil: a review. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 18: 77-90.
- BIRD, G.A. et L. CHATARPAUL. 1986. Effect of whole-tree and conventional forest harvest on soil microarthropods. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 1986-1993.
- BONAN, G.B. et H.H. SHUGART. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 1-28.
- BOUSQUET, Y. 1991. Checklist of Beetles of Canada and Alaska. Research Branch Agriculture Canada. Publication 1861/E. 430 pp.
- BOUSQUET, Y. et J.-G. PILON. 1977. Activité saisonnière de quelques Carabidae du Québec. *Annales de la Société entomologique du Québec*, 22: 40-58.
- BROWN, J.L. 1983. De la nécessité d'un inventaire forestier écologique. *Forest Chronicles*, 59: 184-188.
- BUFFINGTON, J.D. 1967. Soil Arthropod population of the New Jersey Pine Barrens as affected by fire. *Annals of the entomological Society of America*, 60: 530-535.
- CAMPBELL, J.M. 1973. A revision of the genus *Tachinus* (Coleoptera: Staphylinidae) of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, no 90. 137pp.
- _____. 1979. Coleoptera. pp. 357-386 *dans* Danks, H.V. (ed.), *Canada and its insect fauna*. *Memoirs of the entomological Society of Canada*, no 108. 573 pp.
- CASWELL, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, 46: 327-354.
- CHANDLER, D.S. 1987. Species richness and abundance of Pselaphidae (Coleoptera) in old-growth and 40-year-old forests in New Hampshire. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 608-615.

- _____. 1991. Comparison of some slime-mold and fungus feeding beetles (Coleoptera: Eucinetoidae, Cucujoidea) in an old-growth and 40-year-old forest in New Hampshire. *Coleopterist Bulletin*, 45: 239-256.
- CHANDLER, D.S. et S.B. PECK. 1992. Diversity and seasonality of Leiodid beetles (Coleoptera: Leiodidae) in an old-growth and a 40-year-old forest in New Hampshire. *Environmental Entomology*, 21: 1283-1293.
- CHRISTIANSEN, K.A. 1964. Bionomics of Collembola. *Annual Review of Entomology*, 9: 147-178.
- _____. 1970. The scope and direction of contemporary soil arthropod research. pp. 8-24 *dans* Pesticides in the soil, International symposium.
- CHRISTIANSEN, K. et P. BELLINGER. 1979. The Collembola of North America North of Rio Grande. Grinnell College, Grinnell. 1322 pp.
- CORBET, P.S. et H.V. DANKS. 1973. Seasonal emergence and activity of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in a high-arctic locality. *The Canadian entomologist*, 105: 837-872.
- COUTURE, M. et J.A. FORTIN. 1983. Rôle de la pédofaune au sein du processus de dégradation de la matière ligneuse dans deux humus forestiers. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 20: 207-220.
- CROSSLEY, D.A. Jr., D.C. COLEMAN, P.F. HENDRIX, W. CHENG, D.H. WRIGHT, M.H. BAERE et C.A. EDWARDS. 1991. Modern techniques in Soil Ecology. Proc. Intern. Workshop, University of Georgia. Athens, Sept. 1989. Elsevier, New York, NY. 510 pp.
- DANKS, H.V. 1979. Canada and its insect fauna. *Memoirs of the entomological Society of Canada*, no 108. 573 pp.
- _____. 1979b. Physical basis for Canadian regional diversity. pp. 7-30 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. *Memoirs of the entomological Society of Canada*, no. 108. 573 pp.
- _____. 1979c. Terrestrial habitats and distribution of Canadian insect. pp. 195-210 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. *Memoirs of the entomological Society of Canada*, no 108. 573 pp.

- _____. 1979d. Summary of the diversity of the Canadian terrestrial arthropods. pp. 240-244 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. Memoirs of the entomological Society of Canada, no 108. 573 pp.
- _____. 1979e. Characteristic modes of adaptation in the Canadian insect fauna. pp. 548-566 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. Memoirs of the entomological Society of Canada, no 108. 573 pp.
- _____. 1979f. Canada and its insect fauna: an overview. pp. 567-572 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. Memoirs of the entomological Society of Canada, no 108. 573 pp.
- _____. 1988. Les Insectes du Canada. Synopsis préparé à l'intention des délégués au XVIIIe Congrès international d'entomologie. Biological Survey of Canada. Document series no 2. Commission biologique du Canada. (Vancouver, 1988). 17 pp.
- DANKS, H.V. et R.G. FOOTITT. 1989. Insects of the boreal zone of Canada. The Canadian Entomologist, 121: 625-690.
- DANKS, H.V. et D.R. OLIVER. 1972. Seasonal emergence of some high arctic Chironomidae (Diptera). The Canadian Entomologist, 104: 661-686.
- DANSEREAU, P.R. et Y. BERGERON. 1993. Fire history in the southern boreal forest of Northwestern Quebec. Canadian Journal of Forest Research, 23: 25-32.
- De GRANPRÉ, L., D. GAGNON et Y. BERGERON. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. Journal of Vegetation Science, 4: 803-810.
- DELEPORTE, S. 1981. Peuplement en Diptères Sciaridae d'une litière de chêne. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 18: 231-242.
- DELETTRE, Y.R. 1983. Sur le régime alimentaire des larves de deux Chironimides (Diptera) des landes Armoricaïnes. pp. 616-617 *dans* Lebrun, Ph. & al. (eds.), New trends in soil biology. Proceedings of the VIIth international colloquium of soil Zoology; (1982, Louvain-la-neuve). 709 pp.
- DENNISON, D.F. et I.D. HODKINSON. 1984. Structure of the predatory Beetle community in a woodland soil ecosystem. III. Seasonal activity patterns as revealed by pitfall trapping. Pedobiologia, 26: 45-56.

- di CASTRI, F. 1970. Les grands problèmes qui se posent aux écologistes pour l'étude des écosystèmes du sol. pp. 15-31 *dans* Phillipson, J. (ed.), Methods of study in soil ecology. Proceedings of the Paris symposium organized by Unesco and the International Biological Program. UNESCO, Paris. 303 pp.
- DIEBOLD, C.H. 1942. Effect of fire and logging upon the depth of the forest floor in the Adirondack region. Soil Science Society of America Proceedings, 6: 409-413.
- DINDAL, D.L. 1990. Soil Biology Guide. John Wiley and Sons, Toronto, Ontario. 1349 pp.
- DONDALE, C.D. et J.H. REDNER. 1978. The crab spiders of Canada and Alaska (Araneae: Philodromidae and Thomisidae). The insects and Arachnids of Canada. Part 5. Agriculture Canada, Ottawa. Publication 1663. 255 pp.
- DRIFT, J. Van Der. 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. Tijdschr. Ent., 94: 1-168.
- DUFFEY, E. 1975. The effect of human trampling on the fauna of grassland litter. Biology and Conservation, 7: 255-274.
- EDWARDS, C.A. 1967. Relationships between weights, volumes and number of soil animals. pp. 585-594 *dans* Graff, O. & J.E. Satchell (eds.), Progress in soil biology. Braunschweig, Verlag Friedr. Vieweg U. Sohn. 656 pp.
- EDWARDS, C.A. et K.E. FLETCHER. 1970. Assessment of terrestrial invertebrate populations. pp. 57-66 *dans* Phillipson, J. (eds.) Methods of study in soil ecology. Proceedings of the Paris symposium organized by Unesco and the International Biological Program. Unesco. Paris. 303 pp.
- FJELLBERG, A. 1985. Recent advance and future in the study of collembola biology and systematics. Quaestiones Entomologicae, 21: 559-570.
- FLOGAÏTIS, E. 1983. Le peuplement de Macroarthropodes édaphiques d'une forêt tempérée mixte: Composition, phénologie et organisation spatiale. Pedobiologia, 26: 1-14.

- GARAY, I. 1981. Étude d'un écosystème forestier mixte. IV. Données générales sur les Microarthropodes édaphiques et structure du peuplement d'Acariens Oribates. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 18: 339-356.
- GEOFFROY, J.-J. 1981. Étude d'un écosystème forestier mixte. V. - Traits généraux du peuplement de Diplopodes édaphiques. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 18: 357-372.
- GEOFFROY, J.-J., S. CHRISTOPHE, S. MOLFETAS et P. BLANDIN. 1981. Étude d'un écosystème forestier mixte. III.- Traits généraux du peuplement de Macroarthropodes édaphiques. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 18: 39-58.
- GOULET, H. et J. HUBER. 1993. Hymenoptera of the world: An identification guide to families. Research Branch Agriculture Canada. Publication 1894/E. 668 pp.
- GHILAROV, M.S. 1964. Connection of insects with the soil in different climatic zones. *Pedobiologia*, 4: 310-315.
- GRANDTNER, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada. 216 pp.
- GREENSLADE, P.J.N. 1985. Pterygote insects and the soil: their diversity, their effect on soils and the problem of species identification. *Quaestiones Entomologicae*, 21: 571-585.
- GUINCHARD, M. et J.-C ROBERT. 1991. Approche biocénotique du système sol par l'étude du peuplement de larves d'insectes (première contribution). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 28: 479-490.
- HARVEY, B.D. et Y. BERGERON. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in Northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 1458-1469.
- HEALEY, I.N. et A. RUSSEL-SMITH. 1969. The extraction of Fly larvae from woodland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2: 119-129.
- HEYWARD, F. et A.N. TISSOT. 1936. Some changes in the soil fauna associated with forest fires in the Longleaf Pine region. *Ecology*, 17: 659-666.

- HOFFMAN, R.L. 1990. Diplopoda. pp. 835-860 *dans* Dindal, D.L. (ed.), Soil Biology Guide. John Wiley and Sons. 1349 pp.
- HOLE, F.D. 1981. Effects of animals on soil. *Geoderma*, 25: 75-112.
- HUHTA, V. 1971. Succession in the Spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. *Annals of Zoologica Fennici*, 8: 483-542.
- _____. 1976. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Annals of Zoologica Fennici*, 13: 63-80.
- _____. 1979. Evaluation of different similarity indices as measures of succession in Arthropod communities of the forest floor after clear-cutting. *Oecologia (Berlin)*, 41: 11-23.
- HUHTA, V., E. KARPPINEN, M. NURMINEN et A. VALPAS. 1967. Effects of silvicultural practice upon Arthropods, Annelid, and Nematode populations in coniferous forest soil. *Annals of Zoologica Fennici*, 4: 87-145.
- HUHTA, V., M. NURMINEN et A. VALPAS. 1969. Further notes on the effect of silvicultural practices on the fauna of coniferous forest soil. *Annals of Zoologica Fennici*, 6: 327-334.
- JONES, M.T. 1976. The immediate and long term effect of a natural forest fire on soil invertebrates of black spruce humus at Mont Tremblant, Québec. Unpubl. M.Sc. thesis. McGill University. Montréal, Québec. 130 pp.
- KARPACHEVSKY, L.O., T.S. PEREL et V.V. BARTSEVICH. 1968. The role of Bibionidae larvae in decomposition of forest litter. *Pedobiologia*, 8: 146-149.
- KEVAN, D.K. McE. 1985. Soil Zoology, Then and now... mostly then. *Quaestiones Entomologicae*, 21: 371.1-472.
- LAWRENCE, J.F. 1992. Key to the families and many subfamilies of Coleoptera larvae (worldwide). pp. 184-298 *dans* Stehr, F.W. (ed.), Immature insects. Volume 2. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 975 pp.
- LEBRUN, PH. 1979. Soil mite community diversity. *Recent Advance in Acarology*, 1: 603-613.

- _____. 1987. Quelques reflexions sur les rôles exercés par la faune édaphique. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24: 495-502.
- LECORDIER, C. et G. BENEST. 1982. Étude d'un écosystème forestier mixte. VI. - Les Carabiques (Col.). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 19: 89-104.
- LEINAAS, H.P. 1978. Sampling of soil microarthropods from coniferous forest podzol. *Norway Journal of Entomology*, 25: 57-62.
- LESAGE, L. 1984. Immature stages of canadian *Neochlamisus* Karren (Coleoptera: Chrysomelidae). *The Canadian Entomologist*, 116: 383-409.
- _____. 1989. Incorporation of slide-mounted material into entomological collections. *Entomological News*, 100: 188-192.
- LÉVESQUE, L. et G.-Y LÉVESQUE. 1984. Abondance relative et activité saisonnière de Leiodidae et Staphylinidae (Coleoptera: Staphylinoidea) de biotopes forestiers décidus des Laurentides (Québec). *Le Naturaliste canadien*, 111: 229-233.
- _____. 1986. Activité et succession saisonnière de Coléoptères épigés d'une forêt décidue du sud du Québec. *Le Naturaliste canadien*, 113: 39-46.
- LINSLEY, E.G. 1963. The characteristics and history of the North American fauna: Longhorned beetles. *Proc. XVIth int. Congr. Zool.*, 4: 28-33.
- LOHM, U. et T. PERSSON. 1977. Soil organisms as components of soil ecosystems. *Proceedings of the VIth International Colloquium on Soil Zoology. Ecological Bulletins (Stockholm)*, 25. 614 pp.
- LOREAU, M. 1988. Determinants of the seasonal pattern in the niche structure of a forest Carabid community. *Pedobiologia*, 31: 75-87.
- LUSSENHOP, J. 1976. Soil Arthropod response to prairie burning. *Ecology*, 57: 88-98.
- MACFADYEN, A. 1964. Relations between mites and microorganisms and their significance in soil biology. *Acarologia*, 6: 147-149.

- MARSHALL, V.G., D.K. McE. KEVAN, J.V. MATTHEWS Jr. et A.D. TOMLIN. 1982. Status and reseach needs of Canadian soil arthropods: a brief. Bulletin of the entomological Society of Canada, Supplement 14: 1-5.
- MARSHALL, V.G., R.M. REEVES et R.A. NORTON. 1987. Catalogue of the Oribatida (Acarina) of Continental United States and Canada. Memoirs of the entomological Society of Canada, no 139. 418 pp.
- MARTIN, J.E.H. 1977. Récolte, préparation et conservation des Insectes, des Acariens et des araignées. Les Insectes et Arachides du Canada. Partie 1. Publication No 1643. Research Branch Agriculture Canada. 205 pp.
- McALPINE, J.F. 1979. Diptera. pp. 389-426 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. Memoirs of the entmological Society of Canada, no 108. 573 pp.
- McALPINE, J.F., B.V. PETERSON, G.E. SHEWELL, H.J. TESKEY, J.R. VOCKEROTH et D.M. WOOD. 1981. Manual of Nearctic Diptera. Volume 1. Research Branch Agriculture Canada. Monograph 27. Ottawa. 674 pp.
- _____. 1987. Manual of Nearctic Diptera. Volume 2. Research Branch Agriculture Canada. Monograph 28. Ottawa. 657 pp.
- MERMUT, A.R. 1985. Faunal influence on soil microfabrics and other soil properties. Quaestiones Entomologicae, 21: 523-542.
- MERZOUKI, A., P. LOSSAINT, M. RAPP et G. BILLES. 1989. L'effet d'une coupe à blanc sur la minéralisation de l'azote d'un sol rouge méditerranéen. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 26: 133-154.
- METZ, L.J. et M.H. FARRIER. 1971. Prescribed burning and soil mesofauna on the Santee experimental forest. pp. 100-106 *dans* Prescribed Burning Symposium Proceedings. April 14-16, 1971. USDA Forest Service. Southeastern Forest Experiment Station. Asheville, North Carolina.
- _____. 1973. Prescribed burning and populations of soil mesofauna. Environmental Entomology, 2: 433-440.
- MOLFETAS, S. 1982. Étude d'un écosystème forestier mixte. VIII. - Les Isopodes. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 19: 427-438.

- MOORE, J.C., D.E. WALTER et H.W. HUNT. 1988. Arthropod regulation of micro and mesobiota in below ground detrital food webs. *Annual Review of Entomology*, 33: 419-439.
- NORTON, R.A. 1973. Ecology of soil and litter spiders. pp. 138-156 *dans* Dindal, D.L. (ed.), *Proceeding of the first soil microcommunities conference*. At Syracuse, New York, 18-20 October 1971. U.S. Atomic Energy Commission. Washington, D.C. 246 pp.
- PAJE, F. et D. MOSSAKOWSKI. 1984. pH-preferences and habitat selection in carabid beetles. *Oecologia*, 64: 41-46.
- PARÉ, D., Y. BERGERON et C. CAMIRÉ. 1993. Changes in the forest floor properties of Canadian southern boreal forest after disturbance. *Journal of Vegetation Science*, 4: 811-818.
- PAWLUCK, S. 1985. Soil micromorphology and soil fauna: problems and importance. *Quaestiones Entomologicae*, 21: 473-496.
- PEARSE, A.S. 1943. Effects of burning-over and racking-off litter on certain soil animals in the duke forest. *American Midland Naturalist*, 29: 406-424.
- PECK, S.B. 1991. Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agrytidae and Leiodidae. pp. 1113-1136 *dans* Dindal, D.L. (ed.), *Soil biology guide*. John Wiley and sons, New-York. 1349 pp.
- PEREL, T.S., L.O. KARPACHEVSKY et E.V. YEGOROVA. 1971. The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest litter-fall. *Pedobiologia*, 11: 66-70.
- PETERSEN, R.G. 1985. Design and analysis of experiments. Statistics: textbooks and monographs. Volume 66. Marcel Dekker Inc. New York. 429 pp.
- PETERSEN, H. et M. LUXTON. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39: 287-387.
- PHILLIPSON, J. 1970. Other Arthropods. pp. 262-287 *dans* Phillipson, J. (ed.), *Methods of study in soil ecology: Population, production an energy flow*. HIP Hanbook no 18. Oxford and Edinburgh, Blackwell Scientific Publications. 297 pp.

- PIELOU, D.P. et A.N. VERMA. 1968. The arthropod fauna associated with the birch bracket fungus, *Polyporus betulinus*, in eastern Canada. The Canadian Entomologist, 100: 1179-1199.
- PONGE, J.-F. 1984. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. - La couche L1 d'un moder sous Pin Sylvestre. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol., 21: 161-187.
- _____ 1985. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. II. La couche L2 d'un moder sous *Pinus sylvestris*. Pedobiologia, 28: 73-114.
- _____ 1988. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F1 d'un moder sous *Pinus sylvestris*. Pedobiologia, 28: 1-64.
- PRICE, P.W. 1984. Insect Ecology. Second edition. John Wiley and Sons, New York. 607 pp.
- RAPOPORT, E. et E. OROS. 1969. Transport and handling of soil sample and its effect on the micro and mesofauna. Revue d'Écologie et de Biologie des Sols, 6: 31-39.
- RICE, L.A. 1932. Effect of fire on the prairie animal communities. Ecology, 13: 393-401.
- ROWE, J.S. 1972. Forest region of Canada. Environment Canada. Publ. No. 1300. Ottawa, Ontario, Canada. 172 pp.
- _____ 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. pp. 135-154 dans Wein, R.W. & D.A. McLean (eds.), The role of fire in Northern Circumpolar Ecosystems. Based on conference held 22-24 October 1979, by Fire Science Center, University of New-Brunswick, Fredericton. Publ. on behalf of SCOPE/ICSU. John Wiley and Sons, New-York. 322 pp.
- ROWE, J.S. et G.W. SCOTTER. 1973. Fire in the boreal forest. Quaternary Research, 3: 444-464.
- RUSEK, J. 1985. Soil microstructures - contribution on specific soil organisms. Quaestiones Entomologicae, 21: 497-514.

- SAILER, R.I. 1969. A taxonomist's view of environmental research and habitat manipulation. Proceedings of the Tall Timber Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management, 1: 37-45.
- SCHAEFER, M. et J. SCHAUERMANN. 1990. The soil fauna of beech forest: comparison between a mull and a moder soil. *Pedobiologia*, 34: 299-314.
- SCHERRER, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin (ed.). 850 pp.
- SCUDDER, G.G.E. 1979. Present patterns in the fauna and flora of Canada. pp. 87-179 *dans* Danks, H.V. (ed.), Canada and its insect fauna. Memoirs of the entomological Society of Canada, no 108. 573 pp.
- SEASTEDT, T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, 29: 25-46.
- SEASTEDT, T.R. et D.A. CROSSLEY, Jr. 1981. Microarthropod response following cable logging and clear-cutting in the southern Appalachians. *Ecology*, 62: 126-135.
- SMETANA, A. 1971. Revision of the tribe Quediini of America North of Mexico (Coleoptera: Staphilinidae). Memoirs of the entomological Society of Canada, no 79. 303 pp.
- SMITH, D.B. et M.K. SEARS. 1982. Mandubular structure and feeding habits of three morphologically coleopterous larvae: *Cucujus clavipes* (Cucujidae), *Dendroides canadensis* (Pyrochroidae), and *Pitho depressus* (Salpingidae). *The Canadian Entomologist*, 114: 173-175.
- SPRINGET, J.A. 1979. The effects of a single hot summer fire on soil fauna and on litter decomposition in Jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest in Western Australia. *Australian Journal of Ecology*, 4: 279-291.
- STEHR, F.W. 1987a. Immature Insects. Volume 1. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 754 pp.
- _____. 1987b. Techniques for collecting, rearing, preserving and studying immature Insects. pp. 7-18 *dans* Stehr, F.W. (ed.), Immature Insects. Volume I. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 754 pp.
- _____. 1991. Immature Insects. Volume 2. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque, Iowa. 975 pp.

- STEYSKAL, G.C., W.L. MURPHY et E.D. HOOVER. 1986. Insect and mites: Techniques for collection and preservation. United States department of Agriculture. Miscellaneous publication No. 1443. 103 pp.
- SZUJECKI, A. 1972. Impact of clearcutting on the soil entomofauna. pp. 4305-4309 *dans* Contribution in the seventh world forestry congress Bueno Aires, Argentina 3.
- TARDIF, J. et Y. BERGERON. 1992. Analyse écologique des peuplements de frêne noir (*Fraxinus nigra*) des rives du lac Duparquet, nord-ouest du Québec. Canadian Journal of Botany, 70: 2294-2302.
- TARRANT, R.F. 1956. Effects of slash burning on some soil of the Douglas-fir region. Soil Science Society of America Proceedings, 20: 408-411.
- TESKEY, H.J. 1976. Diptera larvae associated with trees in North America. Memoirs of the entomological Society of Canada, no 100. 53 pp.
- TEUBEN, A. et G.R.B. SMIDT. 1992. Soil Arthropod numbers and biomass in two Pine forests on different soils, related to functional group. Pedobiologia, 36: 79-89.
- TOUTAIN, F. 1987. Les litières: siège de systèmes interactifs et moteur de ces interactions. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 24: 231-242.
- TRABAUD, L. 1990. Influence du feu sur les propriétés chimiques des couches superficielles d'un sol de garrigue. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 27: 383-394.
- VAN WAGNER, C.E. 1963. Prescribed burning experiments: Red and White Pine. Canada Dept. Forestry Publication No. 1020, Ottawa.
- VANNIER, G. 1971. Reactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris.
- 1978. Étude expérimentale de l'effet immédiat du feu de litière sur les Microarthropodes d'un sol forestier. Bulletin du Musée national d'Histoire naturelle de Paris, 42: 51-63.
- VANNIER, G. et P. VIDAL. 1965. Sonde pédologique pour l'échantillonnage des microarthropodes. Revue d'Écologie et de Biologie du Sol, 2: 333-337.

- VINCENT, J.S. et L. HARDY. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire Québécois. *Géographie Physique et Quatenaire*, 31: 357-372.
- WALLWORK, J.A. 1983. Oribatids in forest ecosystems. *Annual Review of Entomology*, 28: 109-130.
- WEIN, R.W. 1983. Fire behaviour and ecological effects in organic terrain. pp. 81-95 *dans* Wein, R.W. & D.A. McLean (eds.), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. Based on conference held 22-24 October 1979, by Fire Science Center, University of New-Brunswick, Fredericton. Publ. on behalf of SCOPE/ICSU. John Wiley and Sons, New-York. 322 pp.
- WEIN, R.W. et D.A. McLEAN. 1983. An overview of fire in northern ecosystems. pp. 1-18 *dans* Wein, R.W. & D.A. McLean (eds.), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. Based on conference held 22-24 October 1979, by Fire Science Center, University of New-Brunswick, Fredericton. Publ. on behalf of SCOPE/ICSU. John Wiley and Sons, New-York. 322 pp.
- WIGGINS, G.B. 1992. Who speaks for systematics biology in Canada? *Entomological Society of Canada bulletin*, 24: 197-202.
- WILLIAMS, G. 1959. Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. *Journal of Animal Ecology*, 28: 309-330.
- WILSON, D.S., W.G. KNOLLENBERG et J. FUDGE. 1984. Species packing and temperature dependant competition among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). *Ecological Entomology*, 9: 205-216.
- YOSHIMOTO, C.H. 1979. Hymenoptera. pp. 485-508 *dans* Danks, H.V. (ed.), *Canada and its insect fauna*. *Memoirs of the entomological Society of Canada*, no. 108. 573 pp.