

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	I
RÉSUMÉ	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
CHAPITRE I :	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
REVUE DE LITTÉRATURE	3
Introduction.....	3
Effets nocifs des ectoparasites sur leurs hôtes	6
Susceptibilité des hôtes	10
Comportements préventifs.....	12
Toilettage	13
Désinfection du nid	15
Sélection sexuelle	16
Comportements défensifs.....	17
Mouvements repoussant les insectes	18
Sélection de l'habitat.....	20
Regroupement	23
Dispersion.....	25
Conclusion.....	26
BIBLIOGRAPHIE.....	27
CHAPITRE II :	
IMPACTS OF BITING FLIES ON THE BEHAVIOR AND HABITAT USE OF THE NORTH AMERICAN PORCUPINE	38
Introduction.....	41
Materials and methods	43
General approach	43

Study area	43
Insect abundance.....	44
Repelling movements and microhabitat use.....	46
Black fly bites.....	47
Statistical analyses	48
Results	49
Insect abundance.....	49
Repelling movements.....	50
Microhabitat use.....	51
Black flies bites	51
Discussion	52
Defensive behavior	52
Microhabitat use.....	54
Acknowledgements	56
References	57
Tables and figures	65
CHAPITRE III :	
CONCLUSIONS DU MÉMOIRE.....	72

CHAPITRE I :

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les insectes hématophages tels les moustiques et les mouches noires peuvent avoir un impact important sur leurs hôtes. En effet, en plus du dérangement, les insectes piqueurs peuvent soutirer d'importantes quantités de sang et être vecteurs de nombreuses maladies. Au Canada seulement, les insectes piqueurs sont responsables de la transmission de l'encéphalite équine de l'Est et de l'Ouest, de l'encéphalite de St-Louis, du virus du Nil occidental et de plusieurs parasites du sang comme les *Leucocytozoa* (Wood et al. 1979; Helson et al. 1980; Allan et al. 1982; Laird 1982; Mason et Shemanchuk 1990; Apperson et al. 2002). Les coûts énergétiques encourus par les piqûres d'insectes étant tellement importants, il peut être avantageux pour les hôtes d'investir dans des comportements défensifs. Les types de défense utilisés par les hôtes comprennent le regroupement et l'attroupelement pour le bénéfice individuel (« selfish herding »), qui se limite aux espèces sociales, et les mouvements d'inconfort et l'utilisation de microhabitats refuges, qui peuvent être pratiqués par tous les hôtes potentiels (Hart 1992; 1994; voir la section revue de littérature).

La plupart des études sur les interactions entre les animaux sauvages et les insectes piqueurs ont été effectuées dans des habitats ouverts où les animaux sont faciles à observer. Toutefois, les insectes piqueurs sont largement distribués dans les habitats

forestiers et représentent donc un dérangement potentiellement important pour les animaux vivants dans ces milieux. Par ailleurs, Martin et al. (1994) ont démontré que le nombre moyen d'attaques de mouches noires était supérieur dans les habitats forestiers que dans les milieux ouverts et ils indiquent que les hôtes habitant en forêt pourraient subir un plus grand harcèlement.

Les études comportementales en milieu forestier sont rares puisque les hôtes sont plus difficiles à observer et les microhabitats disponibles sont largement plus variés. Comme première étape pour quantifier les coûts énergétiques subis par les mammifères forestiers suite aux attaques d'insectes hématophages, nous avons utilisé le porc-épic d'Amérique (*Erethizon dorsatum*), un habitant typique des forêts nord-américaines, comme modèle d'étude. L'utilisation du porc-épic comme modèle comporte plusieurs avantages : 1) ils ne sont pas très mobiles et, une fois localisés par télémétrie, leur comportement est facilement observable; 2) ils sont partiellement arboricoles et utilisent donc l'éventail complet des microhabitats disponibles en forêt (i.e. dimensions verticale et horizontale de l'habitat); 3) il y a déjà des mentions dans la littérature du harcèlement des porcs-épics par les insectes piqueurs (Marshall et al. 1962; Roze 1989); et 4) l'équipe de D. Berteaux avait observé depuis 2000, sur le ventre des porcs-épics capturés dans l'aire d'étude, des marques rouges associées aux piqûres d'insectes.

Les objectifs de notre étude sont donc de déterminer si les moustiques et les mouches noires ont un impact mesurable sur le comportement et l'utilisation de microhabitats du porc-épic. Nous avons prédit que, en réaction au dérangement par les insectes, les porcs-épics vont démontrer des mouvements d'inconfort et utiliser des

microhabitats où l'abondance d'insectes est inférieure. Nous tenterons avec cette étude de vérifier si l'abondance des insectes varie en fonction du temps (progression de la saison) et de l'espace (microhabitats tels que les différentes espèces d'arbres et les tanières rocheuses) et, s'il existe une telle variation, si elle occasionnera chez le porc-épic l'expression de mouvements d'inconfort, l'utilisation de microhabitats refuges et l'augmentation du nombre de piqûres observés.

Au niveau de la méthodologie, il serait possible en théorie d'utiliser une approche expérimentale en comparant le comportement de porcs-épics vivant dans des zones où l'abondance d'insectes serait manipulée par utilisation d'insecticides. Cette approche n'était toutefois pas disponible pour notre étude en raison de la réglementation en place sur notre aire d'étude. Nous avons donc comparé le comportement de porcs-épics à différentes périodes de l'été durant lesquelles l'abondance d'insectes piqueurs variait considérablement. Nous avons effectué, en 2002, un été de terrain préliminaire afin d'explorer les variations de l'abondance d'insectes à travers le temps et les microhabitats, de façon à générer des hypothèses qui ont été testées en 2003.

REVUE DE LITTÉRATURE

Introduction

Au cours de l'évolution, certains organismes ont développé des caractéristiques leur permettant de tirer avantage des organismes qui les entourent. Ce type de relation où un organisme retire des bénéfices au détriment d'un autre sans causer la mort immédiate

de ce dernier se nomme le parasitisme. Les définitions du terme *parasite* varient, mais de façon générale, les auteurs s'entendent pour dire qu'il s'agit d'organismes qui obtiennent leur nourriture d'un hôte sans causer sa mort immédiate (Wilson 1979; McFarland 1990; Begon et al. 1996; Primack 1998), mais en lui infligeant des dommages parfois importants (Immelmann 1990; Roberts et Janovy 1996; Matthews 1998).

Les parasites peuvent se diviser entre *macroparasites*, visibles à l'œil nu, et *microparasites* qui comprennent les protozoaires, les bactéries et les virus (Hart 1994). Il est également possible de classer les parasites selon la portion de leur vie qui sera passée au contact d'un hôte. Il y a donc les *parasites permanents* qui dépendent d'un hôte pour la majorité de leur vie et les *parasites temporaires* ou *intermittents* qui se nourrissent et repartent (Chandler et Read 1967; Roberts et Janovy 1996). Dans cette revue de littérature, je traiterai uniquement des macroparasites et mettrai l'emphase sur les parasites temporaires.

La position par rapport à l'hôte peut également servir à différencier les parasites. En effet, il existe les *endoparasites* qui se logent à l'intérieur de l'hôte (intestins, organes, sang, etc.) et les *ectoparasites* qui vivent à la surface du corps (Chandler et Read 1967; Immelmann 1990; McFarland 1990; Smyth et Wakelin 1994; Roberts et Janovy 1996). Toutefois, les espèces incluses dans les ectoparasites diffèrent selon les auteurs. Certains se limitent aux organismes qui passent une importante partie de leur vie sur un hôte (Wilson 1979; Smyth et Wakelin 1994; Matthews 1998) tandis que d'autres incluent également les insectes hématophages (Fréchette 1986; Roberts et Janovy 1996). La différenciation vient du fait que les insectes qui se nourrissent de sang ne font que visiter

leur hôte le temps de s'alimenter et qu'ils peuvent visiter plusieurs hôtes différents. C'est pour cette raison que certains auteurs les définissent comme étant des *microprédateurs* (Roberts et Janovy 1996; Matthews 1998). Puisque les effets des endoparasites sur les hôtes et les réponses de ceux-ci sont totalement différents et pourraient faire le sujet d'un rapport complet, je me limiterai ici, aux effets des ectoparasites. De plus, j'utiliserai le terme ectoparasite dans sa définition large en y incluant les insectes piqueurs.

Il existe également d'autres types de parasitisme dont le kleptoparasitisme et le parasitisme de couvée, qui ne seront pas traités dans ce rapport. Le kleptoparasitisme est le vol de la nourriture de l'hôte par un animal parasite (Grier et al. 1992). Quant au parasitisme de couvée, il s'agit d'un oiseau parasite, comme le coucou gris (*Cuculus canorus*), qui pond ses œufs dans le nid d'une autre espèce (Sutherland 2000).

Donc bien que les définitions de parasite diffèrent, il est généralement reconnu que les parasites causent des préjudices parfois très importants aux hôtes qui les supportent (augmentation des dépenses énergétiques, pertes de poids, maladies, morts, etc.). Toutefois, les hôtes ne restent pas, la plupart du temps, sans réagir. En effet, il existe plusieurs réponses physiologiques, immunologiques et comportementales pour contrer les différents parasites. Le principal objectif de cette revue de littérature est de résumer les effets des ectoparasites chez leurs hôtes (principalement les mammifères) ainsi que les comportements utilisés par ces derniers pour contrer le harcèlement des insectes.

Effets nocifs des ectoparasites sur leurs hôtes

Les parasites exploitent donc leur hôte au détriment de celui-ci et, bien qu'ils ne causent généralement pas leur mort afin de conserver leur source de nourriture, ils peuvent entraîner des dommages plus ou moins importants chez ces hôtes. Les effets peuvent varier d'une simple irritation ou d'un léger dérangement jusqu'à la mort de l'hôte.

Les ectoparasites peuvent causer des dépenses énergétiques coûteuses en mouvements répulsifs, par exemple, et même entraîner un bilan énergétique négatif lorsque les insectes sont très abondants (Walsh et al. 1992; Toupin et al. 1996). Plusieurs études sur le caribou (*Rangifer tarandus*) et le renne ont démontré qu'un harcèlement sévère par les oestres (Gasterophilidae) provoque généralement une diminution du temps consacré à l'alimentation et au repos alors que la période passée en position debout et la fréquence des changements d'activité augmentent (Downes et al. 1986; Folstad et al. 1991; Toupin et al. 1996; Mörschel et Klein 1997; Colman et al. 2001; Hagemoen et Reimers 2002; Colman et al. 2003). Par exemple, une diminution de 23% du temps passé à s'alimenter et une augmentation de 38% du temps passé en position debout ont été observées chez les caribous du troupeau de la Rivière George, au Québec (Toupin et al. 1996). Des résultats similaires ont été observés chez les bœufs musqués (*Ovibos moschatus*) réintroduits en Alaska (Jingfors 1982), le bétail (*Bos taurus*) (Fredeen 1969; Harvey et Launchbaugh 1982), la chèvre sauvage (*Capra hircus*) (Brindley et al. 1989), et le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) (Sleeman et Gray 1982), bien que ce dernier semble également utiliser la position couchée pour fuir le harcèlement des insectes (Espmark et Langvatn 1979). Par ailleurs, certains animaux peuvent compenser la réduction de la prise alimentaire en période d'insectes. Sleeman et Gray (1982) ont observé que le cerf

élaphe reprenait le temps passé à s'alimenter qui avait été perdu durant les périodes où les insectes étaient moins abondants. De plus, Dougherty et al. (1993; 1994; 1995) ont observé une compensation au niveau de la prise alimentaire chez la vache. En effet, elles augmentaient le taux et la taille de leurs bouchées en présence de mouches piquantes des étables (*Stomoxys calcitrans* L.). Quant au caribou, Colman et al. (2003) indiquent qu'il ne semble pas y avoir de compensation et ont même constaté une réduction de la masse corporelle chez les jeunes et les femelles suite à un été de forte abondance d'insectes piqueurs.

Les animaux irrités par les insectes parasitiques peuvent également tenter de fuir en se déplaçant vers des milieux moins propices à ces insectes. Toutefois, ces déplacements peuvent se faire sur de longues distances, plus d'un kilomètre dans le cas des chevaux de Camargue (*Equus caballus*) (Duncan et Cowtan 1980), et peuvent donc entraîner une interruption des activités normales et causer des dépenses énergétiques supplémentaires (Rutberg 1987). De plus, les habitats où le dérangement par les insectes est moindre ne sont pas nécessairement les habitats de meilleure qualité pour l'alimentation (Toupin et al. 1996). Les animaux doivent donc soit faire un compromis entre l'alimentation et le harcèlement par les insectes ou se déplacer vers les habitats-refuges entre les périodes de broutage (Rubenstein et Hohmann 1989).

Au niveau physiologique, plusieurs conséquences du harcèlement des ectoparasites peuvent être observées. Tout d'abord, les morsures des insectes piqueurs peuvent causer des dommages cutanés et sous-cutanés (van Vuren 1996; Smith et al. 1998). Par exemple, les piqûres de mouches noires (Simuliidae) peuvent occasionner des

dermatites sévères au cou et à la tête des jeunes buses à queue rousse (*Buteo jamaicensis*) (Smith et al. 1998). De plus, les quantités de sang et de fluides corporels soutirées par les insectes piqueurs peuvent être très importantes : pertes de 2 kg de sang chez le caribou à cause des moustiques, en une seule saison (Syroechkovskii 1995 cité par Mörschel et Klein 1997). Ces pertes de sang peuvent affaiblir les animaux de façon marquée et être la cause de perte d'appétit, d'anémie et de déshydratation (Hart 1992; van Vuren 1996; Smith et al. 1998).

Les ectoparasites peuvent également affecter la croissance des hôtes. Une étude sur les mésanges charbonnières (*Parus major*) a démontré que la masse corporelle, la longueur du tarse et de l'aile étaient inférieures chez les jeunes avec des charges de puces plus grandes (Heeb et al. 2000). Il a également été observé chez cette espèce que le succès reproducteur était réduit lorsque le nid était parasité (Richner et al. 1993; Oppliger et al. 1994; Allander 1998). Un ralentissement de la croissance a également été observé chez les marmottes (*Marmota flaviventris*) (van Vuren 1996) et chez les rennes (Helle et Kojola 1994; Colman et al. 2001). De plus, le fait que le gain de masse soit moindre peut engendrer des effets sur la survie des jeunes et la reproduction. Chez le caribou et le renne, le dérangement suite au harcèlement des ectoparasites diminue les réserves corporelles et peut avoir des conséquences négatives sur la reproduction : retardement de l'ovulation, effets sur le taux de grossesse, la période de mise-bas, la croissance et la survie des veaux entre autre par la réduction du temps de tétée (Helle et Tarvinen cités par Downes et al. 1986; Helle et al. 1992; Walsh et al. 1992; Cameron et al. 1993; Colman et al. 2001; 2003).

Un autre impact très nocif des ectoparasites vient des insectes piqueurs vecteurs de maladies. Les insectes hématophages peuvent transmettre des maladies débilitantes et parfois létales aux hôtes, un vecteur parmi les plus connus étant le moustique (Culicidae), vecteur de la malaria. Les oestres qui ne se nourrissent pas du sang de leur hôte peuvent aussi être cause de maladie. En effet, ces insectes peuvent causer des réactions allergiques et des infections secondaires chez les hôtes et entraîner leur mort (Mörschel et Klein 1997). De plus, les larves des oestres du nez (*Gasterophilus haemorrhoidalis*) peuvent pénétrer les poumons de leur hôte suite à une course rapide et causer une pneumonie (Mörschel et Klein 1997).

Finalement, les ectoparasites peuvent avoir des effets sur la réaction des animaux à l'environnement qui les entoure. Par exemple, une réduction de la vigilance ou de la peur face aux prédateurs a été observée chez certains animaux (Anderson 1971; Kavaliers et Colwell 1995a; Moore 2002). Chez les souris (*Mus musculus*), Kavaliers et Colwell (1995b) ont également observé une diminution des habilités spatiales (déplacement en labyrinthe) lorsqu'elles sont exposées aux mouches piquantes des étables. Dans le cas des ongulés, Hart et al. (1992) ont démontré que les infestations de tique peuvent affecter l'habilité de fuir les prédateurs, la capacité des mâles de compétitionner pour un territoire et une diminution de la vigilance. En ce qui concerne les oiseaux, une diminution du nombre de jeunes à l'envol a été observée chez la mésange charbonnière (Heeb et al. 2000). De plus, chez la buse à queue rousse, la mort de jeunes trouvés au pied du nid a été attribuée au fait que l'oisillon avait sauté ou était tombé du nid suite à un harcèlement sévère de mouches noires (Smith et al. 1998).

Les effets des ectoparasites sont donc très nombreux et peuvent être très coûteux au niveau énergétique pour les hôtes. Ces derniers ont donc développé des comportements préventifs (actif même en absence d'insectes) et défensifs (en réaction directe aux insectes) afin de contrer ces effets. Toutefois, pour que ces défenses représentent un avantage, il faut que l'investissement en énergie nécessaire pour les produire soit inférieur au coût occasionné par les ectoparasites.

Susceptibilité des hôtes

Les ectoparasites repèrent généralement leurs hôtes selon des signaux chimiques (ex. CO₂) et visuels et certains facteurs peuvent augmenter la susceptibilité de ces derniers. Le harcèlement des ectoparasites est fortement influencé par l'âge chez plusieurs hôtes. Toutefois, l'effet varie selon les espèces. En effet, bien que dans la plupart des cas, ce soient les plus jeunes qui subissent le plus de dérangement (Kale et al. 1972; LaPointe 1983; Edman et Scott 1987; Woollard et Bullock 1987; Smith et al. 1998; Colman et al. 2003), certains auteurs ont observé un plus grand harcèlement chez les adultes (Edman et Spielman 1988; Sota et al. 1991; Torr et Mangwiro 2000), notamment chez le porc-épic (Marshall et al. 1962). Par exemple, Rubenstein et Hohmann (1989) ont observé huit fois plus de mouches sur les chevaux adultes (*Equus caballus*) comparativement aux jeunes, ce qui a été attribué à une surface disponible aux morsures plus petite et un taux métabolique inférieur chez ces derniers. Chez les cervidés, les bois peuvent également faire la différence au niveau du harcèlement. En effet, Woollard et Bullock (1987) ont observé que les insectes tendaient à piquer aux extrémités des bois chez les adultes tandis qu'ils s'attaquaient à la tête des jeunes sans bois. Dans le cas des

rennes semi-domestiques, ce sont les jeunes nés tardivement et les femelles qui ont le moins de réserves corporelles qui ont été le plus affectés par les ectoparasites (Helle et Kojola 1994). Heeb et al. (2000) ont également trouvé que les oiseaux les plus faibles et les moins nourris étaient les plus dérangés par les ectoparasites.

Un autre facteur pouvant influencer la susceptibilité des différents membres d'une population d'hôte est le sexe. Certains ectoparasites détectent les hôtes potentiels à l'aide d'indicateurs chimiques. Rubenstein et Hohmann (1989) croient que la différence entre les hormones des chevaux mâles et femelles pourraient expliquer le fait que les mâles et les femelles allaitantes soient les plus détectés par les mouches.

La taille et la masse affectent également la susceptibilité des hôtes. Les espèces de grande taille subissent généralement un harcèlement plus élevé que les espèces de plus petite taille puisque ces derniers exercent un plus grand nombre de mouvements de répulsion par minute et sont donc plus défensifs (Edman et al. 1974; Day et Edman 1984; Edman et Scott 1987; Sota et al. 1991; Krasnov et al. 1997; Stanko et al. 2002).

Enfin, la densité des populations et l'habitat dans lequel elles se trouvent sont des facteurs agissant sur la susceptibilité. Dans le cas des insectes piqueurs, les jeunes et les femelles rennes grégaires sont moins harcelés que les mâles tandis que le regroupement est bénéfique pour les parasites tels les oestres et les taons (Helle et al. 1992; Hart 1994). En ce qui concerne l'habitat, Hart et al. (1992) mentionnent qu'il existe une relation positive entre la quantité d'ectoparasites qui se trouvent dans l'habitat et la charge d'ectoparasites des animaux vivants dans ces habitats.

En résumé, les individus les plus susceptibles au harcèlement des ectoparasites sont généralement les plus jeunes, les plus faibles ou ceux qui expriment le moins de comportements défensifs.

Comportements préventifs

Si les parasites ont pu évoluer pour tirer partie de différents hôtes, ces derniers ont également pu développer des réponses préventives pour éviter le harcèlement de parasites. Chez les vertébrés, la désinfection du nid, la sélection de partenaire sexuelle et le toilettage sont associés à la protection contre les parasites (références ci-dessous). On peut classer ces comportements à différents niveaux : l'individu pour le toilettage, l'environnement physique pour la désinfection du nid, et l'environnement social pour le toilettage collectif et la sélection sexuelle. Ces réponses se produisent généralement sans stimulation des parasites bien que parfois, ceux-ci peuvent augmenter la réponse défensive comme c'est le cas avec le toilettage. Certains pourraient considérer comme comportement préventif la sélection d'habitat dans lesquels l'abondance d'ectoparasites est inférieure. Toutefois, aucune étude ne fait mention de sélection préférentielle d'habitat par les animaux afin de prévenir les attaques. Il semble que le déplacement vers les habitats refuges soit toujours une réponse à l'abondance des ectoparasites et sera donc traité dans la section traitant des comportements défensifs.

Toilettage

Le toilettage est reconnu comme une activité ayant pour fonction le nettoyage du pelage, mais il semble qu'il soit également très efficace pour se débarrasser des ectoparasites (Murray 1990; Hart 1992; Hart et al. 1992; 1994; Moore 2002). Le toilettage est considéré ici comme un comportement préventif. En effet, Hart et al. (1992) ont développé l'hypothèse du toilettage programmé qui stipule que, dans un environnement qui possède peu d'ectoparasites, le toilettage continue d'être exercé de façon régulière mais avec une plus faible intensité que lorsque l'abondance d'insectes est élevée. La programmation diffèrera selon les espèces, leur organisation sociale et l'habitat dans lequel elles se trouvent (Hart et al. 1992). Pour que le toilettage soit efficace, il faut qu'il élimine les stades de développement essentiels du cycle vital des ectoparasites; que la surface toilettée soit assez importante; que le temps de toilettage soit suffisant; et que les ectoparasites n'aient pas de sites de prédilection d'où ils ne puissent être délogés (Murray 1990).

Il existe deux types de toilettage : le toilettage oral qui se fait avec la langue (bétail) ou les incisives latérales et les canines (antilopes) et le toilettage qui se fait à l'aide des pattes. Hart et al. (1992) suggèrent que le toilettage à l'aide des pattes est moins efficace que le toilettage oral. Ceci semble appuyé par des études de Murray sur les souris qui a démontré que, lorsque le toilettage à l'aide des pattes était obstrué, leurs charges de pou étaient 30 fois plus élevées que chez le groupe témoin tandis qu'elles étaient 60 fois supérieures lorsque le toilettage oral était bloqué (Murray 1961, 1987 cités par Hart 1992). L'efficacité du toilettage pour éliminer les ectoparasites est également démontrée par une étude sur différentes espèces d'antilope d'Afrique qui a établi que le toilettage permettait

de réduire considérablement les charges de tiques (Hart et al. 1992). Le toilettage est également efficace pour le bétail (Hart 1994). Lorsque le toilettage oral n'est pas permis, les densités de pou du bétail augmentent d'un facteur de six, mais trois jours seulement après le recommencement du toilettage, les charges de pou reviennent à la normale (Lewis et al. 1967 cités par Hart 1994).

Bien que le toilettage soit généralement individuel, certains groupes d'animaux exercent le toilettage mutuel (« allogrooming »). Selon Hart et al. (1992), le toilettage mutuel chez les impalas permettrait de réduire les charges de tique dans les zones difficilement accessibles, soient la tête et le cou, en plus de jouer un rôle social et de thermorégulation (Moore 2002). Les primates, les gorfous et les rongeurs sont également reconnus pour pratiquer le toilettage collectif afin de réduire les fardeaux d'ectoparasites (Brooke 1985; Murray 1990; Moore 2002).

Le toilettage doit apporter des bénéfices puisqu'il comporte également des coûts. En effet, lors du toilettage, il peut y avoir une perte importante d'eau par la salive, une attrition des dents latérales, un coût énergétique et une réduction de la vigilance qui peut augmenter la vulnérabilité face aux prédateurs (Hart et al. 1992; Moore 2002). Le toilettage peut également avoir un impact négatif sur la thermorégulation. En effet, une étude sur les orignaux a démontré que les individus qui avaient plus de tiques perdaient leur pelage d'hiver plus tôt en raison du toilettage plus important (Samuel 1991). Le harcèlement des parasites doit donc être assez dérangeant pour que les animaux assument les inconvénients encourus par le toilettage.

Désinfection du nid

Certaines espèces utilisent le même nid au cours de plusieurs années consécutives ce qui les rend particulièrement vulnérables aux ectoparasites. Afin de contrer ces infestations, les oiseaux peuvent amener des plantes avec des propriétés aromatiques à leur nid dans le but d'éloigner les ectoparasites (Petit et al. 2002).

Par exemple, les mésanges charbonnières retirent le matériel de l'ancien nid avant d'entreprendre la construction du nouveau en incluant des plantes et du duvet, ce qui contribue à réduire la survie et la reproduction des ectoparasites (Heeb et al. 2000). L'utilisation de plantes avec des propriétés insecticides a également été démontrée chez la mésange bleue corse (*Parus caeruleus*) dans le cas des moustiques et chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) contre les puces et les mites (Murray 1990; Hart 1992; Lafuma et al. 2001; Moore 2002). Cette dernière espèce utilise plusieurs plantes qui semblent avoir des propriétés insecticides : aigremoine (*Agrimonia eupatoria* L.), carotte sauvage (*Daucus carota* L.), vergerette (*Inula dysenterica* L.), solidage (*Solidago virgaurea* L.), achillée millefeuille (*Achillea millefolium* L.) et ortie (*Urticaceae* spp.) (Moore 2002). Lors d'une étude où la carotte sauvage, la plante aromatique préférée par les étourneaux, était retirée des nids, il y a eu une augmentation de 50% des liponysses des volailles (*Ornithonyssus sylviarum*) (Moore 2002). Hart (1992) mentionne également que les plantes utilisées par les étourneaux d'Europe contribuent à ralentir l'éclosion des oeufs de pou et l'émergence des larves de mites. En plus d'apporter des plantes ayant des propriétés insectifuges, les oiseaux peuvent nettoyer leur nid des ectoparasites qui s'y trouvent. En effet, Christie et al. (1996) ont démontré que les mésanges charbonnières qui

habitent un nid parasité passaient 27% de leur nuit à nettoyer le nid comparativement à 8% pour celles qui avaient un nid non parasité.

La plupart des exemples de désinfection de nid portent sur les oiseaux. À ma connaissance, aucune étude n'a démontré l'utilisation de plantes aromatiques chez les mammifères pour désinfecter le nid. Toutefois, Butler et Roper (1996) ont démontré que les blaireaux (*Meles meles*), lorsque la densité d'ectoparasites devenait trop grande, changeaient de nid pour un qui n'avait pas été utilisé récemment. Ils mentionnent également que l'utilisation de nids multiples pourrait être répandue chez les mammifères utilisant des terriers comme défense contre les ectoparasites permanents.

Sélection sexuelle

Une autre méthode que les hôtes éventuels ont développée afin de réduire les risques d'infections par les ectoparasites est la sélection d'un partenaire sexuel. Les principaux buts de la sélection de partenaires sexuels les moins parasités possibles seraient de : 1) éviter l'acquisition de parasites de contact lors de l'accouplement; 2) se lier à des mâles moins parasités qui sont généralement plus vigoureux et en meilleure santé, ce qui est un avantage lorsqu'il y a soins parentaux; 3) s'accoupler à des mâles résistants pouvant transmettre cette capacité à leur progéniture (Read 1990; Moore 2002). De plus, le fait que le parasitisme puisse réduire la capacité des mâles à acquérir un territoire peut également contribuer au fait que les femelles les rejettent pour la reproduction (Hart 1992). Il existe plusieurs indices de la santé ou de la résistance aux parasites d'un partenaire sexuel potentiel : la compétition intraspécifique, les indices chimico-sensoriels, les signes

directs externes d'infection et les caractères sexuels secondaires (Read 1990; Moore 2002).

Chez la gélinotte des armoises (*Centroercus urophasianus*) et le pigeon biset (*Columba livia*), il semble que les femelles aient la capacité de déterminer quels sont les mâles les moins parasités (Hart 1992). Chez la souris, Kavaliers et al. (2003) ont démontré que l'odeur permettait aux femelles de faire la distinction entre les mâles porteurs d'ectoparasites et ceux qui n'en avaient pas et préféraient ces derniers. Une sélection de mâles ont une charge de parasites inférieure suite au toilettage a également été observée chez le campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*) (Ferkin et al. 1996).

Comportements défensifs

Bien que les comportements préventifs semblent efficaces, les ectoparasites peuvent déjouer cette protection et arriver jusqu'à l'hôte. Dépendamment du niveau de harcèlement, les hôtes pourront répondre par des comportements défensifs plus ou moins longs et intenses : au niveau de l'individu, les mouvements d'inconfort et l'utilisation de microhabitats refuges, et au niveau social le regroupement et la dispersion. Par ailleurs, ces comportements s'appliquent surtout aux insectes hématophages et parasites plutôt qu'aux ectoparasites permanents (Hart 1994). Le niveau de défense dépend également de l'espèce, de la taille, de l'âge, de la santé, de l'individualité et du niveau d'activité de l'hôte (Edman et Scott 1987; Edman et Spielman 1988; Moore 2002). Toutefois, pour représenter un avantage au niveau énergétique, les coûts encourus par la pratique de ces comportements doivent être inférieurs aux coûts occasionnés par les insectes piqueurs.

Mouvements repoussant les insectes

Lorsqu'un animal veut se débarrasser de façon rapide d'insectes bourdonnant autour de lui, le premier réflexe sera de tenter de les chasser par des mouvements rapides. Donc, plus le harcèlement est grand, plus le nombre d'actions visant l'éloignement des insectes sera grand. En effet, il a été démontré que le taux de ces mouvements d'inconfort est positivement corrélé avec l'abondance des insectes (Rubenstein et Hohmann 1989; Hart 1992; Ralley et al. 1993; 1994; Noel et al. 1998; Torr et Mangwiro 2000). Ces défenses peuvent réellement avoir un impact pour contrer les insectes piqueurs puisque lorsque les hôtes sont immobilisés, le nombre d'attaques augmente considérablement (Edman et al. 1974; Vale 1977; Waage et Nondo 1982; Day et Edman 1984).

Ces comportements visant la répulsion des insectes ont été bien étudiés chez les ongulés (Duncan et Cowtan 1980; Woollard et Bullock 1987; Brindley et al. 1989; Rubenstein et Hohmann 1989; Helle et al. 1992; Toupin et al. 1996). Les mouvements les plus fréquemment observés chez ces animaux sont des mouvements de la tête et du corps, des coups de pied au sol, des morsures vers les régions attaquées et des battements de la queue et des oreilles (Duncan et Cowtan 1980; Toupin et al. 1996). Des comportements similaires ont été observés chez le bétail, le porc (*Sus scrofa*), la chèvre (*Capra hircus*) et le mouflon d'Amérique (*Ovis dalli*) (Brindley et al. 1989; Sota et al. 1991; Dougherty et al. 1993; Ralley et al. 1993; Dougherty et al. 1995; Baylis 1996; Mooring et al. 2003).

La course peut également être une méthode efficace pour éloigner les insectes dérangeant. Les chevaux, les rennes, les wapitis (*Cervus canadensis*) et le bétail, entre autres, sont reconnus pour courir afin d'échapper aux ectoparasites (Helle et al. 1992; Hart 1994; Noel et al. 1998; Moore 2002). Il a également été démontré que les éléphants d'Afrique utilisent des branches d'arbre comme outil pour éloigner les mouches qui viennent les harceler et que cette technique était efficace puisque les éléphants qui avaient accès à des branches d'arbres étaient entourés d'une plus faible quantité de mouche (Hart et Hart 1994).

Dans le cas des petits mammifères et des oiseaux, les comportements de défense contre les moustiques sont similaires à ceux observés chez les grands ongulés : battements de la queue et des oreilles, coups de pied au sol et frottement du visage (Hart 1994). Chez les mammifères, le singe hurleur (*Alouatta palliata*), l'opossum (*Didelphis virginiana*), le raton laveur (*Procyon lotor*), le lapin (*Oryctolagus cuniculus*), la souris et le rat (*Rattus rattus*) sont des exemples d'hôtes utilisant les mouvements d'inconfort pour éloigner les insectes (Edman et al. 1974; LaPointe 1983; Walker et Edman 1986; Dudley et Milton 1990; Cully et al. 1991). Le porc-épic est un autre exemple puisqu'il a été observé se brossant la tête avec les pattes de devant durant les périodes intenses de moustique (Marshall et al. 1962). L'écureuil (*Sciurus vulgaris*) et le tamia rayé (*tamias striatus*) utilisent, quant à eux, une variété de mouvements d'inconfort: battement d'oreilles, mouvement du corps et de la tête, coups de pattes, toilettage du visage et morsure en direction des insectes (Walker et Edman 1986).

Chez les oiseaux, les poules (*Gallus gallus*) ainsi que plusieurs espèces de Ciconiiformes ont, entre autres, été observé donnant des coups de pattes et de bec pour réduire le harcèlement des insectes (Edman et al. 1972; Kale et al. 1972; Edman et al. 1974; Edman et al. 1984). Un autre exemple est les jeunes buses à queue rousse harcelées par les mouches noires qui réagissent en battant des ailes, en faisant des mouvements vigoureux autour du nid et avec la tête ainsi qu'avec des coups de bec vers les zones du corps exposées (Smith et al. 1998).

Sélection de l'habitat

Les ectoparasites ne se retrouvent pas dans tous les habitats en même abondance. Ainsi, il existe certains types d'habitat que les animaux peuvent utiliser afin d'échapper au harcèlement de ces insectes. Ce type de réaction est principalement utilisé pour fuir les insectes piqueurs (Hart 1994). La sélection de microhabitats se distingue de la dispersion (qui est discutée plus loin) au niveau du temps nécessaire aux déplacements. Pour la sélection de microhabitats, l'hôte peut se trouver dans un habitat à forte densité d'insectes pour s'alimenter et se déplacer vers des sites de repos à faible harcèlement dans une même journée. En ce qui concerne la dispersion, elle se produit sur un plus long intervalle de temps, une saison par exemple. Toutefois, la plupart des études portant sur la sélection d'habitats ont été effectuées sur les grands ongulés, principalement les caribous.

Un des éléments pouvant affecter les insectes est le vent. En effet, le seuil de vent que les moustiques et les mouches noires peuvent tolérer serait de 6 m/s (Dau 1986 et

Nixon 1991 cités par Toupin et al. 1996). Des animaux harcelés par les insectes ont été observés utilisant des milieux balayés par le vent pour leur échapper. Notamment, les chevaux peuvent utiliser des milieux ouverts comme des baissières et la lisière de marécages ou des crêtes venteuses comme refuge contre les ectoparasites (Keiper et Berger 1982; Rubenstein et Hohmann 1989; Hart 1992). Les caribous et les mouflons d'Amérique sont également reconnus pour utiliser des habitats venteux afin de fuir les insectes (Downes et al. 1986; Walsh et al. 1992; Mooring et al. 2003).

La quantité de végétation peut également avoir une influence sur l'abondance des insectes. Par exemple, les moustiques s'abritent dans la basse végétation (Marshall et al. 1962; Wood 1985) donc un choix d'habitat où la couverture de végétation est importante pourrait comporter une plus grande abondance d'insectes piqueurs. Chez les chevaux de Carmague, l'utilisation de terrain nu ou de laisses de sable permet de réduire le nombre d'attaques par les taons (Duncan et Cowtan 1980). Les caribous et les rennes favorisent également des milieux avec peu ou pas de végétation pour éviter le harcèlement des insectes : toundra, dunes de sable, plaques de neige, plaines de boue et crêtes rocheuses. (Downes et al. 1986; Helle et al. 1992; Toupin et al. 1996; Pollard et al. 1996a; 1996b; Noel et al. 1998).

D'autres microhabitats pouvant être utilisés par les caribous pour échapper aux ectoparasites sont les sites en altitude et les constructions humaines. En effet, lorsque le harcèlement est trop intense, les caribous peuvent se déplacer vers les crêtes montagneuses, sur des promontoires, des dunes de sable et des pingos (Downes et al. 1986; Walsh et al. 1992; Toupin et al. 1996; Pollard et al. 1996a; 1996b). Au niveau des

constructions humaines, les zones de gravier, les routes et les bordures de route sont utilisées (Pollard et al. 1996a; 1996b; Noel et al. 1998). En Alaska, les caribous ont également été observés utilisant les constructions de l'industrie pétrolière, sous les pipelines et les équipements de production élevés, afin de réduire le dérangement occasionné par les ectoparasites (Noel et al. 1998). Dans le cas des rennes semi-domestiques, des remises à foin vides et des cabanons construits comme abris contre les insectes servent, entre autres, de refuge (Helle et al. 1992).

Il existe également d'autres microhabitats pouvant servir de refuge contre les insectes. Par exemple, l'eau semble efficace contre les insectes parasitiques. En effet, Moore (2002) mentionne que, lors de sévère harcèlement de taons (Tabanidae), les hippopotames (*Hippopotamus amphibius*) passent la plupart de leur temps dans l'eau tandis qu'ils sont souvent observés sur les berges lorsque ces insectes sont absents. Le déplacement dans l'eau a aussi été observé chez le bétail en Grande-Bretagne comme moyen d'échapper aux oestres (Hart 1994).

Les arbres peuvent également être utilisés pour fuir le harcèlement comme c'est le cas pour le porc-épic qui utilise les grands arbres surélevés comme protection contre les moustiques et les caribous qui utilisent l'ombre des arbres contre les oestres (Marshall et al. 1962; Pollard et al. 1996a). Les porcs-épics utilisent aussi les trous présents dans les arbres et les tanières pour fuir le harcèlement des mouches noires (Roze 1989). Les babouins ont également été observés à changer d'arbres lorsque les tiques devenaient en trop grand nombre (Hausfater et Sutherland 1984).

Chez les oiseaux, van Riper et al. (1986) ont observé que ces derniers se déplaçaient entre les zones d'alimentation qui contiennent de grandes quantités de moustiques vecteurs de malaria et les aires de repos, plus en altitude, qui ont de faibles densités de moustiques. Finalement, une approche expérimentale avec les épinoches (*Gasterosteus* spp.) a démontré que les individus modifiaient leur choix de microhabitats dépendamment de la présence ou de l'absence de parasites (Poulin et Fitzgerald 1989a).

Regroupement

Un avantage des animaux sociaux est qu'ils peuvent utiliser leurs congénères afin de réduire les attaques d'insectes piqueurs. De plus, plus la taille du groupe est importante, moins les individus subiront de harcèlement (Schmidtman et Valla 1982; Poulin et FitzGerald 1989b; Côté et Poulin 1995). Un comportement de regroupement est souvent observé chez les ongulés et serait responsable d'une diminution du harcèlement des ectoparasites. Par exemple, les chevaux qui se regroupent subissent un taux d'attaques de taons et de mouches inférieur à celui des individus seuls (Duncan et Vigne 1979; Rubenstein et Hohmann 1989). Chez les caribous et les cerfs élaphe, la taille du groupe était positivement corrélée avec l'abondance des moustiques et un harcèlement sévère pouvait résulter en de très larges agrégations (Woollard et Bullock 1987; Pollard et al. 1996a; 1996b; Noel et al. 1998). Un autre exemple de regroupement vient du bétail qui, en réponse aux insectes, forme des fronts de broutage et des attroupements (Schmidtman et Valla 1982; Ralley et al. 1993). Des associations interspécifiques dans le but de réduire le niveau individuel de harcèlement par les ectoparasites ont également été observées chez les primates (Freeland 1977).

Toutefois, une étude de Helle et Aspi (1983) a démontré que la position à l'intérieur du groupe pouvait également affecter le nombre d'attaques d'ectoparasites. En effet, ils ont trouvé que les individus situés à la périphérie du cercle subissaient un nombre d'attaques plus grand que ceux au centre. Les insectes préfèrent avoir de l'espace pour voler autour de leur hôte potentiel (Helle et Aspi 1983). Par contre, le regroupement réduit cet espace tout en limitant l'accès aux sites de piqûres préférentiels, soient les pattes et le ventre dans le cas des mouches noires et les oestres (Helle et Aspi 1983; Helle et al. 1992). De plus, une étude expérimentale sur les épinoches a montré que le regroupement réduisait le nombre d'attaques d'ectoparasites subies par chaque individu (Poulin et FitzGerald 1989b).

Bien que le regroupement semble efficace dans la protection contre les attaques d'ectoparasites, il peut parfois être négligé. En effet, Helle et al. (1992) mentionnent que même si le regroupement serait avantageux pour les caribous lors de l'alimentation dans les tourbières ouvertes, cela occasionnerait par le même fait une augmentation de la vulnérabilité à la prédation, un coût trop élevé à assumer pour ces animaux. Par ailleurs, il peut également être désavantageux puisqu'un groupe de grande taille représente une plus grande quantité d'indices visuels et olfactifs pour les insectes piqueurs ainsi qu'augmenter les risques de propagation des parasites de contact (Côté et Poulin 1995). Ainsi, Davies et al. (1991) ont démontré que les infections de malaria chez les primates d'Amazonie augmentaient avec la taille du groupe.

Dispersion

Comme nous l'avons vu précédemment, la sélection de l'habitat se fait sur une courte période de temps. Toutefois, sur une échelle temporelle plus longue, il est également possible d'observer des comportements de dispersion en réponse aux ectoparasites. En effet, puisque les fardeaux d'ectoparasites sont positivement corrélés avec l'abondance de ceux-ci dans l'habitat de l'hôte, les animaux qui sont fortement attaqués pourraient se déplacer vers des milieux moins infectés. Par exemple, van Vuren (1996) a constaté que les marmottes qui se dispersaient étaient celles avec le plus d'ectoparasites. Par ailleurs, la dispersion du renne lors de la migration après la mise-bas permettrait de réduire le nombre de larves d'oestres dans la harde (Folstad et al. 1991). En effet, les hardes qui demeurent près des sites de vêlage ont des charges d'oestres plus élevées que celles qui migrent.

Une étude a également démontré le lien qui existe entre le taux de harcèlement d'ectoparasites et la dispersion des hirondelles à front blanc (*Hirundo pyrrhonota*) (Brown et Brown 1992). En effet, lorsque les hirondelles sont fortement attaquées par les parasites durant la première année de leur vie, elles ne retourneront pas, l'année suivante, à leur colonie natale pour se reproduire. Elles vont plutôt se disperser vers des colonies de plus petite taille où elles seraient en contact avec moins d'ectoparasites puisqu'il existe une relation positive entre la taille d'une colonie et l'abondance d'ectoparasites (Brown et Brown 1992).

Conclusion

Les ectoparasites peuvent donc avoir un impact potentiel non négligeable sur les mammifères qu'ils parasitent. Toutefois, ces derniers ne restent pas sans réagir et ont développé plusieurs stratégies pour réduire le harcèlement. Au niveau préventif, il existe la désinfection du nid (mais principalement chez les oiseaux), la sélection sexuelle pour des individus qui ont de faible charge d'ectoparasites et qui possèdent des gènes résistants et le toilettage programmé. Des comportements défensifs, directement reliés à la stimulation par les ectoparasites sont également pratiqués : les mouvements répulsifs, la sélection de microhabitats, le regroupement chez les animaux sociaux et la dispersion.

Une critique à faire au niveau de la littérature existante est que plusieurs auteurs se sont concentrés sur les grands ongulés en Arctique. Ces animaux sont facilement observables principalement en raison de leur grande taille et des milieux ouverts dans lesquels ils se trouvent. Néanmoins, comme les densités, les espèces d'ectoparasites et la durée de leur présence sont différentes selon les latitudes, les résultats ne sont pas nécessairement applicables à d'autres milieux. Par exemple, bien que la densité d'insectes soit importante en Arctique durant l'été, ces derniers ne sont présents que sur une courte période de temps comparativement à la saison des insectes plus au sud.

Par ailleurs, certaines études ont été faites sur l'effet des ectoparasites sur les petits mammifères, mais il s'agissait principalement d'étude en laboratoire. Il aurait été intéressant de voir l'impact des ectoparasites en milieu naturel, un milieu qui comporte des relations beaucoup plus complexes que ce qui est possible de réaliser en laboratoire. De plus, les études des micromammifères portaient majoritairement sur les ectoparasites permanents tandis que les effets des insectes hématophages étaient plus examinés pour

les grands mammifères. Des recherches sur l'impact des ectoparasites permanents et temporaires, pour plusieurs tailles de mammifères, pourraient amener plus d'information sur l'effet de la taille par rapport à la susceptibilité et sur les différentes stratégies qui peuvent être employées.

Finalement, la plupart des mammifères étudiés n'utilisent que deux dimensions de leur habitat. L'utilisation de la troisième dimension de l'habitat, comme le fait un animal arboricole, n'a presque pas été étudiée sauf peut-être par Marshall (1962) qui mentionne l'utilisation de grands arbres par les porcs-épics pour éviter les moustiques.

BIBLIOGRAPHIE

- Allan, S. A., Surgeoner, G. A. et Helson, B. V. 1982. Diel biting activity of *Mansonia perturbans* (Diptera: Culicidae) in Southwestern Ontario. Proc. Entomol. Soc. Ont. **113**: 59-63.
- Allander, K. 1998. The effects of an ectoparasite on reproductive success in the great tit: a 3-year experimental study. Can. J. Zool. **76**: 19-25.
- Anderson, R.C. 1971. Neurologic disease in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) introduced into Ontario. Can. J. Zool. **49**: 159.
- Apperson, C. S., Harrison, B. A., Unnasch, T. R., Hassan, H. K., Irby, W. S., Savage, H. M., Aspen, S. E., Watson, D. W., Rueda, L. M., Engber, B. R. et Nasci, R. S. 2002. Host-feeding habits of *Culex* and other mosquitoes (Diptera : Culicidae) in the Borough of Queens in New York City, with characters and techniques for identification of *Culex* mosquitoes. J. Med. Entomol. **39**: 777-785.

- Baylis, M. 1996. Effect of defensive behaviour by cattle on the feeding success and nutritional state of the tsetse fly, *Glossina pallidipes* (Diptera: Glossinidae). Bull. Entomol. Res. **86**: 329-336.
- Begon, M., Harper, J.L. et Townsend, C.R. 1996. Ecology: Individuals, populations, and communities. Third Edition. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Brindley, E.L., Bullock, D.J. et Maisels, F. 1989. Effects of rain and fly harassment on the feeding behaviour of free-ranging feral goats. Appl. Anim. Behav. Sci. **24**: 31-41.
- Brooke, M. 1985. The effect of allopreening on tick burdens of molting eudyptid penguins. Auk. **102**: 893-895.
- Brown, C. R. et Brown, M. B. 1992. Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in Cliff Swallows. Ecology. **73**: 1718-1723.
- Butler, J.M. et Roper, T.J. 1996. Ectoparasites and sett use in European badgers. Anim. Behav. **52**: 621-629.
- Cameron, R.D., Smith, W.T., Gerhart, K.L. et White, R.G. 1993. Calving success of female caribou in relation to body-weight. Can. J. Zool. **71**: 480-486.
- Chandler, A.C. et Read, C.P. 1967. Introduction to parasitology. 10th ed. J. Wiley, New York.
- Christe, P., Richner, H. et Oppliger, A. 1996. Of great tits and fleas: sleep baby sleep. Anim. Behav. **52**: 1087-1092.
- Colman, J.E., Pedersen, C., Hjermann, D.Ø., Holand, Ø., Moe, S.R. et Reimers, E. 2001. Twenty-four-hour feeding and lying patterns of wild reindeer *Rangifer tarandus tarandus* in summer. Can. J. Zool. **79**: 2168-2175.

- Colman, J.E., Pedersen, C., Hjermann, D.Ø., Holand, Ø., Moe, S.R. et Reimers, E. 2003. Do wild reindeer exhibit grazing compensation during insect harassment? *J. Wildl. Manage.* **67**: 11-19.
- Côté, I.M. et Poulin, R. 1995. Parasitism and group-size in social animals: a metaanalysis. *Behav. Ecol.* **6**: 159-165.
- Cully, J.F., Grieco, J.P. et Kissel, D. 1991. Defensive behavior of eastern chipmunks against *Aedes triseriatus* (Diptera, Culicidae). *J. Med. Entomol.* **28**: 410-416.
- Davies, C. R., Ayres, J. M., Dye, C. et Deane, L. M. 1991. Malaria infection rate of Amazonian primates increases with body weight and group size. *Funct. Ecol.* **5**: 655-662.
- Day, J.F. et Edman, J.D. 1984. Mosquito engorgement on normally defensive hosts depends on host activity patterns. *J. Med. Entomol.* **21**: 732-740.
- Dougherty, C.T., Knapp, F.W., Burrus, P.B., Willis, D.C., Burg, J.G., Cornelius, P.L. et Bradley, N.W. 1993. Stable flies (*Stomoxys calcitrans* L.) and the behavior of grazing beef cattle. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **35**: 215-233.
- Dougherty, C.T., Knapp, F.W., Burrus, P.B., Willis, D.C. et Cornelius, P.L. 1994. Moderation of Grazing Behavior of Beef-Cattle by Stable Flies (*Stomoxys-Calcitrans* L). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **40**: 113-127.
- Dougherty, C.T., Knapp, F.W., Burrus, P.B., Willis, D.C. et Cornelius, P.L. 1995. Behavior of grazing cattle exposed to small populations of stable flies (*Stomoxys calcitrans* L.). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **42**: 231-248.
- Downes, C.M., Theberge, J.B. et Smith, S.M. 1986. The influence of insects on the distribution, microhabitat choice, and behavior of the Burwash caribou herd. *Can. J. Zool.* **64**: 622-629.

- Dudley, R. M., K. 1990. Parasite deterrence and the energetic costs of slapping in howler monkeys, *Alouatta palliata*. J. Mammal. **71**: 463-465.
- Duncan, P. et Cowtan, P. 1980. An unusual choice of habitat helps Camargue horses to avoid blood-sucking horse-flies. Biol. Behav. **5**: 55-60.
- Duncan, P. et Vigne, N. 1979. The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. Anim. Behav. **27**: 623-625.
- Edman, J.D., Day, J.F. et Walker, E.D. 1984. Field confirmation of laboratory observations on the differential antimosquito behavior of herons. Condor. **86**: 91-92.
- Edman, J.D. et Scott, T.W. 1987. Host defensive behavior and the feeding success of mosquitos. Insect Sci. Appl. **8**: 617-622.
- Edman, J.D. et Spielman, A. 1988. Blood-feeding by vectors: physiology, ecology, behavior and vertebrate defense. In The arboviruses: epidemiology and ecology. Vol. 1. Edited by T. P. Monath. Boca Raton, FL. pp. 153-189.
- Edman, J.D., Webber, L.A. et Kale, H.W., II. 1972. Effect of mosquito density on the interrelationship of host behavior and mosquito feeding success. Am. J. Trop. Med. Hyg. **21**: 487-491.
- Edman, J.D., Webber, L.A. et Schmid, A.A. 1974. Effect of host defenses on the feeding pattern of *Culex nigripalpus* when offered a choice of blood sources. J. Parasitol. **60**: 874-883.
- Espmark, Y. et Langvatn, R. 1979. Lying down as a means of reducing fly harassment in red deer (*Cervus elaphus*). Behav. Ecol. Sociobiol. **5**: 51-54.
- Ferkin, M.H., Sorokin, E.S. et Johnston, R.E. 1996. Self-grooming as a sexually dimorphic communicative behaviour in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. Anim. Behav. **51**: 801-810.

- Folstad, I., Nilssen, A.C., Halvorsen, O. et Andersen, J. 1991. Parasite avoidance: The cause of post-calving migrations in *Rangifer*. *Can. J. Zool.* **69**: 2423-2429.
- Fréchette, J.-L. 1986. Guide pratique des principaux parasites et maladies de la faune terrestre et ailée du Québec. Pisciconsult, Saint-Hyacinthe.
- Fredeen, F.J.H. 1969. Outbreaks of the blackfly *Simulium arcticum* Malloch in Alberta. *Quaest. Entomol.* **5**: 341-372.
- Freeland, W.J. 1977. Blood-sucking flies and primate polyspecific associations. *Nature.* **269**: 801-802.
- Grier, J.W., Burk, T. et Bradley, B. 1992. *Biology of animal behavior*. 2nd ed. Mosby Year Book, St-Louis, MO.
- Hagemoen, R.I.M. et Reimers, E. 2002. Reindeer summer activity pattern in relation to weather and insect harassment. *J. Anim. Ecol.* **71**: 883-892.
- Hart, B.L. 1992. Behavioral adaptations to parasites - an ethological approach. *J. Parasitol.* **78**: 256-265.
- Hart, B.L. 1994. Behavioral defense against parasites - Interaction with parasite invasiveness. *Parasitology.* **109**: S139-S151.
- Hart, B.L. et Hart, L.A. 1994. Fly switching by asian elephants - tool use to control parasites. *Anim. Behav.* **48**: 35-45.
- Hart, B.L., Hart, L.A., Mooring, M.S. et Olubayo, R. 1992. Biological basis of grooming behavior in antelope - The body-size, vigilance and habitat principles. *Anim. Behav.* **44**: 615-631.
- Harvey, T.L. et Launchbaugh, J.L. 1982. Effect of horn flies on behavior of cattle. *J. Econ. Entomol.* **75**: 25-27.

- Hausfater, G. et Sutherland, R. 1984. Little things that tick off baboons. *Nat. Hist.* **93**: 54-60.
- Heeb, P., Kölliker, M. et Richner, H. 2000. Bird-ectoparasite interactions, nest humidity and ectoparasite community structure. *Ecology.* **81**: 958-968.
- Helle, T. et Aspi, J. 1983. Does herd formation reduce insect harassment among reindeer? A field experiment with animal traps. *Acta Zool. Fenn.* **175**: 129-131.
- Helle, T., Aspi, J., Lempa, K. et Taskinen, E. 1992. Strategies to avoid biting flies by reindeer: Field experiments with silhouette traps. *Ann. Zool. Fenn.* **29**: 69-74.
- Helle, T. et Kojola, I. 1994. Body-mass variation in semidomesticated reindeer. *Can. J. Zool.* **72**: 681-688.
- Helson, B. V., Surgeoner, G. A. et Wright, R. E. 1980. The seasonal distribution and species composition of mosquitos (Diptera, Culicidae) collected during a St-Louis encephalitis surveillance program from 1976 to 1978 in Southwestern Ontario. *Can. Entomol.* **112**: 865-874.
- Immelmann, K. 1990. *Dictionnaire de l'éthologie.* Pierre Mardaga, Liege.
- Jingfors, K.T. 1982. Seasonal activity budgets and movements of a reintroduced Alaskan muskox herd. *J. Wildl. Manage.* **46**: 344-350.
- Kale, H.W., Edman, J.D. et Webber, L.A. 1972. Effect of behavior and age of individual ciconiiform birds on mosquito feeding success. *Mosq. News.* **32**: 343-350.
- Kavaliers, M. et Colwell, D.D. 1995a. Decreased predator avoidance in parasitized mice: neuromodulatory correlates. *Parasitology.* **111**: 257-263.
- Kavaliers, M. et Colwell, D.D. 1995b. Exposure to stable flies reduces spatial-learning in mice: involvement of endogenous opioid systems. *Med. Vet. Entomol.* **9**: 300-306.

- Kavaliers, M., Fudge, M.A., Colwell, D.D. et Choleris, E. 2003. Aversive and avoidance responses of female mice to the odors of males infected with an ectoparasite and the effects of prior familiarity. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **54**: 423-430.
- Keiper, R.R. et Berger, J. 1982. Refuge-seeking and pest avoidance by feral horses in desert and island environments. *Appl. Anim. Ethol.* **9**: 111-120.
- Krasnov, B.R., Shenbrot, G.I., Medvedev, S.G., Vatschenok, V.S. et Khokhlova, I.S. 1997. Host-habitat relations as an important determinant of spatial distribution of flea assemblages (Siphonaptera) on rodents in the Negev desert. *Parasitology.* **114**: 159-173.
- Lafuma, L., Lamberchts, M.M. et Raymond, M. 2001. Aromatic plants in bird nests as a protection against blood-sucking flying insects? *Behav. Processes.* **56**: 113-120.
- Laird, M. 1982. Biting flies in Canada: Health effects and economic consequences. Publication No 19248. Environmental Secretariat, National Research Council of Canada, Ottawa.
- LaPointe, D.A. 1983. The effect of host age on mosquito attraction, feeding and fecundity. M.Sc. thesis, University of Massachusetts, Amherst, MA.
- Marshall, W.H., Gullion, G.W. et Schwab, R.G. 1962. Early summer activities of porcupines as determined by radio-positioning techniques. *J. Wildl. Manage.* **26**: 75-79.
- Martin, F.R., McCreadie, J.W. et Colbo, M.H. 1994. Effect of trap site, time of day, and meteorological factors on abundance of host-seeking mammalophilic black flies (Diptera, Simuliidae). *Can. Entomol.* **126**: 283-289.
- Mason, P. G. et Shemanchuk, J. A. 1990. Les mouches noires. Publication No 1499. Agriculture Canada, Ottawa.

- Matthews, B.E. 1998. An introduction to parasitology. Cambridge University Press, Cambridge.
- McFarland, D. 1990. Dictionnaire du comportement animal. Robert Laffont, Paris.
- Moore, J. 2002. Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, New York.
- Mooring, M.S., Fitzpatrick, T.A., Fraser, I.C., Benjamin, J.E., Reisig, D.D. et Nishihira, T.T. 2003. Insect-defense behavior by desert bighorn sheep. *Southw. Natural.* **48**: 635-643.
- Mörschel, F.M. et Klein, D.R. 1997. Effects of weather and parasitic insects on behavior and group dynamics of caribou of the Delta Herd, Alaska. *Can. J. Zool.* **75**: 1659-1670.
- Murray, M.D. 1990. Influence of host behaviour on some ectoparasites of birds and mammals. *In Parasitism and host behaviour. Edited by C. J. Barnard et J. M. Behnke.* London. pp. 290-315.
- Noel, L. E., Pollard, R. H., Ballard, W. B. et Cronin, M. A. 1998. Activity and use of active gravel pads and tundra by Caribou, *Rangifer tarandus granti*, within the Prudhoe Bay oil field, Alaska. *Can. Field-Nat.* **112**: 400-409.
- Oppliger, A., Richner, H. et Christe, P. 1994. Effect of an ectoparasite on lay date, nest-site choice, desertion, and hatching success in the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol.* **5**: 130-134.
- Petit, C., Hossaert-McKey, M., Perret, P., Blondel, J. et Lambrechts, M.M. 2002. Blue Tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecol. Lett.* **5**: 585-589.

- Pollard, R. H., Ballard, W. B., Noel, L. E. et Cronin, M. A. 1996a. Parasitic insect abundance and microclimate of gravel pads and tundra within the Prudhoe Bay oil field, Alaska, in relation to use by caribou, *Rangifer tarandus granti*. *Can. Field-Nat.* **110**: 649-658.
- Pollard, R. H., Ballard, W. B., Noel, L. E. et Cronin, M. A. 1996b. Summer distribution of caribou, *Rangifer tarandus granti*, in the area of the Prudhoe Bay oil field, Alaska, 1990-1994. *Can. Field-Nat.* **110**: 659-674.
- Poulin, R. et Fitzgerald, G. J. 1989a. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks. *Can. J. Zool.* **67**: 14-18.
- Poulin, R. et FitzGerald, G. J. 1989b. Shoaling as an anti-ectoparasite mechanism in juvenile sticklebacks (*Gasterosteus* spp.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **24**: 251-255.
- Primack, R.B. 1998. Essentials of conservation biology. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Ralley, W.E., Galloway, T.D. et Crow, G.H. 1993. Individual and group-behavior of pastured cattle in response to attack by biting flies. *Can. J. Zool.* **71**: 725-734.
- Read, A.F. 1990. Parasites and the evolution of host sexual behaviour. *In* Parasitism and host behaviour. *Edited by* C. J. Barnard et J. M. Behnke. London. pp. 117-157.
- Richner, H., Oppliger, A. et Christe, P. 1993. Effect of an ectoparasite on reproduction in great tits. *J. Anim. Ecol.* **62**: 703-710.
- Roberts, L.S. et Janovy, J., Jr. 1996. Gerald D. Schmidt & Larry S. Roberts' foundations of parasitology. Fifth Edition. Wm. C. Brown, Dubuque, IA.
- Roze, U. 1989. The North American porcupine. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Rubenstein, D.I. et Hohmann, M.E. 1989. Parasites and social behavior of island feral horses. *Oikos*. **55**: 312-320.
- Rutberg, A.T. 1987. Horse fly harassment and the social behavior of feral ponies. *Ethology*. **75**: 145-154.
- Samuel, W.M. 1991. Grooming by moose (*Alces alces*) infested with the winter tick, *Dermacentor albipictus* (Acari): A mechanism for premature loss of winter hair. *Can. J. Zool.* **69**: 1255-1260.
- Schmidtman, E.T. et Valla, M.E. 1982. Face-Fly Pest Intensity, Fly-Avoidance Behavior (Bunching) and Grazing Time in Holstein Heifers. **8**: 429-438.
- Sleeman, D.P. et Gray, J.S. 1982. Some observations on fly-worry of deer. *J. Zool. (Lond.)*. **198**: 535-541.
- Smith, R.N., Cain, S.L., Anderson, S.H., Dunk, J.R. et Williams, E.S. 1998. Blackfly-induced mortality of nestling red-tailed hawks. *Auk*. **115**: 368-375.
- Smyth, J.D. et Wakelin, D. 1994. Introduction to animal parasitology. 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sota, T., Hayamizu, E. et Mogi, M. 1991. Distribution of biting *Culex tritaeniorhynchus* (Diptera, Culicidae) among pigs: effects of host size and behavior. *J Med Entomol.* **28**: 428-433.
- Stanko, M., Miklisova, D., de Bellocq, J.G. et Morand, S. 2002. Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia*. **131**: 289-295.
- Sutherland, W.J. 2000. Behaviour and conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Torr, S.J. et Mangwiro, T.N.C. 2000. Interactions between cattle and biting flies: effects on the feeding rate of tsetse. *Med. Vet. Entomol.* **14**: 400-409.

- Toupin, B., Huot, J. et Manseau, M. 1996. Effect of insect harassment on the behaviour of the Riviere George caribou. *Arctic*. **49**: 375-382.
- Vale, G.A. 1977. Feeding Responses of Tsetse Flies (Diptera-Glossinidae) to Stationary Hosts. *Bull. Entomol. Res.* **67**: 635-649.
- van Riper, C., III, van Riper, S.G., Goff, M.L. et Laird, M. 1986. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecol. Monogr.* **56**: 327-344.
- van Vuren, D. 1996. Ectoparasites, fitness, and social behaviour of yellow-bellied marmots. *Ethology*. **102**: 686-694.
- Waage, J.K. et Nondo, J. 1982. Host behavior and mosquito feeding success - An experimental study. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* **76**: 119-122.
- Walker, E.D. et Edman, J.D. 1986. Influence of defensive behavior of eastern chipmunks and gray squirrels (Rodentia: Sciuridae) on feeding success of *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* **23**: 1-10.
- Walsh, N.E., Fancy, S.G., McCabe, T.R. et Pank, L.F. 1992. Habitat use by the Porcupine caribou herd during predicted insect harassment. *J. Wildl. Manage.* **56**: 465-473.
- Wilson, R.A. 1979. An introduction to parasitology. E. Arnold, London.
- Wood, D.M. 1985. Diptères piqueurs du Canada qui s'attaquent à l'homme et au bétail. Publication No 1781. Agriculture Canada, Ottawa.
- Wood, D. M., Dang, P. T. et Ellis, R. A. 1979. The mosquitoes of Canada. Part 6. The insects and arachnids of Canada. Publication 1686. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Woollard, T.H. et Bullock, D.J. 1987. Effects of headfly (*Hydrotaea irritans* Fallen) infestations and repellents on ear-flicking and head-shaking behaviour of farmed red deer (*Cervus elaphus* L.). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **19**: 41-49.

CHAPITRE II :
IMPACTS OF BITING FLIES ON THE BEHAVIOR AND HABITAT
USE OF THE NORTH AMERICAN PORCUPINE

Manuscrit à être soumis à la revue canadienne de zoologie

Annie Comtois and Dominique Berteaux¹

A. Comtois and D. Berteaux. Chaire de recherche du Canada en conservation des écosystèmes nordiques et Centre d'Études Nordiques, Département de biologie, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, QC G5L 3A1, Canada.

¹ Corresponding author (E-mail: dominique_berteaux@uqar.qc.ca, Phone: 418-723-1986 x 1910, Fax: 418-724-1849)

A. COMTOIS and D. BERTEAUX. Impacts of biting flies on the behavior and habitat use of the North American porcupine

Biting flies are known to influence the behavior and microhabitat use of certain mammals. However, most studies were realised in non forested habitats. Our objective was to determine if mosquitoes (Culicidae) and black flies (Simuliidae) affect the behavior and habitat use of a mammal typical of the boreal forest, the North American porcupine. The project was divided into 3 parts: abundance of biting flies, direct effects (bites), and indirect effects (repelling-movements and microhabitat use) of flies on porcupines. The abundance of insects was measured with CO₂-baited traps. Ten porcupines (males) were followed by telemetry. Mosquitoes were more present on the ground than in the tree canopy and the opposite was observed for black flies. Biting flies were less abundant inside dens than outside. The quantity of bites on porcupines was correlated with the abundance of black flies. We observed frequent repelling-movements that were associated with the presence of insects. Some microhabitats offered an excellent protection against biting insects, but porcupines did not use these refuges to a higher extent at the peak of insect abundance. We conclude that although biting flies had measurable impacts on porcupines (wounding rate and behaviour), this did not translate into important shifts in habitat use.

A. COMTOIS and D. BERTEAUX. Impacts of biting flies on the behavior and habitat use of the North American porcupine

Les insectes piqueurs influencent le comportement et le choix de microhabitats de certains mammifères. Toutefois, la plupart des études ont été réalisées en milieu non forestier. Cette étude visait à déterminer si les moustiques (Culicidae) et les mouches noires (Simuliidae) affectent le comportement et l'utilisation de l'habitat par un mammifère typique de la forêt boréale, le porc-épic d'Amérique. Le projet se divisait en 3 sections : abondance des insectes piqueurs, effets directs (piqûres) et effets indirects (inconfort et utilisation de microhabitats) des insectes sur les porcs-épics. Les mesures d'abondance d'insectes ont été obtenues par des pièges à CO₂. Dix mâles porcs-épics ont été suivis par télémétrie. Les moustiques étaient plus présents au niveau du sol que dans le feuillage des arbres et l'inverse était observé pour les mouches noires. Les insectes piqueurs étaient moins abondants dans les cavernes rocheuses qu'à l'extérieur. Les quantités de piqûres sur les porcs-épics étaient corrélées avec l'abondance de mouches noires. Les comportements d'inconfort étaient fréquents et associés à la présence d'insectes. Certains microhabitats offrent une excellente protection contre les insectes, mais les porcs-épics n'augmentent pas l'utilisation de ces refuges potentiels lors du pic d'abondance des insectes. Nous concluons que les insectes piqueurs ont des effets mesurables (comportements d'inconforts et blessures) sur les porcs-épics, mais que ces effets ne semblent pas assez importants pour affecter de façon importante l'utilisation de l'habitat par leur hôte.

Introduction

Hematophagous insects, such as mosquitoes (Culicidae) and black flies (Simuliidae), can be costly to their hosts because of the loss of blood and risk of transmission of diseases (e.g. blood parasites, western and eastern equine encephalitis, St. Louis encephalitis, West Nile virus) associated with bites (Wood et al. 1979; Helson et al. 1980; Allan et al. 1982; Laird 1982; Mason and Shemanchuk 1990; Apperson et al. 2002). Different defensive behaviors can thus be used by hosts to reduce the negative impacts of biting insects. Defensive behaviors include grouping and selfish herding, which are limited to social animals, and fly-repelling behaviors and differential use of available microhabitats that can be performed by all potential hosts (see Hart (1992; 1994) for review).

Many studies on repelling movements have been done on ungulates and cattle but horses, reindeers, chipmunks, squirrels and elephants are other examples of hosts using discomfort behavior in reaction to insect harassment (Duncan and Cowtan 1980; Walker and Edman 1986; Rubenstein and Hohmann 1989; Cully et al. 1991; Helle et al. 1992; Ralley et al. 1993; Toupin et al. 1996; Noel et al. 1998). The behaviors most commonly observed include head and body shaking, tail and ear flicking, and foot stamping. The level of defensiveness increases with the density of insects (Edman et al. 1972; Rubenstein and Hohmann 1989; Ralley et al. 1993; Noel et al. 1998; Mooring et al. 2003).

Microhabitat selection is also a largely widespread behavior used by potential hosts to find a refuge from biting flies. For example, large mammals use windy or high altitude habitats, man-made constructions, water, or bare ground to escape the harassment from

biting insects (Downes et al. 1986; Rubenstein and Hohmann 1989; Walsh et al. 1992; Pollard et al. 1996a; 1996b; Toupin et al. 1996; Noel et al. 1998; Mooring et al. 2003).

Most studies on the interactions between wild animals and biting flies have been performed in open habitats where animals are easy to observe. However, biting insects are largely distributed in forested areas and also represent a potentially important disturbance to animals living in closed habitats. Martin et al. (1994) showed that the average number of black fly attacks was higher in forested habitats than in open areas and indicated that hosts in forested sites should support more attacks. Behavioral studies in forested habitats are rare because hosts are more difficult to observe and microhabitats available to them are much more varied.

As a first step to quantifying the potential costs incurred by forest mammals to hematophagous insects, we studied the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*), a typical inhabitant of the North American forests. The use of porcupines as a study model presents several advantages: 1) they are not very mobile and, once located through telemetry, their behavior is easy to observe; 2) they are partly arboreal and thus use the full range of microhabitats available in the forest (i.e. both the vertical and horizontal dimensions of the habitat); and 3) there are already indications in the literature that porcupines can be attacked by black flies and mosquitoes (Marshall et al. 1962; Roze 1989). The objectives of our study were thus to determine if biting insects influence the behavior and habitat use of porcupines and to quantify to what extent porcupines are vulnerable to biting insects.

Materials and methods

General approach

Biting insects can be eradicated over vast areas using insecticides; therefore an experimental approach could in theory be used to compare porcupine behavior between areas varying in biting insect density. This approach was possible because of strict regulations enforced in our study area. We thus compared behavior of porcupines at different periods of the summer season which differed markedly in insect abundance. We performed a preliminary field season (23 May – 26 July 2002) to explore variations in insect abundance across time and microhabitats, and to generate specific hypotheses that we tested in 2003 (6 May – 18 August).

Two confounding factors potentially limiting the efficiency of this design were the mid-May appearance of leaves (which could change the use of the tree canopy by porcupines) and the late-May/early-June birth season (which could change the behavior of reproducing females). We circumvented these two difficulties by starting behavioral observations after trees were in leaf, and by studying only males.

Study area

We worked in a ~2 km² area of Parc National du Bic (48° 20' N, 68° 46' W, elevation 0 – 150 m), Québec, Canada. The study area is characterized by a rugged topography, abundance of natural rock dens, and a mixed-boreal forest dominated (in order of importance) by trembling aspen (*Populus tremuloides*), eastern white cedar (*Thuja occidentalis*), white spruce (*Picea glauca*), and balsam fir (*Abies balsamea*). The area is fragmented by abandoned and cultivated fields (Morin and Berteaux 2003). Cold

winters and mild summers characterize the climate. Precipitation is relatively abundant and distributed uniformly throughout the year (total annual precipitation = 1005.3 mm).

Insect abundance

We performed several measures of insect abundance in order to: 1) describe seasonal variations in abundance of biting insects and identify study periods contrasted in terms of biting insect abundance, 2) identify taxonomic groups (genus) of biting insects present in the study area, and 3) quantify differences between microhabitats as to biting insect abundance.

Biting flies considered in this study were mosquitoes (Diptera, Culicidae) and black flies (Diptera, Simuliidae). To evaluate the abundance of these two species, we used two models of CO₂-baited traps. CO₂-baited traps attract mostly the blood-searching females (Bidlingmayer 1974; Service 1977), which were of interest to us since they are the only potential source of disturbance to hosts.

To describe the seasonal abundance of biting insects, we used 5-minute landing counts on a blue cushion (30 cm x 33 cm), every day, at sunset, from 23 May – 26 July 2002. Based on these data, in 2003 we used a Mosquito Magnet® Garden Edition trap (American Biophysics Corp., Rhode Island, USA) that was emptied approximately every day from 17 May – 8 August. The insects captured in 2003 were kept frozen until counted, after which they were transferred to bottles containing 70% ethanol for further identification to the genus.

Porcupines use both the horizontal (e.g. different tree species) and vertical (e.g. below ground dens, herb layer, tree canopy) dimensions of the forest. We thus compared the abundance of biting flies between sampling locations representing the full range of

microhabitats available to porcupines in the forest. We used landing counts on a hemisphere (length = 30 cm, width = 21 cm, height = 30 cm) simulating a porcupine's silhouette to estimate insect abundance. A plastic tube (length = 200 cm, internal diameter = 0.79 cm) allowed the observer (A.C.) to exhale in the silhouette, which served as a source of CO₂. The silhouette was covered with blue cloth, a color known to attract mosquitoes and black flies (Brown 1951; 1951; Davies 1951; Service 1977; Allan et al. 1981). Most insects are attracted at a potential host five minutes after the host's arrival to a given location (Davies 1952), and black flies have an exploratory period before landing (Wolfe and Peterson 1960). Therefore, we performed 5-minute counts of all mosquitoes and black flies landing on the hemisphere.

We performed 5-minute landing counts inside (c.a. 1 m from the entrance) and at the entrance of 10 rock dens known to be used by porcupines. In 2002, we used 9 dens with 2 replicated measures each; in 2003, we used the same 9 dens plus a new one with 3 replicated measures in each. As background information on den microclimate, we measured temperature (every 15 minutes; 1424 replicates; Smart buttons® Logger, QA supplies, Norfolk, VA, USA) and light intensity (4 days; 1 replicate per day; Lunasix_F, Gossen Foto- und Lichtmeßtechnik, Nürnberg, Germany) inside and at the entrance of the 10 dens, from 22 June to 4 July 2004.

We selected five species of trees, common in the study area (balsam poplar (*Populus balsamifera*), trembling aspen, eastern white cedar, white spruce and balsam fir), to evaluate if the abundance of insects differed across tree species. Four sites including an individual of approximately the same diameter (20.0 ± 4.2 cm) of each tree species were chosen in the study area. The observer, standing on a ladder, estimated insect abundance in the leaf area (ca. 5 m high) of each tree with the silhouette placed on a

branch. A measure was also taken on the ground at the foot of each tree in 2002; only one measure at the centre of each site was taken in 2003 because we did not observe a significant difference between ground measures in 2002. Three temporal replicates of each site were done in 2002, and 2 replicates in 2003. We summarize in the first rows of Table 1 the various measures of insect abundance that we performed.

Repelling movements and microhabitat use

We quantified the repelling movements and microhabitat use by porcupines using ten male porcupines that were followed by telemetry (Small Mammal Radio Collar SMRC-5RB, Lotek Wireless Inc., Newmarket, ON, Canada) from 6 May – 7 August 2003. We located the porcupines at the beginning and end of the day, when insects are most abundant (Davies 1952; Wolfe and Peterson 1960; Bidlingmayer 1974; Allan et al. 1982; McCreadie et al. 1985; Anderson et al. 2001) and porcupines are thus potentially under the highest rates of attack (Day and Edman 1984; Sota et al. 1991; Canyon et al. 1998; Gibson and Torr 1999). We performed all behavioral observations during the four hours following sunrise or during the four hours preceding sunset. When a given animal was found, we noted the temperature (Thermo-Hygrometer, Haar-Synthetik, TFA Dostmann Ltd, Wertheim-Reicholzheim, Germany) and microhabitat (species of tree, ground or den) in which it was observed. A measure of abundance of mosquitoes and black flies was also taken through a 5-minute count of insects landing on a blue cushion (30 cm x 33 cm) placed on the observer's legs (E.Robert), who sat within 30 m of the porcupine (these measures are later referred to as "telemetry counts"). When our presence did not disturb the porcupine, we performed a focal observation of 10 minutes (Martin and Bateson 1993) during which the number of occurrence of five repelling movements was counted: head

shaking, body shaking, leg shaking, scratching and others (body movements apparently showing discomfort but not belonging to the previous categories).

Black fly bites

We measured the intensity of attacks by hematophagous flies on porcupines by counting bites on a sample of individuals. Since black fly bites can persist for many weeks (Coupland 1994), we considered that the red spots observed on porcupines' abdomen were caused by this insect. Some of the males followed by telemetry were immobilized (Morin and Berteaux 2003) and bites were counted inside circles drawn with a non-toxic pen at 3 sites on the abdomen: around the left teat (50.5 cm²), at the centre of the abdomen (50.5 cm²) and inside the right leg (23.0 cm²). The number of bites was then compared with the abundance of black flies determined from the 5-minute counts made during telemetry observations, averaged for the week before the measure. Bite counts were performed in June, July and August (Table 1). The number of bites on any given individual was never assessed more than once in a given month, and we consider measures as independent.

In July, the number of bites was also determined on five young of the year through a measure on the centre of the abdomen (23.0 cm²). The number of bites per cm² was then compared with figures obtained on adults in July to see if, as mentioned by Marshall *et al.* (1962), juveniles are less attractive than adults to biting flies. Capture techniques and immobilization procedures were approved by the Université du Québec à Rimouski Animal Care Committee (Animal Use Protocol project # CPA15-02-01) and the Société de la Faune et des Parcs, Gouvernement du Québec (permit # 20030401-001-01-5-F).

Statistical analyses

Data on abundance of biting flies and from behavioral observations are usually not normally distributed (Mooring et al. 2003), so we used non-parametric statistical analyses when we could not normalize the data. We used Pearson's correlations with 10 000 permutations (Legendre and Legendre 1998) and Spearman's correlations to analyse continuous variables (insect abundance and black flies bites). We compared insect abundance, repelling movements and black flies bites across periods or microhabitats using Wilcoxon signed ranks tests and the Conover approach. Since the abundance of biting insects in trees and dens was evaluated in 2002 and repeated in 2003, we used a repeated measures ANOVA obtained with the mixed procedure of SAS (SAS Institute Inc. 1992) to compare microhabitats. Finally, we used likelihood ratio tests to compare, at each time period considered, the observed distribution of habitat use by porcupines (Habitats = fir, spruce, poplar, aspen, cedar, other trees, den and ground) to an expected distribution generated under the assumption that "habitat use by porcupines does not change according to the abundance of biting insects". The latter represents a proportional distribution of observations according to the equation:

$$[1] \quad E_{ph} = N_p * N_h / \sum N_p$$

where E_{ph} is the expected number of observations for period p and habitat h , N_p represents the total number of observations for period p , N_h , the total number of observations for habitat h , and $\sum N_p$, the total number of observations throughout all habitats and periods.

All results are expressed as means \pm standard deviation.

Results

Insect abundance

Mosquitoes were first observed on 28 May in both 2002 and 2003 and were still active at the end of sampling on 25 July in 2002 and until 7 August in 2003. Black flies appeared on 30 May in 2002 and on 28 May in 2003 and disappeared on 8 July in 2002 and 5 July in 2003. The detailed phenology of insect abundance for 2003 allowed us to define study periods contrasted in terms of biting insect abundance (Figure 1, and see below under “Microhabitat use”). We captured 385 mosquitoes from 4 genera: *Aedes* (75.3%), *Anopheles* (8.8%), *Culex* (0.8%) and *Mansonia* (14.0%). Only 1.0% of the mosquitoes could not be identified to the genus and males comprised only 0.5% of the collection. We captured 47 black flies from 3 subgenera of *Simulium*: *Eusimulium* (17.0%), *Prosimulium* (14.9%) and *Simulium* (48.9%). We could not identify 19.1% of the catches.

The pattern of abundance indices for mosquitoes and black flies, obtained during telemetry counts, varied in a similar way throughout the summer ($r_s = 0.39$, $n = 222$, $p < 0.05$), but we could not detect this relation with the results from the CO₂-trap since only a few black flies were captured ($r_s = 0.006$, $n = 70$, $p > 0.05$). The abundance of insects was positively correlated with temperature (Mosquito: $r_s = 0.45$, $n = 211$, $p < 0.05$; Black fly: $r_s = 0.26$, $n = 211$, $p < 0.05$).

In 2002, mosquitoes were more present on the ground than in the canopy (ground = 10.4 ± 10.8 landings, canopy = 1.5 ± 2.5 landings, $Z = 5.90$, $n = 60$, $p < 0.001$) but the opposite was true for black flies (ground = 12.9 ± 32.0 landings, canopy = 24.4 ± 47.3 landings, $Z = -2.88$, $n = 60$, $p = 0.004$).

We used the data from 2002 (3 replicates) and 2003 (2 replicates) to measure the difference in insect abundance between the five tree species. There was no significant difference in abundance of mosquitoes among tree species ($F_{4,12} = 2.25$, $p = 0.12$) but the abundance of black flies differed across tree species ($F_{4,12} = 3.80$, $p = 0.032$). Black flies were most abundant in poplar, followed by aspen, cedar, spruce, and fir (Fig. 2).

As far as dens are concerned, there were significantly less mosquitoes and black flies inside rock dens than at their entrance (Mosquitoes: 2002-2003, 9 dens, Inside = 1.04 ± 1.93 individuals, Entrance = 9.96 ± 12.40 individuals, $F_{1,8} = 75.06$, $p < 0.001$; Black flies: 2003, 10 dens, Inside = 0.00 ± 0.00 individuals, Entrance = 1.83 ± 4.03 individuals, $F_{1,9} = 7.04$, $p = 0.026$). We also observed that temperature was significantly lower inside dens than at the entrance (Inside = 11.0 ± 1.4 °C, Entrance = 12.5 ± 2.4 °C, $Z = 72.589$, $n = 14160$, $p < 0.001$). Light intensity was much lower inside dens (Inside = 13 ± 19 lux, Entrance = 4105 ± 4549 lux, $Z = 5.443$, $n = 39$, $p < 0.001$).

Repelling movements

We located each of our 10 focal individuals 13.8 ± 3.4 times during the study period. Most of our observations ($70 \pm 17\%$) were porcupines resting, while $7 \pm 5\%$ and $23 \pm 16\%$ of observations were of porcupines travelling and feeding, respectively. No insect landed on the cushion during the 5 min count for almost half of our porcupine localisations. Therefore we com

pared the intensity of repelling movements according to the presence/absence of insects rather than to their abundance.

Porcupines generally performed more repelling movements when insects were present than when they were absent, but the effect of insect presence was only significant

for only two of repelling movement categories, that is scratching (Mosquitoes: $F_{9,123} = 1.450$, $p = 0.016$; Black flies: $F_{9,123} = 2.359$, $p < 0.001$) and head shaking (Black flies: $F_{9,123} = 1.683$, $p = 0.044$) (Fig. 3).

Microhabitat use

In order to test for differences in microhabitat use according to insect abundance, we divided the 2003 summer season into three periods differing in insect abundance: *before insects* (17 May – 3 June) from the beginning of the field season to the first appearance of biting insects; *during insects* (4 June – 29 July) when mosquitoes or black flies were present; *after insects* (30 July – 18 August) (see Fig. 1). We could not determine *a priori* which group of insects (mosquitoes or black flies) would have the most influence on porcupines. To maximise the contrast between study periods, we decided to begin the *after* period when both groups were completely or almost completely absent. The only habitat type for which we observed a significant difference between insect periods is spruce with a higher than expected use in the *before insects* period (Table 2).

Black flies bites

The number of bites observed on the teats, abdomen and legs of porcupines increased with black flies abundance as measured in the week prior to the counts of bites on porcupines (Fig. 4). We did not observe any difference in the number of bites incurred by adult and young porcupines in July (Adults = 0.04 ± 0.03 bites/cm², Young = 0.02 ± 0.01 bites/cm², $F_{1,9} = 0.818$, $p = 0.389$).

Discussion

We have studied porcupines in a forest ecosystem where biting insect abundance varied through time (seasonal variation) and space (microhabitat variation). We have shown that porcupines used repelling movements when insects were abundant, although this did not prevent them from being bitten by black flies. Some microhabitats (dens) offered excellent protection against biting insects, but porcupines did not use these refuges to a higher extent at the peak of insect abundance. There was a measurable difference in biting insect abundance between canopies of different tree species, but this did not affect use of tree species by porcupines.

Before discussing these results in the context of previous studies, we must note that we do not have any absolute measure of insect abundance to compare our study area with others. A qualitative description however, indicates that biting insect abundance was sometimes high enough to seriously disturb tourists and force all field workers to use insect repellents. Biting insect abundance was lower, however, than that observed by D.B. in the northern taiga, where insect harassment often becomes the main challenge field workers are faced with.

Defensive behavior

We observed porcupines mostly during their resting periods, at a time then inconfort due to biting insects should have been easy to detect. Porcupines seem relatively tolerant to biting insects since only few repelling movements show a significant difference between presence and absence of insects. Host size has an impact on the defensiveness of the host species (Edman et al. 1974; Day and Edman 1984; Edman and Scott 1987). Edman et al (1974) showed that smaller hosts (mice) are generally more

defensive than larger ones (racoons). Because porcupines are among the largest rodents, species size could explain its tolerance. Other studies mentioned the tolerance or the low attractiveness of rodents for biting insects (Wright and DeFoliart 1970; Edman et al. 1974; Washino and Tempelis 1983; Day and Edman 1984; Walker and Edman 1985). However, as seen in laboratory for squirrels and chipmunks (Walker and Edman 1986; Cully et al. 1991) and in the field with our study, rodents still use repelling movements such as head shaking and scratching to reduce insect harassment. Biting insects prefer to bite areas with less fur because they have an easier access to the veins (Walker and Edman 1985; Moore 2002). Given that the face of rodents is generally covered with less hair than most other parts of their body, this part may be the most attractive for mosquitoes and black flies, and could explain the use of head shaking as a repelling behavior.

We observed a strong correlation between the number of bites and the black fly abundance averaged for the previous week. To our knowledge, no study relates the number of bites to insect density or abundance. Edman et al. (1972) studied the relation between mosquito density, host behavior and mosquito feeding success. They found that success was inferior when density increased. However, their observations were made in cages with no alternate hosts for mosquitoes. In nature, biting insects will search for the least defensive host available (Day and Edman 1984) and will not aggregate around a single individual as seen in their experiment. Because there is not really any competition between biting flies for hosts, we could think that an increase in the density of blood-searching insects will cause an increase in the number of bites observed. Moreover, as porcupines are relatively tolerant, the counts of bites may represent a good index of black fly harassment, since insects attacking porcupines have high chances of feeding successfully.

Microhabitat use

We were surprised to find the highest abundance of mosquitoes and black flies in deciduous rather than coniferous trees. Indeed, one could think that insects would be more abundant in conifers, where the dense foliage offers protection against the wind, which limits the flight of insects (Davies 1952; Wolfe and Peterson 1960; Bidlingmayer 1974; McCreadie et al. 1986; Fredeen and Mason 1991; Martin et al. 1994; Gibson and Torr 1999; Anderson et al. 2001). An explanation for our results may lie in the fact that the higher leaf density of conifers could block the visual and olfactory cues necessary for biting flies to locate their host (Fallis 1964; Bradbury and Bennett 1974; Allan et al. 1987; Gibson and Torr 1999).

Three habitats were used for more than 15 % of the time by porcupines when biting insects were abundant (the "during insect" period), and they could have been partly used as a refuge against biting flies: ground (34.0 %), dens (21.7 %) and cedar (15.5%). Being on the ground could reduce black fly harassment because black flies are found more in canopy and also because they prefer to attack sleeping hosts (Day and Edman 1984; Sota et al. 1991; Canyon et al. 1998; Gibson and Torr 1999).

Roze (1989, p.112) made anecdotal observations of den use, mostly tree dens, by porcupines in response to high black fly harassment. Walker (1984) also observed that even if mosquitoes seem attracted to a chipmunk in its burrow, the mosquitoes would fly above the entrance and but did not enter. However, to our knowledge, no explanation about the potential protection of dens has been proposed. We suggest 3 factors that could make dens unfavourable to biting flies: lower temperature, lower light intensity and few available hosts. Because temperature inside rock dens is usually lower than outside temperature during the summer, and temperature is an important factor regulating

activities of insects (Davies 1952; Twinn 1952; Bidlingmayer 1974; McCreadie et al. 1986), it could be unattractive for biting insects to enter the dens. Vision plays a major role in host location, especially in close-range orientation (Bidlingmayer and Hem 1979; 1980; Sutcliffe 1986; Allan et al. 1987; Sutcliffe 1987; Sutcliffe et al. 1995; Gibson and Torr 1999) and the lower light intensity inside rock dens could prevent biting flies from gaining the visual cues necessary for landing on hosts. Finally, during summer, dens contain usually only one or two porcupines for a relatively short period of time and biting insects present in our study area are mostly generalists, thus they may prefer to stay outside dens and find hosts that are more easily accessible (Martin et al. 1994). However, porcupines can use this habitat as a refuge against biting flies but it can also serve as a protection against the summer heat and the rain.

As to the possible use of cedar as refuge during insect harassment, it could be explained by the olfactory repelling action of this tree species (MacNay 1939; Rutledge and Gupta 1996). However, in our study of differential insect abundance across tree species, we did not find cedar as the species with the least insects present. One hypothesis is that cedar offers some protection against biting flies not because they are less abundant, but because they have more difficulty in detecting olfactory cues from their host in this microhabitat.

Marshall et al. (1962) have observed a smaller annoyance for young than adult porcupines. A difference in the number of attacks according to the age class of host has also been noted for many birds and mammals, but depending of the host species, young are not always the least disturbed (Edman et al. 1974; LaPointe 1983; Edman and Scott 1987; Sota et al. 1991; Smith et al. 1998; Heeb et al. 2000; Torr and Mangwiro 2000; Colman et al. 2003). In our study, we could not see a difference between juveniles and

adults. This may be due to the low power of our test because we compared five young to 6 adults. However, the fact that we observed young mostly on ground during the first weeks of their life could have given them a certain protection against biting flies as hypothesized with adults.

Studies on large mammals have shown that biting flies can disturb the feeding patterns of individuals and this can have a great impact on their energy budget since herbivores need to consume large quantities of food (Fredeen 1969; Jingfors 1982; Sleeman and Gray 1982; Downes et al. 1986; Folstad et al. 1991; Toupin et al. 1996; Mörschel and Klein 1997; Colman et al. 2001; Hagemoen and Reimers 2002; Colman et al. 2003; Mooring et al. 2003). We could not verify this with our study because $70 \pm 17\%$ of our localizations were made while porcupines were resting (vs. $7 \pm 5\%$ feeding and $23 \pm 16\%$ travelling), but it would be interesting to investigate the impact of biting insects on foraging behaviour of porcupines.

Acknowledgements

We thank E. Robert, I. Turcotte, P. Bergeron, G. Mabile, I. Klvana, G. Szor, B. Diner, J. Roberge, M. Hamon, K. Poitras and Y. Garant for their valuable assistance in the field and Parc National du Bic for providing facilities. A. Comtois was supported by a M.Sc. scholarship from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). Research was funded by grants to D. Berteaux from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Fonds de Recherche sur la Nature et les Technologies du Québec (FQRNT), and the Canada Research Chair (CRC) program.

References

- Allan, S. A., Surgeoner, G. A. and Helson, B. V. 1982. Diel biting activity of *Mansonia perturbans* (Diptera: Culicidae) in Southwestern Ontario. Proc. Entomol. Soc. Ont. **113**: 59-63.
- Allan, S. A., Day, J. F. and Edman, J. D. 1987. Visual ecology of biting flies. Annu. Rev. Entomol. **32**: 297-316.
- Allan, S. A., Surgeoner, G. A., Helson, B. V. and Pengelly, D. H. 1981. Seasonal activity of *Mansonia perturbans* adults in Southwestern Ontario. Can. Entomol. **113**: 133-139.
- Anderson, J. R., Nielssen, A. C. and Hemmingsen, W. 2001. Use of host-mimicking trap catches to determine which parasitic flies attack reindeer, *Rangifer tarandus*, under different climatic conditions. Can. Field-Nat. **115**: 274-286.
- Apperson, C. S., Harrison, B. A., Unnasch, T. R., Hassan, H. K., Irby, W. S., Savage, H. M., Aspen, S. E., Watson, D. W., Rueda, L. M., Engber, B. R. and Nasci, R. S. 2002. Host-feeding habits of *Culex* and other mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the Borough of Queens in New York City, with characters and techniques for identification of *Culex* mosquitoes. J. Med. Entomol. **39**: 777-785.
- Bidlingmayer, W. L. 1974. The influence of environmental factors and physiological stage on flight patterns of mosquitoes taken in the vehicle aspirator and truck, suction, bait and New Jersey light traps. J. Med. Entomol. **11**: 119-146.
- Bidlingmayer, W. L. and Hem, D. G. 1979. Mosquito (Diptera, Culicidae) flight behavior near conspicuous objects. Bull. Entomol. Res. **69**: 691-700.
- Bidlingmayer, W. L. and Hem, D. G. 1980. The range of visual attraction and the effect of competitive visual attractants upon mosquito Diptera Culicidae flight. Bull. Entomol. Res. **70**: 321-342.

- Bradbury, W. C. and Bennett, G. F. 1974. Behavior of adult Simuliidae (Diptera). 2. Vision and olfaction in near-orientation and landing. *Can. J. Zool.* **52**: 1355-1364.
- Brown, A. W. A. 1951. Studies of the responses of the female *Aedes* mosquito. Part IV. Field experiments on Canadian species. *Bull. Entomol. Res.* **42**: 575-582.
- Brown, A. W. A. 1951. Factors in the attractiveness of bodies for mosquitoes. *Nature.* **167**: 202.
- Canyon, D. V., Hii, J. L. K. and Muller, R. 1998. Multiple host-feeding and biting persistence of *Aedes aegypti*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* **92**: 311-316.
- Colman, J. E., Pedersen, C., Hjermann, D. Ø., Holand, Ø., Moe, S. R. and Reimers, E. 2001. Twenty-four-hour feeding and lying patterns of wild reindeer *Rangifer tarandus tarandus* in summer. *Can. J. Zool.* **79**: 2168-2175.
- Colman, J. E., Pedersen, C., Hjermann, D. Ø., Holand, Ø., Moe, S. R. and Reimers, E. 2003. Do wild reindeer exhibit grazing compensation during insect harassment? *J. Wildl. Manage.* **67**: 11-19.
- Coupland, J. B. 1994. Factors influencing nuisance blackfly activity in the Scottish Highlands. *Med. Vet. Entomol.* **8**: 125-132.
- Cully, J. F., Grieco, J. P. and Kissel, D. 1991. Defensive behavior of eastern chipmunks against *Aedes triseriatus* (Diptera, Culicidae). *J. Med. Entomol.* **28**: 410-416.
- Davies, D. M. 1951. Some observations on the number of black flies (Diptera, Simuliidae) landing on colored cloths. *Can. J. Zool.* **29**: 65-70.
- Davies, D. M. 1952. The population and activity of adult female black flies in the vicinity of a stream in Algonquin Park, Ontario. *Can. J. Zool.* **30**: 287-321.
- Day, J. F. and Edman, J. D. 1984. Mosquito engorgement on normally defensive hosts depends on host activity patterns. *J. Med. Entomol.* **21**: 732-740.

- Downes, C. M., Theberge, J. B. and Smith, S. M. 1986. The influence of insects on the distribution, microhabitat choice, and behavior of the Burwash caribou herd. *Can. J. Zool.* **64**: 622-629.
- Duncan, P. and Cowtan, P. 1980. An unusual choice of habitat helps Camargue horses to avoid blood-sucking horse-flies. *Biol. Behav.* **5**: 55-60.
- Edman, J. D. and Scott, T. W. 1987. Host defensive behavior and the feeding success of mosquitos. *Insect Sci. Appl.* **8**: 617-622.
- Edman, J. D., Webber, L. A. and Kale, H. W., II. 1972. Effect of mosquito density on the interrelationship of host behavior and mosquito feeding success. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **21**: 487-491.
- Edman, J. D., Webber, L. A. and Schmid, A. A. 1974. Effect of host defenses on the feeding pattern of *Culex nigripalpus* when offered a choice of blood sources. *J. Parasitol.* **60**: 874-883.
- Fallis, A. M. 1964. Feeding and related behavior of female Simuliidae (Diptera). *Exp. Parasitol.* **15**: 439-470.
- Folstad, I., Nilssen, A. C., Halvorsen, O. and Andersen, J. 1991. Parasite avoidance: The cause of post-calving migrations in *Rangifer*. *Can. J. Zool.* **69**: 2423-2429.
- Fredeen, F. J. H. 1969. Outbreaks of the blackfly *Simulium arcticum* Malloch in Alberta. *Quaest. Entomol.* **5**: 341-372.
- Fredeen, F. J. H. and Mason, P. G. 1991. Meteorological factors influencing host-seeking activity of female *Simulium luggeri* (Diptera, Simuliidae). *J. Med. Entomol.* **28**: 831-840.
- Gibson, G. and Torr, S. J. 1999. Visual and olfactory responses of haematophagous Diptera to host stimuli. *Med. Vet. Entomol.* **13**: 2-23.

- Hagemoen, R. I. M. and Reimers, E. 2002. Reindeer summer activity pattern in relation to weather and insect harassment. *J. Anim. Ecol.* **71**: 883-892.
- Hart, B. L. 1992. Behavioral adaptations to parasites - an ethological approach. *J. Parasitol.* **78**: 256-265.
- Hart, B. L. 1994. Behavioral defense against parasites - Interaction with parasite invasiveness. *Parasitology.* **109**: S139-S151.
- Heeb, P., Kölliker, M. and Richner, H. 2000. Bird-ectoparasite interactions, nest humidity and ectoparasite community structure. *Ecology.* **81**: 958-968.
- Helle, T., Aspi, J., Lempa, K. and Taskinen, E. 1992. Strategies to avoid biting flies by reindeer: Field experiments with silhouette traps. *Ann. Zool. Fenn.* **29**: 69-74.
- Helson, B. V., Surgeoner, G. A. and Wright, R. E. 1980. The seasonal distribution and species composition of mosquitos (Diptera, Culicidae) collected during a St-Louis encephalitis surveillance program from 1976 to 1978 in Southwestern Ontario. *Can. Entomol.* **112**: 865-874.
- Jingfors, K. T. 1982. Seasonal activity budgets and movements of a reintroduced Alaskan muskox herd. *J. Wildl. Manage.* **46**: 344-350.
- Laird, M. 1982. Biting flies in Canada: Health effects and economic consequences. Publication No 19248. Environmental Secretarial, National Research Council of Canada, Ottawa.
- LaPointe, D. A. 1983. The effect of host age on mosquito attraction, feeding and fecundity. M.Sc. thesis, University of Massachusetts, Amherst, MA.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. Numerical Ecology, 2nd English Edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- MacNay, C. G. 1939. Studies on repellents for biting flies. *Can. Entomol.* **71**: 38-44.

- Marshall, W. H., Gullion, G. W. and Schwab, R. G. 1962. Early summer activities of porcupines as determined by radio-positioning techniques. *J. Wildl. Manage.* **26**: 75-79.
- Martin, F. R., McCreadie, J. W. and Colbo, M. H. 1994. Effect of trap site, time of day, and meteorological factors on abundance of host-seeking mammalophilic black flies (Diptera, Simuliidae). *Can. Entomol.* **126**: 283-289.
- Martin, P. and Bateson, P. 1993. *Measuring behaviour: an introductory guide*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mason, P. G. and Shemanchuk, J. A. 1990. *Les mouches noires*. Publication No 1499. Agriculture Canada, Ottawa.
- McCreadie, J. W., Colbo, M. H. and Bennett, G. F. 1985. The seasonal activity of hematophagous Diptera attacking cattle in insular Newfoundland. *Can. Entomol.* **117**: 995-1006.
- McCreadie, J. W., Colbo, M. H. and Bennett, G. F. 1986. The influence of weather on host seeking and blood feeding of *Prosimulium mixtum* and *Simulium venustum/verecundum* complex (Diptera: Simuliidae). *J. Med. Entomol.* **23**: 289-297.
- Moore, J. 2002. *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, New York.
- Mooring, M. S., Fitzpatrick, T. A., Fraser, I. C., Benjamin, J. E., Reisig, D. D. and Nishihira, T. T. 2003. Insect-defense behavior by desert bighorn sheep. *Southw. Natural.* **48**: 635-643.
- Morin, P. and Berteaux, D. 2003. Immobilization of North American porcupines (*Erethizon dorsatum*) using ketamine and xylazine. *J. Wildl. Dis.* **39**: 675-682.

- Mörschel, F. M. and Klein, D. R. 1997. Effects of weather and parasitic insects on behavior and group dynamics of caribou of the Delta Herd, Alaska. *Can. J. Zool.* **75**: 1659-1670.
- Noel, L. E., Pollard, R. H., Ballard, W. B. and Cronin, M. A. 1998. Activity and use of active gravel pads and tundra by Caribou, *Rangifer tarandus granti*, within the Prudhoe Bay oil field, Alaska. *Can. Field-Nat.* **112**: 400-409.
- Pollard, R. H., Ballard, W. B., Noel, L. E. and Cronin, M. A. 1996a. Parasitic insect abundance and microclimate of gravel pads and tundra within the Prudhoe Bay oil field, Alaska, in relation to use by caribou, *Rangifer tarandus granti*. *Can. Field-Nat.* **110**: 649-658.
- Pollard, R. H., Ballard, W. B., Noel, L. E. and Cronin, M. A. 1996b. Summer distribution of caribou, *Rangifer tarandus granti*, in the area of the Prudhoe Bay oil field, Alaska, 1990-1994. *Can. Field-Nat.* **110**: 659-674.
- Ralley, W. E., Galloway, T. D. and Crow, G. H. 1993. Individual and group-behavior of pastured cattle in response to attack by biting flies. *Can. J. Zool.* **71**: 725-734.
- Roze, U. 1989. The North American porcupine. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rubenstein, D. I. and Hohmann, M. E. 1989. Parasites and social behavior of island feral horses. *Oikos* **55**: 312-320.
- Rutledge, L. C. and Gupta, R. K. 1996. Reanalysis of the C. G. MacNay mosquito repellent data. *J. Vector Ecol.* **21**: 132-135.
- SAS Institute Inc. 1992. SAS user's guide. Version 8.0. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Service, M. W. 1977. A critical review of procedures for sampling populations of adult mosquitos. *Bull. Entomol. Res.* **67**: 343-382.

- Sleeman, D. P. and Gray, J. S. 1982. Some observations on fly-worry of deer. *J. Zool. (Lond.)* **198**: 535-541.
- Smith, R. N., Cain, S. L., Anderson, S. H., Dunk, J. R. and Williams, E. S. 1998. Blackfly-induced mortality of nestling red-tailed hawks. *Auk*. **115**: 368-375.
- Sota, T., Hayamizu, E. and Mogi, M. 1991. Distribution of biting *Culex tritaeniorhynchus* (Diptera, Culicidae) among pigs: effects of host size and behavior. *J. Med. Entomol.* **28**: 428-433.
- Sutcliffe, J. F. 1986. Black fly host location - a review. *Can. J. Zool.* **64**: 1041-1053.
- Sutcliffe, J. F. 1987. Distance orientation of biting flies to their hosts. *Insect Sci. Appl.* **8**: 611-616.
- Sutcliffe, J. F., Steer, D. J. and Beardsall, D. 1995. Studies of host location behavior in the black fly *Simulium arcticum* (IIS-10.11) (Diptera, Simuliidae): aspects of close range trap orientation. *Bull. Entomol. Res.* **85**: 415-424.
- Torr, S. J. and Mangwiro, T. N. C. 2000. Interactions between cattle and biting flies: effects on the feeding rate of tsetse. *Med. Vet. Entomol.* **14**: 400-409.
- Toupin, B., Huot, J. and Manseau, M. 1996. Effect of insect harassment on the behaviour of the Riviere George caribou. *Arctic*. **49**: 375-382.
- Twinn, C. R. 1952. A review of studies of blood-sucking flies in northern Canada. *Can. Entomol.* **84**: 22-28.
- Walker, E. D. 1984. Field evidence against rodent burrow entering by *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). *Great Lakes Entomol.* **17**: 185-186.
- Walker, E. D. and Edman, J. D. 1985. Feeding site selection and blood-feeding behavior of *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) on rodent (Sciuridae) hosts. *J. Med. Entomol.* **22**: 287-294.

- Walker, E. D. and Edman, J. D. 1986. Influence of defensive behavior of eastern chipmunks and gray squirrels (Rodentia: Sciuridae) on feeding success of *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). *J. Med. Entomol.* **23**: 1-10.
- Walsh, N. E., Fancy, S. G., McCabe, T. R. and Pank, L. F. 1992. Habitat use by the Porcupine caribou herd during predicted insect harassment. *J. Wildl. Manage.* **56**: 465-473.
- Washino, R. K. and Tempelis, C. H. 1983. Mosquito host bloodmeal identification - Methodology and data analysis. *Annu. Rev. Entomol.* **28**: 179-201.
- Wolfe, L. S. and Peterson, D. G. 1960. Diurnal behavior and biting habits of black flies (Diptera: Simuliidae) in the forests of Quebec. *Can. J. Zool.* **38**: 489-497.
- Wood, D. M., Dang, P. T. and Ellis, R. A. 1979. The mosquitoes of Canada. Part 6. The insects and arachnids of Canada. Publication 1686. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Wright, R. E. and DeFoliart, G. R. 1970. Associations of Wisconsin mosquitoes and woodland vertebrate hosts. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **63**: 777-786.

Tables and figures

Table 1. Summary of data collection schedule for a study on the impacts of biting flies on the behavior and microhabitat use of porcupines, Parc National du Bic, Quebec, Canada, 2002-2003.

Sampling	2002			2003			Notes
	Dates	n	Repl.	Dates	n	Repl.	
Seasonal abundance	23 May – 26 July	–	–	17 May – 8 Aug.	–	–	In 2002, we used 5-min. landing counts and in 2003, a CO ₂ -baited trap
Microhabitats							
Trees	27 June – 25 July	4 sites, 5 trees/site	3	29 June – 7 July	4 sites, 5 trees/site	2	The same sites and trees were used in 2002 and 2003
Ground	27 June – 25 July	5 measures/ tree site	3	29 June – 7 July	1 measure /tree site	2	Based on 2002 data, we made only one ground measure per site in 2003
Dens	28 June – 23 July	9 dens	2	23 June – 3 July	10 dens	3	In 2003, we used the same 9 dens as in 2002, and we added a new one
Bites	–	–	–	4 June – 13 June 7 July – 10 July 4 Aug. – 7 Aug.	5 individuals 6 individuals 8 individuals	1 1 1	The number of bites on a given individual was never counted more than once in a given month
Telemetry	–	–	–	6 May – 7 Aug.	10 individuals		We localized each individual ca. twice per week

Table 2. Number of porcupine observations in each microhabitat during the summer of 2003 at Parc National du Bic, Quebec, Canada, and comparison of the observed utilization of microhabitats between the insect periods with an expected distribution generated under the assumption that “habitat use by porcupines does not change according to the abundance of biting insects”. Numbers in parentheses indicate numbers of observations expected under this null hypothesis.

Microhabitat	Before n = 52	During n = 97	After n = 22	G_a^*	df = k-1	p
Fir	1 (1.5)	2 (2.8)	2 (0.6)	2.158	2	NS
Spruce	21 (11.6)	14 (21.6)	3 (4.9)	9.987	2	< 0.05
Poplar	1 (1.3)	1 (0.7)	-	0.164	1	NS
Aspen	2 (4.9)	9 (9.1)	5 (2.1)	5.062	2	NS
Cedar	8 (7.6)	15 (14.2)	2 (3.2)	0.591	2	NS
Other Tree	2 (2.1)	2 (4.0)	3 (0.9)	4.035	2	NS
Den	8 (9.4)	21 (17.6)	2 (4.0)	2.046	2	NS
Ground	9 (14.3)	33 (26.7)	5 (6.0)	3.826	2	NS

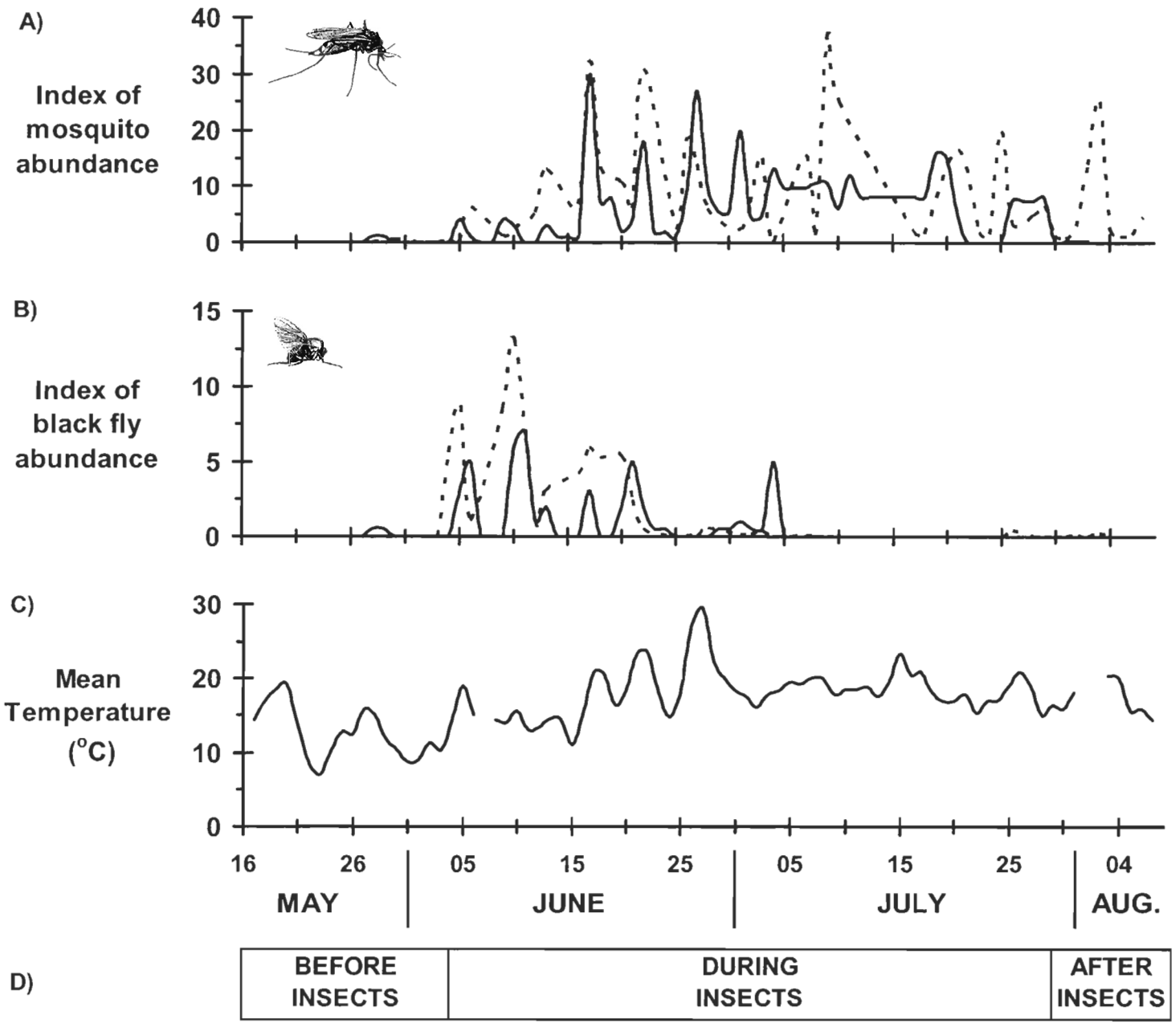
*Likelihood Ratio Test: G_a represents the adjusted value of the auxiliary variable G for small sample size: $G_a = (6n * G) / (6n + r + 1)$

Fig. 1. Seasonal variation in insect abundance in 2003, as determined with the CO₂-trap (solid curve) and landing counts during telemetry (dotted curve), for A) mosquitoes (Index: CO₂-trap = individuals captured; telemetry counts = number of landings) and B) black flies (Index: CO₂ trap = individuals captured; telemetry counts = number of landings/20), C) the average daily temperature (°C) in 2003 and D) the insect periods defined for our analyses of microhabitat use, Parc National du Bic, Quebec, Canada.

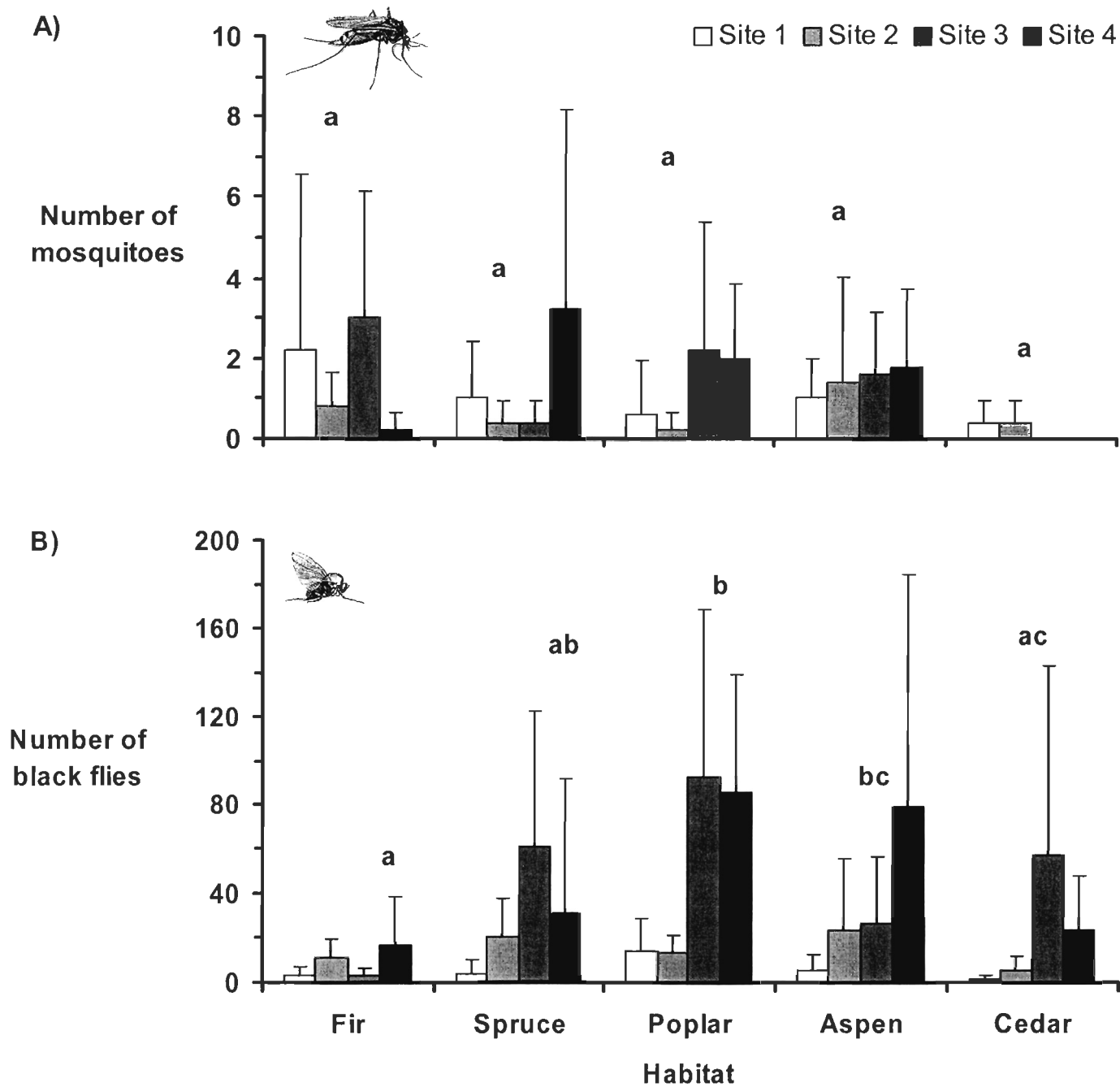
Fig. 2. Difference in abundance of A) mosquitoes and B) black flies between tree species in the summers of 2002-2003, Parc National du Bic, Quebec, Canada. Bars represent standard deviations (SD). Significant differences are represented by different letters. The four sampling sites are represented by different colors.

Fig. 3. Average number (and standard deviations) of repelling movements observed per 10-minute period, for ten male porcupines, in the absence (white bars) and presence (dark bars) of A) mosquitoes and B) black flies, in the summer of 2003, Parc National du Bic, Quebec, Canada. Stars represent significant differences.

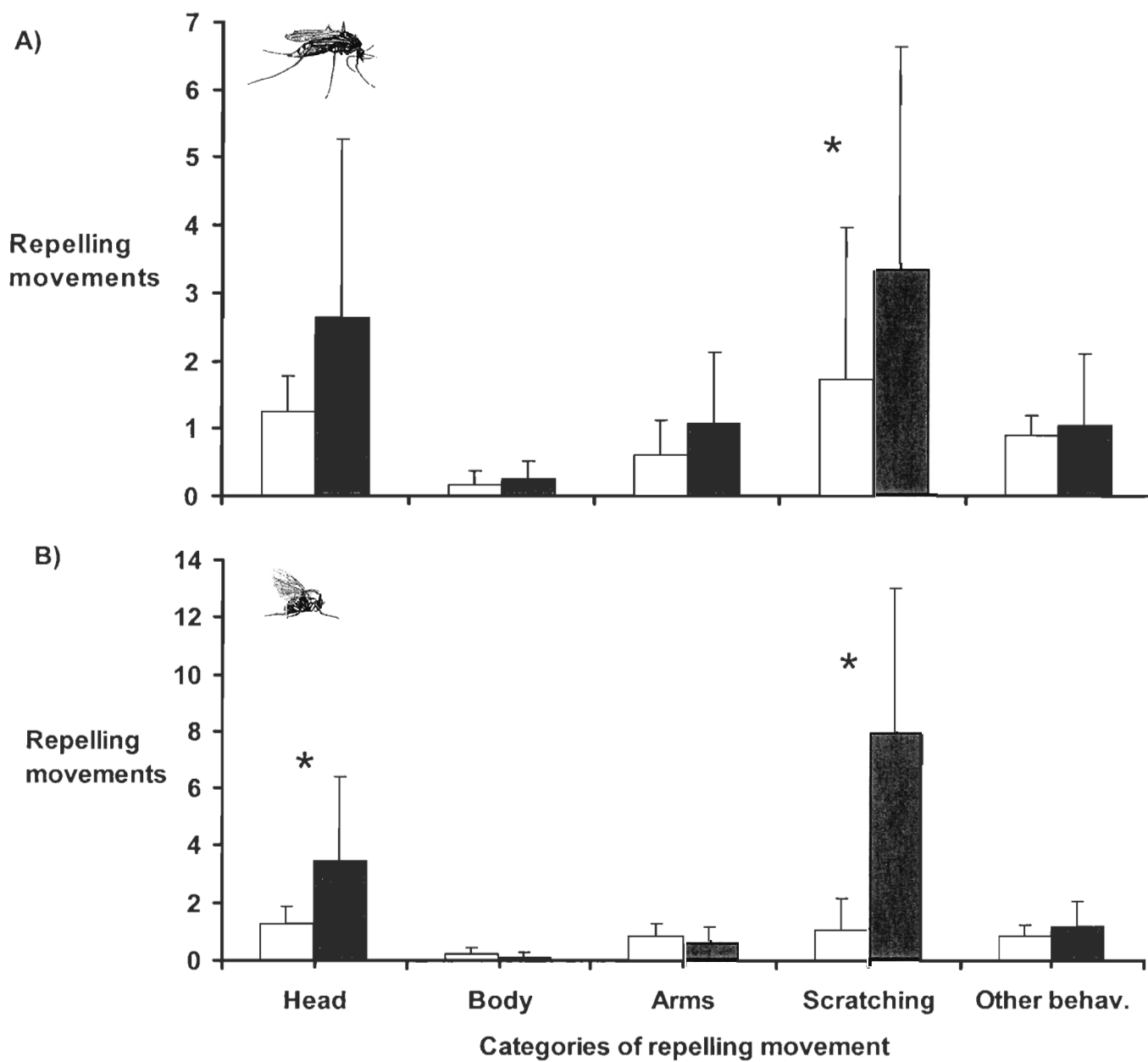
Fig. 4. Relationship between the number of black fly bites observed on different body parts of porcupines (A, teat; B, abdomen; C, leg) and the abundance of black flies, as measured in the week prior to the counts of bites on porcupines (Teat: $n = 19$, $r = 0.793$, $p < 0.001$; Abdomen: $n = 19$, $r = 0.809$, $p < 0.001$; Leg: $n = 19$, $r = 0.710$, $p < 0.001$), during the summer of 2003, Parc National du Bic, Quebec, Canada.



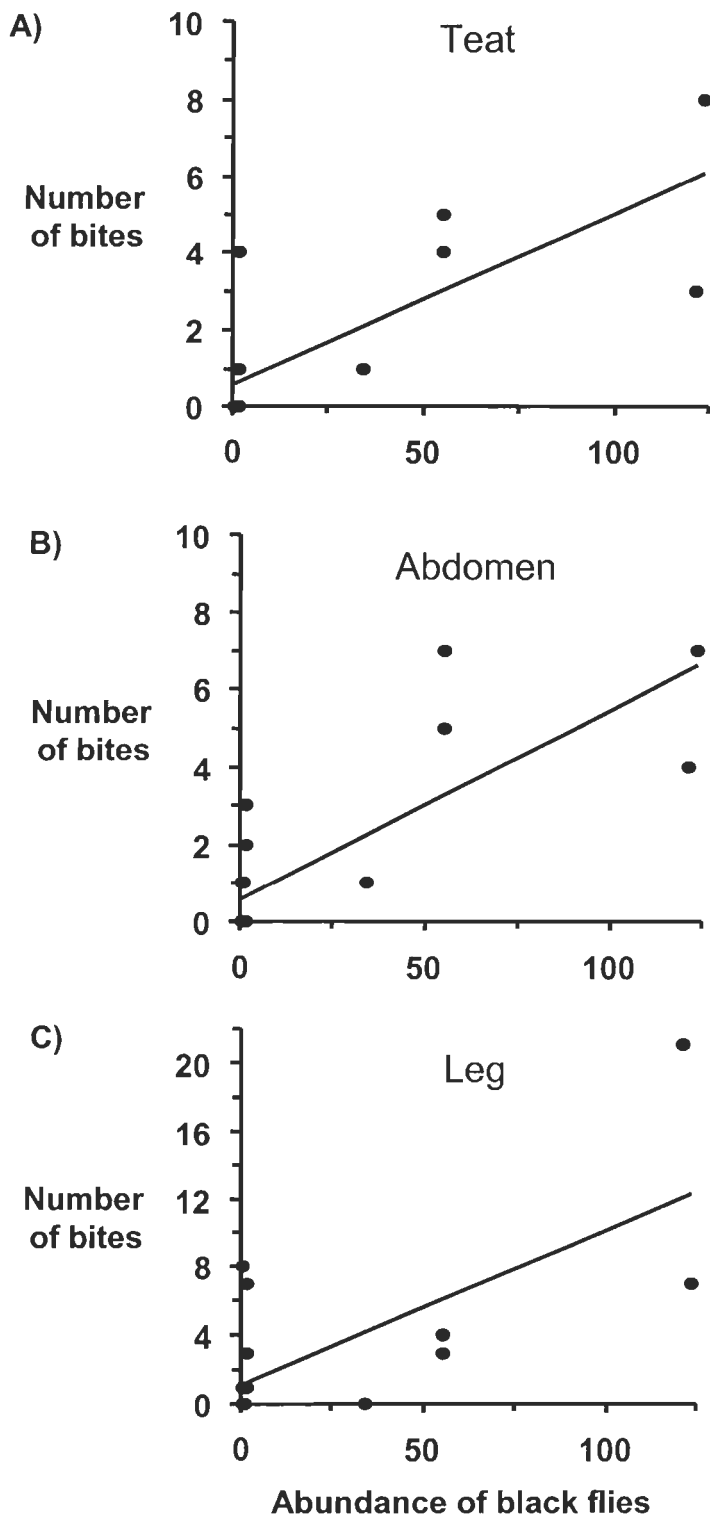
A. Comtois and D. Berteaux. Fig. 1.



A. Comtois and D. Berteaux. Fig. 2.



A. Comtois and D. Berteaux. Fig. 3.



A. Comtois and D. Berteaux. Fig. 4.

CHAPITRE III :

CONCLUSIONS DU MÉMOIRE

L'étude de l'abondance des insectes dans divers microhabitats nous a permis d'observer que les moustiques sont plus présents au sol que dans la canopée des arbres tandis qu'il s'agit de l'inverse pour les mouches noires. Au niveau de la différence entre les espèces d'arbres, nous n'avons pu en observer dans le cas des moustiques (probablement parce qu'ils sont peu abondants dans le feuillage des arbres), tandis qu'il y en avait une pour les mouches noires. En effet, il y avait moins de mouches noires dans les conifères que dans les arbres feuillus. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que le dense feuillage des conifères bloquerait les signaux olfactifs et visuels nécessaires à la localisation des hôtes par les insectes piqueurs.

Au niveau des tanières de porcs-épics, nous avons trouvé que tant les moustiques que les mouches noires étaient en nombre inférieur à l'intérieur qu'à l'entrée. Trois facteurs pourraient expliquer la faible attirance des insectes envers l'intérieur des tanières rocheuses : une température et intensité lumineuse plus faibles ainsi que le peu d'hôtes disponibles.

Nous avons également confirmé que, comme c'est le cas pour plusieurs autres espèces, le porc-épic utilise plus de mouvements d'inconfort en présence d'insectes

piqueurs bien que seuls les mouvements de tête et le grattage ont démontré des résultats significatifs. La tête des porcs-épics s'avère un endroit particulièrement vulnérable aux attaques des insectes puisque la peau est plus exposée en raison de la faible pilosité.

Nous n'avons toutefois pas pu démontrer une utilisation préférentielle de microhabitats en période d'abondance d'insectes. Toutefois, trois types d'habitats étaient particulièrement utilisés (> 15 %) pendant la durée de l'étude soit les tanières, le sol et les thuyas. Par conséquent, bien que ces trois habitats étaient utilisés pour des raisons inconnues (mais probablement liées à la présence de nourriture (sol) ou à l'évitement de prédateurs (tanières et thuyas)), ils étaient également de bons refuges contre les insectes piqueurs. Il semble donc que la présence d'insectes piqueurs génère peu de conflits au niveau de l'utilisation de l'habitat par les porcs-épics. Les tanières peuvent être utilisées comme refuge puisque les insectes n'y entrent à peu près pas. En ce qui concerne le sol, il pourrait servir à réduire les attaques des mouches noires. En effet, nous retrouvons celles-ci principalement dans la canopée et le jour, lorsqu'elles sont en recherche active de sang, elles vont favoriser les hôtes au repos, comme le porc-épic. Finalement, le cèdre possède un effet répulsif et pourrait réduire la capacité de localisation d'un hôte des insectes piqueurs, devenant par le fait même un bon refuge.

En ce qui concerne les piqûres, nous avons trouvé de fortes corrélations entre leur nombre et l'abondance de mouches noires. Toutefois, nous n'avons pu démontrer une différence du nombre de piqûres entre les jeunes de l'année et les adultes. Notre faible taille d'échantillonnage pourrait être la cause de cette absence de différence et il serait

intéressant de refaire l'expérience avec un plus grand nombre d'individus et de répliques.

Les études sur les mammifères de grande taille (ex. caribous) ont démontré que les insectes piqueurs peuvent affecter les patrons d'alimentation des hôtes et, par le fait même, avoir un grand impact sur leur budget énergétique. Nous n'avons pas pu vérifier ceci lors de notre étude puisque nos localisations ont été effectuées lors des périodes de repos des porcs-épics. Il pourrait être intéressant d'investiguer davantage cette avenue de recherche.