

Interactions multispécifiques : répartition spatio-temporelle des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*) au sein de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent¹

R. COURTOIS, M. SIMONEAU ET J. J. DODSON

Département de biologie, Université Laval, Cité Universitaire, Ste-Foy (Qué.) G1K 7P4

COURTOIS, R., M. SIMONEAU ET J. J. DODSON. 1982. Interactions multispécifiques : répartition spatio-temporelle des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*) au sein de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1164–1174.

L'étude de l'organisation spatio-temporelle de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent démontre que le mode de répartition des larves de poisson dans le milieu tend à minimiser les interactions entre espèces. Les larves d'éperlan (*Osmerus mordax*) plus représentatives des masses d'eau d'amont se séparent des larves de capelan (*Mallotus villosus*) et de hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*) plus typiques des masses d'eau d'aval au mois de juin. De plus, les larves de capelan sont plus abondantes en surface (0–20 m), alors que les larves de hareng sont concentrées dans les couches plus profondes (20–60 m). La séparation écologique observée, maintenue par les processus physiques du milieu, semble être la conséquence de stratégies de reproduction différentes. En ce qui a trait aux interactions zooplancton–ichtyoplancton l'abondance des chaetognathes, des amphipodes et des euphausiacés en profondeur rend possible la prédation des larves de poisson par ces grosses formes zooplanctoniques. Les larves de capelan, très nombreuses en juin, peuvent être l'objet de prédation par les organismes du macroplancton lors de leurs migrations nyctémérales. Les larves de hareng sont également vulnérables en raison de leur plus grande abondance en profondeur. Les larves d'éperlan risquent toutefois moins d'être touchées par cette prédation à cause de leur prépondérance en amont dans les eaux plus douces.

Mots clefs: ichtyoplancton, interactions multispécifiques, communauté planctonique, estuaire du Saint-Laurent, capelan, hareng, éperlan

COURTOIS, R., M. SIMONEAU ET J. J. DODSON. 1982. Interactions multispécifiques : répartition spatio-temporelle des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*) au sein de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1164–1174.

The study of the spatial and temporal organization of the planktonic community of the middle estuary of the Saint Lawrence River revealed that fish larvae were distributed in such a way as to minimize interactions between species. Smelt (*Osmerus mordax*) larvae were distributed upstream whereas capelin (*Mallotus villosus*) and Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) larvae were found downstream in June 1979. Capelin larvae were more abundant at the surface (0–20 m) whereas herring larvae were concentrated in deeper waters (20–60 m). The ecological separation observed was maintained by multiple physical factors and appeared to be the consequence of species-specific reproductive strategies. The abundance of chaetognaths, euphausiids, and amphipods in deeper waters suggests that these forms could be important predators of fish larvae. Herring larvae may be particularly vulnerable because of their distribution in deep water. Capelin larvae which are very abundant in June could also be vulnerable to predation during the diurnal migrations of the macroplankton. Smelt larvae appear to be little affected by predation from these forms as a result of their distribution in fresher waters.

Reçu le 23 novembre 1981
Accepté le 12 mai 1982

Received November 23, 1981
Accepted May 12, 1982

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

ON considère généralement que le régulateur du recrutement et de l'abondance des poissons est surtout une combinaison de la croissance et de la mortalité due à la densité qui se produit chez les stades très jeunes (Cushing 1974; Ware 1975). Les hypothèses quant aux causes de la mortalité larvaire sont nombreuses. Lett et Kohler (1976) en donnent un résumé et rappellent notamment l'importance de la nourriture disponible. De plus, Lett et Kohler (1976) discutent les implications des relations multispécifiques, domaine déjà abordé par Isaacs (1963). Finalement, Hunter (1976) ajoute que la prédation doit être considérée comme un facteur de première importance, car elle implique autant des poissons (Lett et Kohler 1976; Sinderman 1979) que divers groupes zooplanctoniques tels les chaetognathes (Lebour 1923; Fraser 1969; Williams et Hart 1974), les amphipodes (Westernhagen et Rosenthal 1976; Shearer et Evans 1975), et les euphausiacés (Theilacker et Lasker 1974). L'étude des relations unissant les différents groupes taxonomiques de la communauté planctonique devient donc nécessaire pour une meilleure compréhension des causes de mortalité au sein de l'ichtyoplancton. Aucune étude quantitative n'existe toutefois pour déterminer l'influence des interactions multispécifiques sur la mortalité des larves de poisson en milieu naturel.

L'estuaire moyen du Saint-Laurent est un site de frai et/ou d'alevinage pour certaines espèces de poisson d'importance commerciale. Ainsi, Jacquaz et al. (1977) mentionnent la mise en circulation massive des larves de capelan (*Mallotus villosus*) en mai et, malgré la pauvreté du milieu rapportée par Bousfield et al. (1975), Able (1978) soutient que l'estuaire moyen du Saint-Laurent sert de site d'alevinage pour l'éperlan (*Osmerus mordax*) et le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*). Les larves de ces trois espèces, pélagiques et semblables morphologiquement, se trouvent dans la même région de l'estuaire en juin et pourraient alors entrer en compétition. De plus, il existe au sein de la communauté planctonique certaines formes telles les chaetognathes, les euphausiacés et les amphipodes qui pourraient être prédatrices des larves de ces trois espèces de poisson.

Le présent travail vise à décrire l'organisation spatio-temporelle d'une communauté planctonique, et à mettre en évidence les chevauchements de répartition des larves de capelan, d'éperlan et de hareng de même que leurs relations avec les taxons zooplanctoniques. Ainsi, les possibilités d'interactions multispécifiques telles la compétition entre les larves pour les ressources disponibles et la prédation par le zooplancton sur ces mêmes larves sont évaluées. À cette fin, les groupes d'espèces réagissant de la même façon aux caractéristiques de leur milieu (Fager et McGowan 1963) sont identifiés, et les tendances générales de la variabilité observée dans la distribution et l'abondance de ces groupes, à moyenne et à petite échelle, sont décrites.

Matériel et méthodes

L'échantillonnage fut réalisé à trois stations de l'estuaire moyen du Saint-Laurent (Fig. 1) distantes l'une de l'autre de quelque 25 km. En 1979, les trois stations ont été échantillonnées dans leur ordre numérique en mai, juin et juillet. Le présent travail ne traite toutefois que des 129 échantillons recueillis en juin, période où se trouvent ensemble les

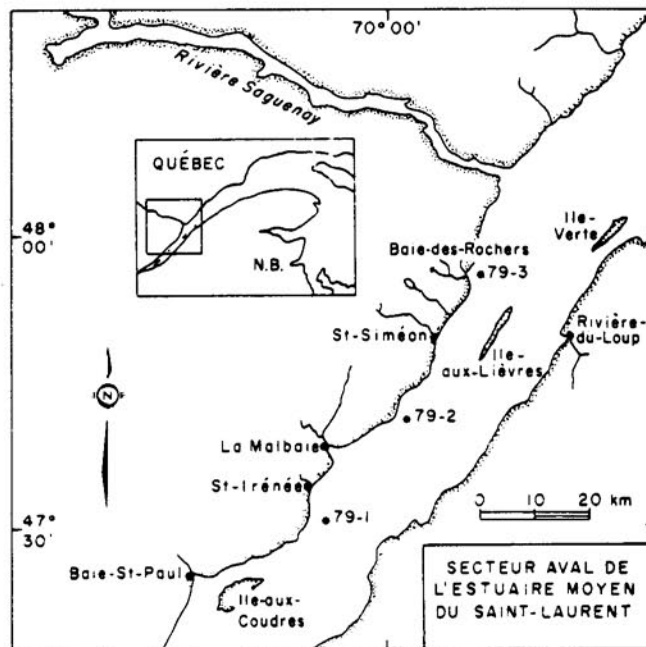


FIG. 1. Secteur aval de l'estuaire moyen du Saint-Laurent, indiquant la position des stations d'échantillonnage en 1979 (79-1: 47°30.8'N, 70°10.8'W; 79-2: 47°42.4'N, 69°57.0'W; 79-3: 47°57.7'N, 69°45.0'W).

larves des trois espèces étudiées telle que révélée par une analyse préliminaire. À chaque station, la colonne d'eau fut divisée en trois couches (0–20 m, 20–40 m et 40–60 m), afin d'étudier la répartition verticale des larves. Un prélèvement oblique multiple d'une durée de 10 min a été effectué dans chaque strate, à toutes les 3 h, pendant 48 h. L'échantillonnage a pris place en période de vive-eau et a été complété en 8 jours.

Les échantillons ont été prélevés au moyen d'un échantillonneur Bongo de 0.5 m de diamètre (McGowan et Brown 1966), muni de débitmètres, et de filets de mailles n° 0 (0.51 mm) et n° 10 (0.15 mm). Des difficultés mécaniques nous ont forcé à utiliser l'échantillonneur sans son mécanisme d'ouverture. La descente du filet en position ouverte a probablement eu pour effet de contaminer les échantillons des couches profondes, contamination cependant minime, la filtration étant sans doute moins efficace lors d'une descente rapide de l'engin de pêche. De plus, le temps de contamination ne constituait qu'environ 5% de la durée du prélèvement puisque les filets étaient fermés lors de la remontée.

Les traits ont été effectués à une vitesse de deux à trois nœuds. La profondeur des traits a été lue de façon continue grâce à un profondimètre Furuno et a été vérifiée avec un bathychronographe (TDR, Time depth recorder) placé sur le câble entre le profondimètre et le dépresseur. Avant chaque série de traits, le navire était ancré à une bouée indiquant l'emplacement de la station. La température, la conductivité, la vitesse et la direction des courants étaient alors enregistrées à intervalles de 0.5 min au moyen d'un courantomètre Aanderaa muni de senseurs STP (salinité-température-pression) lors d'un profilage de la colonne d'eau par palier de 5 m. Ces valeurs ont servi à calculer la salinité et la densité des masses d'eau échantillonnées. La vitesse et la direction

des courants sont exprimées par deux vecteurs, soit la composante u correspondant à l'axe de l'estuaire et la composante v correspondant à l'axe transversal. La valeur moyenne de ces variables a été calculée pour chaque strate de 20 m.

Les paramètres additionnels suivants ont été ajoutés à la matrice des données physiques: l'heure du prélèvement, l'indice de turbidité (disque de Secchi), la température de surface, l'éclairement (nuit = 0, pénombre (04:00 à 06:00 et de 20:30 à 22:30) = 1, jour = 2), l'amplitude de la marée calculée pour l'heure de chaque prélèvement à partir de la table des marées et finalement, un indice de stratification:

$$\Delta\sigma_{15-35} = \frac{\sigma_{15} - \sigma_{35}}{\Delta Z}$$

où σ_{15} représente la densité enregistrée à la profondeur de 35 m, σ_{35} , la densité enregistrée à la profondeur de 5 m, et ΔZ , l'intervalle de profondeur entre les niveaux où σ_{15} et σ_{35} ont été mesurées.

Tous les échantillons ont été conservés dans une solution tamponnée de formaline 4%. Au laboratoire, les gros organismes tels les chaetognathes, les mysidacés, les euphausiacés et les amphipodes furent retirés de chacun des échantillons identifiés et comptés. Le reste de l'échantillon fut fractionné un certain nombre de fois à l'aide d'un partiteur Folsom, et une fraction utilisée pour le dénombrement et l'identification des autres groupes (ou espèces). Dans le cas où le dénombrement réalisé pour un groupe (ou une espèce) donnait un nombre inférieur à 200, l'échantillon était trié dans sa totalité afin d'obtenir le nombre total d'individus de ce groupe (ou espèce). Les larves de poisson furent identifiées à l'espèce pour le capelan, l'éperlan et le hareng; les autres larves étant regroupées sous l'étiquette Pisces. Le reste du zooplancton fut divisé en grands groupes taxonomiques. Les copépodes (>2 mm) furent séparés des formes plus petites regroupées sous l'appellation microplancton (≤ 2 mm). Cette classification sommaire des organismes zooplanctoniques pour les fins de l'étude, déjà utilisée par d'autres auteurs dont Lasker (1975), semble appropriée puisque la taille des proies est généralement plus limitative que l'espèce pour les larves de poisson (Jones et Hall 1974). Les valeurs d'abondance enregistrées ont par la suite été ramenées en nombre d'individus par 100 m³.

Les densités d'organismes évaluées par les deux types de filet ont été comparées par niveau (0-20 m, 20-40 m et 40-60 m) à l'aide d'un test chi-carré lorsque la distribution ne s'éloignait pas significativement ($P < 0.05$) d'une distribution normale; en absence de normalité, le test non-paramétrique de Wilcoxon pour données paires a été utilisé. Lorsque les deux distributions ne différaient pas de façon significative entre elles, la moyenne des deux échantillons (filets n° 0 et 10) fut utilisée comme meilleur estimateur de la densité d'un taxon donné. Dans le cas contraire, la valeur obtenue par le filet donnant la plus grande densité a été considérée pour les calculs subséquents.

Les données obtenues ont été traitées à l'aide d'une analyse en composantes principales car cette méthode permet d'étudier à la fois les relations entre descripteurs (taxons) aussi bien que les liens entre objets (échantillons). Des explications détaillées de cette méthode sont disponibles dans Laforge (1981)

et Legendre et Legendre (1979).

La présente étude a été menée à partir de matrices de corrélations pour donner un poids équivalent à chaque descripteur. Ces matrices sont calculées à partir des données normalisées par transformation logarithmique pour une utilisation optimale de la méthode (Legendre et Legendre 1979). Comme la présence d'un trop grand nombre de doubles zéros peut fausser la valeur des corrélations (Ibanez 1972), ce type d'analyse doit être effectuée sur les espèces présentes dans plus de 30% des échantillons (Legendre et Simard 1979). Dans la présente étude, tous les taxons recensés répondent à ce critère, l'éperlan étant le moins fréquent avec 47.9% d'occurrence.

La nature des axes d'ordination est déterminée par des corrélations non paramétriques (τ de Kendall) entre les composantes principales et les paramètres physiques du milieu. Les corrélations non-paramétriques sont utilisées puisqu'elles n'exigent ni la normalité ni la linéarité (Legendre et Simard 1979). Des corrélations partielles sont calculées lorsque plusieurs descripteurs sont liés entre eux afin de connaître la contribution unique des descripteurs aux axes d'ordination.

Dans la première partie de l'étude, les trois stations de juin sont traitées simultanément et les échantillons font l'objet d'un groupement a priori par station. Dans la seconde partie où la station de plus grande variabilité est traitée (station médiane 79-2), les échantillons sont soumis à un groupement à liens complets à partir de la matrice de leurs distances euclidiennes calculées sur les données normalisées et centrées réduites (Legendre et Legendre 1979; Legendre et Simard 1979). L'échantillonnage ayant été réalisé dans un continuum, le groupement à liens complets permet de dégager la structure de façon plus contrastante (Legendre et Legendre 1979). Ce groupement des échantillons est par la suite superposé à leur ordination dans le plan réduit des premiers axes principaux ce qui permet de délimiter les groupes d'échantillons semblables par leur composition planctonique et de visualiser les relations entre ces groupes.

Résultats

LA COMMUNAUTÉ PLANCTONIQUE

Dans la présente étude, les organismes planctoniques sont classés selon 15 groupes majeurs. Les larves de poisson sont représentées par trois espèces: le capelan (*Mallotus villosus*), l'éperlan (*Osmerus mordax*) et le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus harengus*), les larves des autres espèces de poisson étant regroupées sous le terme, Pisces. Le reste du zooplancton comprend 10 groupes: deux genres d'euphausiacés (*Mesocyclops norvegica* et *Thysanoessa* sp.), un genre de mysidacés (*Mysis* sp.) divisé en deux groupes (juvéniles et adultes), les copépodes (>2 mm), le microplancton (≤ 2 mm), les amphipodes, les chaetognathes (*Sagitta elegans*), les polychètes errants et les larves de décapodes. Le dernier groupe recensé est constitué des œufs de poisson (Pisces).

À une station donnée, l'abondance relative de chaque groupe reste assez constante malgré les fluctuations de biomasse associées aux marées, ce qui rend les groupes interprétables à cette échelle. Cependant, les abondances relatives

TABLEAU 1. Abondance des organismes zooplanctoniques recensés aux trois stations de l'estuaire moyen du Saint-Laurent en juin, 1979. \bar{x} , nombre moyen par 100 m³; s, écart-type; r, rang occupé par le groupe (ou l'espèce) lorsque les organismes sont ordonnés par ordre décroissant d'abondance à chaque station.

Groupe	79-1			Station 79-2			79-3		
	\bar{x}	s	r	\bar{x}	s	r	\bar{x}	s	r
<i>Mallotus villosus</i>	170.26	374.15	4	494.61	1176.38	3	689.87	948.22	2
<i>Osmerus mordax</i>	1.83	1.70	10	0.14	0.20	15	0.17	0.24	15
<i>Clupea harengus harengus</i>	0.42	0.50	13	11.17	16.94	9	11.82	8.97	5
Pisces (larves)	0.24	0.29	15	0.58	1.02	14	7.83	4.64	7
<i>Meganictiphanes norvegica</i>	16.92	15.29	6	84.09	101.85	5	0.22	0.29	14
<i>Thysanoessa</i> sp.	11.53	7.82	7	47.97	41.39	6	0.49	0.93	11
Mysidacés (adultes)	9.98	9.22	8	24.89	40.74	7	4.81	12.91	8
Mysidacés (juvéniles)	1536.30	1376.05	3	301.13	538.23	4	9.87	34.01	6
Copépodes (> 2 mm)	4437.97	2620.50	2	9445.15	10148.80	2	357.29	329.27	3
Microplancton (< 2 mm)	24525.12	15711.85	1	24537.31	23326.20	1	11499.93	7902.00	1
<i>Sagitta elegans</i>	6.94	5.53	9	6.84	6.49	10	0.20	0.27	13
Amphipodes	1.14	1.12	11	1.28	1.89	13	0.21	0.30	12
Polychètes errants	20.72	17.43	5	4.24	9.1	12	1.65	2.14	10
Décapodes (larves)	0.35	0.42	14	15.35	14.90	8	24.22	13.76	4
Pisces (œufs)	1.05	2.42	12	4.73	8.43	11	1.92	1.50	9

TABLEAU 2. Abondance des organismes zooplanctoniques recensés aux trois couches (0-20 m, 20-40 m, 40-60 m) de la station 79-2 de l'estuaire moyen du Saint-Laurent en juin 1979. \bar{x} , nombre moyen par 100 m³; s, écart-type.

Groupe	0-20 m		20-40 m		40-60 m	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
<i>Mallotus villosus</i>	1285.64	1816.52	99.79	117.92	98.40	146.04
<i>Osmerus mordax</i>	0.23	0.24	0.10	0.14	0.09	0.20
<i>Clupea harengus harengus</i>	3.88	4.15	15.69	23.61	13.93	15.42
Pisces (larves)	0.91	1.48	0.61	0.89	0.23	0.25
<i>Meganictiphanes norvegica</i>	22.73	24.10	117.16	102.72	112.38	113.72
<i>Thysanoessa</i> sp.	18.00	54.62	67.14	41.19	58.78	40.19
Mysidacés (adultes)	11.69	26.07	21.66	20.88	41.33	60.00
Mysidacés (juvéniles)	264.46	581.84	263.94	338.10	374.98	667.93
Copépodes	3182.73	4049.50	11382.64	11422.35	13770.07	10491.46
Microplancton	24781.27	22202.68	28781.93	30663.53	20048.70	15195.40
<i>Sagitta elegans</i>	2.09	1.82	11.79	7.74	6.64	4.31
Amphipodes	0.08	0.23	1.59	2.43	2.17	1.65
Polychètes errants	1.13	2.14	3.89	4.45	7.70	14.56
Décapodes (larves)	8.68	11.09	26.17	15.61	11.90	12.27
Pisces (œufs)	1.34	3.32	5.74	10.12	7.25	9.53

changent d'une station à l'autre (Tableau 1), et à l'intérieur d'une station, d'une couche à l'autre (Tableau 2).

Suite à l'examen de 18 échantillons (soit deux par niveau à chaque strate échantillonnée pour chaque station), il appert que le genre *Calanus* constitue 91.6% des copépodes >2 mm, les genres *Euchaeta* et *Metridia* ne comptant que pour 5.3% et 3.1% respectivement. Par contre, le microplancton s'avère beaucoup plus hétérogène: représenté majoritairement par le genre *Acartia* (46.1%), d'autres taxons composent toutefois une partie importante du microplancton. Ce sont les larves de cirripèdes (19.8%), et le genre *Eurytemora* (9.4%) auxquels se greffent plusieurs autres groupes faiblement représentés dont *Microcalanus*, *Pseudocalanus* et *Scolecithricella*, composant 21.7% du microplancton.

De plus, l'abondance relative des espèces constituant le

microplancton change d'une station à l'autre. Ainsi, le genre *Eurytemora* représente 27.3% du microplancton à la station 79-1 mais seulement 0.3% et 0.6% aux stations 79-2 et 79-3. De même, les larves de cirripèdes passent de 6.6% à 11.8% puis à 41.0% du microplancton aux stations amont (79-1), médiane (79-2) et aval (79-3).

ORGANISATION SPATIALE A L'ÉCHELLE DE L'ESTUAIRE MOYEN

L'analyse en composantes principales réalisée à partir de la matrice des corrélations entre groupes produit quatre composantes principales de valeur propre supérieure à 1. Toutefois, seules les composantes I et II sont interprétables puisque la fraction de la variance expliquée par les axes consécutifs est inférieure à celle prédite par le modèle aléatoire de Frontier (1976). Le plan réduit formé par les deux premiers axes prin-

TABLEAU 3. Matrice des corrélations taxons-composantes principales. Les valeurs propres, les pourcentages de variance et le pourcentage de variance cumulé sont indiqués au bas du tableau pour chaque axe. Pour chaque taxon, le carré de la valeur de la corrélation indique le pourcentage de variance expliqué par un axe donné. Les corrélations négatives indiquent une relation inverse avec l'axe d'ordination.

Groupes	Stations 79-1, 79-2, 79-3		Station 79-2	
	Axe I	Axe II	Axe I	Axe II
<i>Mallotus villosus</i>	-0.592	0.077	-0.640	-0.230
<i>Osmerus mordax</i>	0.435	-0.667	-0.255	-0.635
<i>Clupea harengus harengus</i>	-0.460	0.723	0.226	0.848
Pisces (larves)	-0.841	0.075	-0.404	0.652
<i>Meganctiphanes norvegica</i>	0.820	0.422	0.871	-0.178
<i>Thysanoessa</i> sp.	0.814	0.416	0.860	-0.187
Mysidacés (adultes)	0.677	0.201	0.613	0.074
Mysidacés (juvéniles)	0.851	-0.159	0.544	0.059
Copépodes (≥ 2 mm)	0.846	0.294	0.843	-0.174
Microplancton (< 2 mm)	0.242	0.197	0.078	0.487
<i>Sagitta elegans</i>	0.841	0.227	0.810	-0.077
Amphipodes	0.662	0.248	0.749	-0.104
Polychètes errants	0.575	-0.316	0.494	0.014
Décapodes (larves)	-0.594	0.628	0.365	0.075
Pisces (œufs)	-0.089	0.573	0.337	0.640
Valeurs propres	6.586	2.455	5.285	2.375
Variance expliquée (%)	43.9	16.4	35.2	15.8
Variance cumulée (%)	43.9	60.3	35.2	51.1

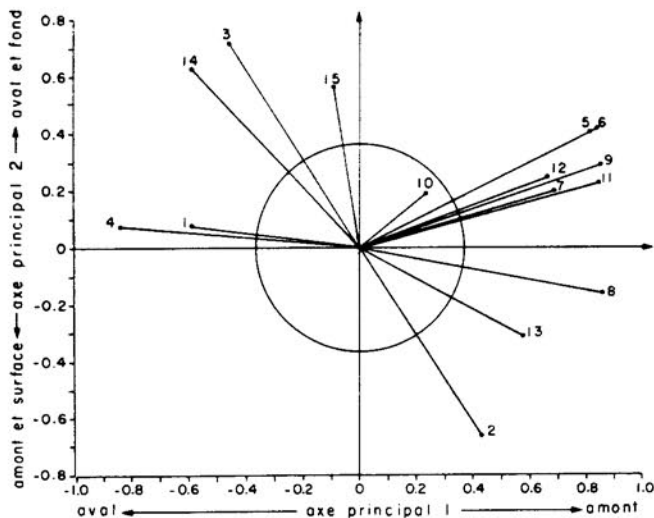


FIG. 2. Projection des 15 axes-groupes des trois stations de juin 1979, dans le plan réduit des deux premiers axes principaux. Les taxons dont la longueur de la projection égale ou excède le rayon du cercle de contribution équilibrée ($\sqrt{2/15} = 0,365$) contribuent à la formation de l'espace réduit étudié. 1: *Mallotus villosus*; 2: *Osmerus mordax*; 3: *Clupea harengus harengus*; 4: Pisces (larves); 5: *Meganctiphanes norvegica*; 6: *Thysanoessa* sp.; 7: Mysidacés (adultes); 8: Mysidacés (juvéniles); 9: Copépodes (> 2 mm); 10: Microplancton (≤ 2 mm); 11: *Sagitta elegans*; 12: Amphipodes; 13: Polychètes errants; 14: Décapodes (larves); 15: Pisces (œufs). Les axes principaux sont identifiés par les descripteurs du milieu avec lesquels ils sont fortement corrélés.

cipaux parvient cependant à expliquer 60,3% de la variance totale observée (Tableau 3). Parmi les 15 groupes repré-

sentés, seul le microplancton participe peu à la formation de l'espace réduit étudié (corrélation $< 0,365$; Fig. 2) et sera ignoré dans l'étape suivante de l'analyse.

Les groupes qui contribuent de façon prépondérante à la formation du premier axe principal (Tableau 3) sont les larves de poisson non identifiées (Pisces), les euphausiacés (deux genres), les mysidacés juvéniles, les copépodes > 2 mm et *Sagitta elegans* de même que, à un degré moindre, les larves de capelan, les mysidacés adultes, les amphipodes, les polychètes errants et les larves de décapodes. Les groupes contribuant davantage à la formation de l'axe principal II sont les larves d'éperlan et de hareng, les larves de décapodes et les œufs de poisson.

L'ordination des échantillons dans le plan réduit des deux premiers axes principaux (Fig. 3) permet de juger de la position relative des stations par rapport aux axes d'ordination. Le calcul et le positionnement des centroides des strates de chaque station permet de visualiser l'emplacement des échantillons de chaque couche. Ces observations permettent donc de situer l'axe de l'estuaire de même que l'axe vertical (surface-fond) sur cette figure. L'axe principal I permet d'isoler la station aval (79-3) bien qu'il existe un certain degré de chevauchement entre les échantillons de cette station et les échantillons de surface (0-20 m) de la station médiane (79-2). L'axe principal II assure la séparation de la station amont 79-1. De plus, l'étude de la position des centroides des échantillons de chaque strate, permet de constater que la composition planctonique est très homogène sur toute la colonne d'eau à la station 79-3, en raison de la proximité des centroides. Par contre, à la station 79-2, la couche de surface (0-20 m) se détache des deux strates profondes (20-40 m; 40-60 m) indiquant une forte hétérogénéité biologique entre la première d'une part et les deux autres, plutôt homogène,

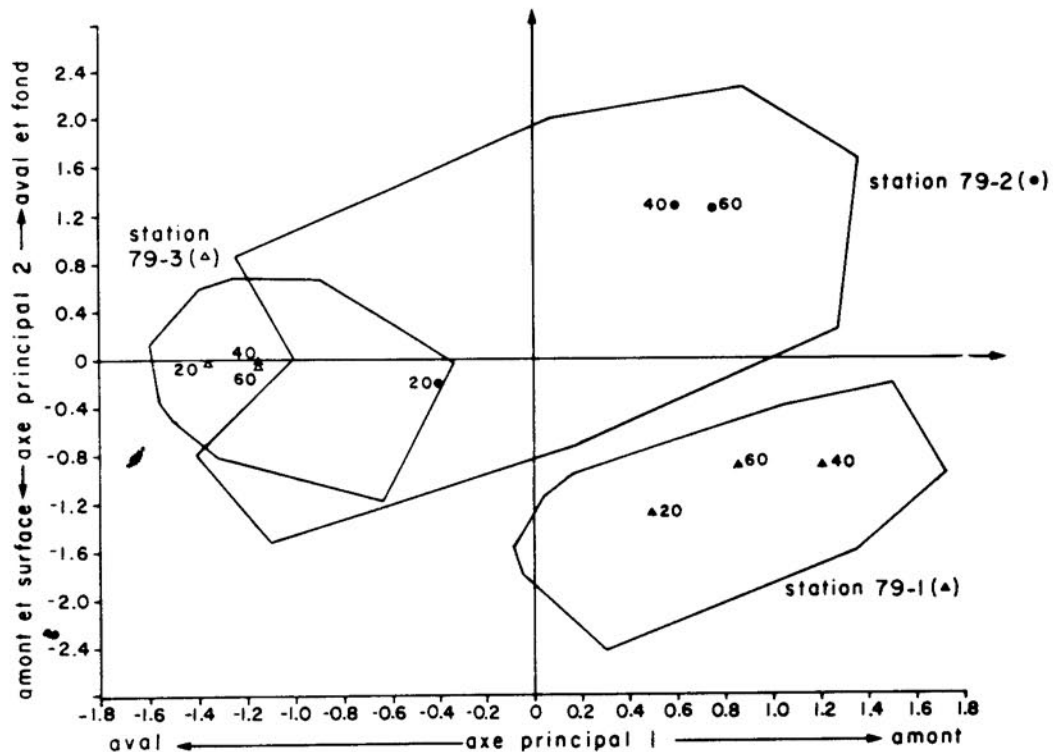


FIG. 3. Ordination des échantillons des trois stations de juin 1979 dans le plan réduit formé par les deux premiers axes principaux. Les traits pleins délimitent la dispersion des échantillons de chaque station. Les échantillons prélevés à l'intérieur d'une même couche sont représentés par leur centroïde (moyenne arithmétique des échantillons de cette couche). Le symbole utilisé pour indiquer les centroïdes d'une même station apparaît entre parenthèses après le numéro de la station. Les axes principaux sont identifiés par les descripteurs du milieu avec lesquels ils sont fortement corrélés.

d'autre part. La station amont 79-1 montre sensiblement le même phénomène mais de façon moins marquée.

L'interprétation des axes d'ordination par les variables physiques du milieu (Tableau 4) indique que la latitude, la longitude, l'indice de turbidité (Secchi), la température de surface, l'indice de stratification ($\Delta\sigma_{t,5-35}$) et la profondeur échantillonnée sont significativement corrélés à la composante principale I. Le calcul de corrélations partielles, permettant d'éliminer l'effet de la latitude (ou de la longitude), diminue de façon marquée la corrélation entre l'indice de Secchi ($\tau = -0,18$), la température de surface ($\tau = 0,11$) et l'indice de stratification ($\tau = 0,27$) avec la première composante principale. La relation entre ces trois variables du milieu et la répartition spatiale des groupes planctoniques n'est, par conséquent, pas indépendante de leur répartition en fonction de la position géographique des stations d'échantillonnage. À ce titre, il est permis de croire que l'axe I (Fig. 3) ordonne les échantillons selon un gradient caractéristique de certaines masses d'eau. Sur la partie gauche de l'axe principal I se trouvent les masses d'eau d'aval froides, claires et peu stratifiées (station 79-3 et 79-2 (0-20 m)), auxquelles sont associées les larves de poisson non identifiées, les larves de capelan, les larves de décapodes et celles de hareng (corrélations négatives avec l'axe I, Tableau 3 et Fig. 2). Par contre, sur la partie droite de l'axe principal I (Fig. 3) se retrouvent les masses d'eau de l'amont de l'estuaire plus chaudes, plus turbides et plus stratifiées (station 79-1 et

79-2 (20-60 m)), auxquelles sont associées le macroplankton (copépodes >2 mm, euphausiacés, mysidacés, chaetognathes, et amphipodes) de même que les polychètes errants et les larves d'éperlan (corrélations positives avec l'axe I, Tableau 3 et Fig. 2).

Les paramètres physiques significativement corrélés à la composante principale II sont la température, la salinité, la densité (σ_t), la latitude, la longitude, l'indice de turbidité, la température de surface, l'indice de stratification et la profondeur échantillonnée (Tableau 3). L'utilisation de corrélations partielles, permettant de contrôler l'effet de la profondeur, abaisse de façon sensible les corrélations de la température ($\tau = -0,13$), de la salinité ($\tau = 0,08$) et de la densité ($\tau = 0,08$) avec la deuxième composante principale. Une tendance similaire est observée lorsque l'effet de la position des stations est contrôlé lors du calcul des corrélations entre ces mêmes variables et la composante II ($\tau = -0,17, +0,10; +0,10$ respectivement). Ainsi, il semble que la relation entre la température, la salinité, la densité et la distribution spatiale des groupes planctoniques ne soit pas indépendante de leur distribution selon la profondeur. Par contre, cet axe d'ordination ne peut être dégagé de toute influence spatiale vu les corrélations significatives enregistrées avec la position géographique, la température de surface, l'indice de Secchi et l'indice de stratification. L'axe II semble donc représenter un ensemble de facteurs qui varie avec la profondeur de la station 79-1 à la station 79-2 qui sont les deux stations que cet axe

TABLEAU 4. Matrice des corrélations (τ de Kendall) entre les variables échantillonnées aux stations 79-1, 79-2 et 79-3 en juin 1979. C_1 et C_2 sont les deux premières composantes principales. Le chiffre entre parenthèses indique le nombre d'observations (n). (* $0,01 < P < 0,05$; ** $P < 0,01$.)

	Salinité	Densité	Heure	Latitude	Longitude	Éclairement	Secchi	T° surface	$\Delta\sigma_{s-15}$	Profondeur	Amplitude	C_1	C_2
Température (95)	-0,89**	-0,90**	0,09	-0,31**	0,31**	-0,05	-0,21*	0,15*	0,12	-0,69**	0,03	0,01	-0,25**
Salinité (95)		0,99**	-0,10	0,41**	-0,41**	0,06	0,30**	-0,22**	-0,18**	0,65**	-0,05	-0,08	0,21**
Densité (95)			-0,10	0,40**	0,40**	0,06	0,30**	-0,22**	-0,18**	0,65**	-0,05	-0,08	0,21**
Heure (121)				-0,02	0,03	0,35**	-0,09	0,13*	0,04	-0,09	-0,27**	-0,02	-0,06
Latitude (121)					-0,99**	0,05	0,88**	-0,73**	0,53**	0,09	0,01	-0,63**	0,31**
Longitude (121)						-0,06	-0,88**	0,73**	0,53**	-0,09	-0,01	0,63**	-0,32**
Eclairement (121)							-0,10	0,00	-0,11	0,00	-0,17**	-0,11	0,00
Secchi (63)								-0,70**	-0,53**	0,05	0,34**	-0,62**	0,29**
T° surface (101)									0,64**	-0,06	-0,23**	0,52**	-0,24**
Stratification										-0,02	0,07	0,51**	0,25**
($\Delta\sigma_{s-15}$) (95)											0,04	0,14*	0,23**
Profondeur (120)												-0,01	0,10*
Amplitude (121)													

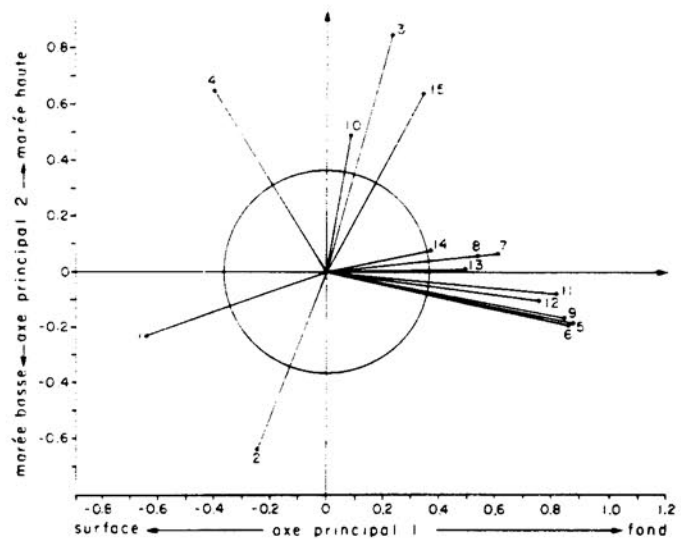


FIG. 4. Projection des 15 axes-groupes de la station médiane 79-2 dans le plan de plus grande variance (deux premiers axes principaux). Tous les taxons contribuent à la formation de l'espace réduit étudié (projections supérieures au rayon du cercle de contribution équilibrée : $\sqrt{2/15} = 0,365$). Les chiffres représentent les mêmes groupes qu'à la figure 2. Les axes principaux sont identifiés par les descripteurs du milieu avec lesquels ils sont fortement corrélés.

parvient à séparer (Fig. 3). La figure 2 montre que les larves d'éperlan, les polychètes errants et les mysidacés (juvéniles) sont plus représentatifs des masses d'eau qui caractérisent la station 79-1 (Fig. 3), alors que le reste du macroplankton est plus représentatif des masses d'eau qui caractérisent la couche profonde (20-60 m) de la station 79-2 (Fig. 3).

ORGANISATION SPATIALE À LA STATION MÉDIANE

Afin de compléter les résultats obtenus, une analyse en composantes principales a également été menée sur les données biologiques recueillies à la station montrant la plus grande variabilité dans la composition et l'abondance relative des organismes (79-2; Fig. 3). Cette analyse a permis de mettre en évidence l'organisation de la communauté de même que les principaux facteurs responsables de la variabilité à petite échelle.

Le modèle de Frontier (1976) révèle, ici également, que seules les deux premières composantes principales extraites de la matrice de corrélations sont interprétables. Le plan formé par les deux premiers axes principaux suffit cependant à expliquer 51,1% de la variance totale (Tableau 3).

La figure 4 représente la projection des 15 axes-groupes dans le plan des deux premiers axes principaux. Les groupes qui contribuent davantage à la formation de l'axe principal I (Tableau 3) sont les euphausiacés (*M. norvegica* et *Thysanoessa* sp.), les copépodes > 2 mm, les chaetognathes, les amphipodes, les mysidacés et les larves de capelan. Les polychètes errants, les larves de décapodes et les larves de poisson non-identifiées contribuent également à la formation de cet axe mais plus faiblement. Les groupes principalement associés à l'axe principal II sont les larves de hareng, les larves de poisson non-identifiées, les œufs de poissons, les larves d'éperlan et, plus faiblement, le microplankton.

La première composante principale est significativement corrélée (Tableau 5) à la composante u du courant de marée, à la température, la salinité, la densité (σ_t), la profondeur et l'indice de stratification ($\Delta\sigma_{15-35}$). Ici aussi des corrélations partielles sont nécessaires pour dégager la structure fondamentale vu le grand nombre de variables corrélées (Tableau 5). Ainsi, le lien entre la composante principale I et le complexe température-salinité-densité dépend surtout de la profondeur, puisque l'exclusion de cette variable du calcul de la corrélation entre la température ou la salinité et la première composante a un effet plus marqué ($\tau = -0,17$) que le retrait de la composante u du courant ($\tau = -0,42$). De plus, la corrélation significative observée entre la composante u du courant et la composante principale I disparaît si l'on exclut l'effet de la température ou de la salinité du calcul de la corrélation ($\tau = -0,10$). Par conséquent, la relation entre la distribution spatiale des groupes et le complexe température-salinité-densité semble dépendante de leur répartition en fonction de la profondeur.

La composante principale II est significativement corrélée à l'indice de turbidité (Secchi), à la température de surface, à l'éclairement, au complexe température-salinité-densité, à l'indice de stratification et à l'amplitude de la marée. La distribution des groupes dans le milieu paraît donc influencée par le phénomène de la marée (oscillation des masses d'eau) auquel sont liés le complexe température-salinité-densité, ainsi que la turbidité et la température de surface.

La figure 5 représente l'ordination des échantillons dans le plan réduit des deux premiers axes principaux à laquelle est superposé le groupement à liens complets. L'axe principal I permet de séparer la plupart des échantillons de la couche de surface (0-20 m: échantillons 1 à 16), de ceux provenant des couches plus profondes (20-40 m, 17 à 32; 40-60 m, 33 à 48). Le groupement à liens complets, quant à lui, délimite trois groupes. Les deux plus grands sont reliés à l'axe principal I (profondeur), alors que le troisième est associé à l'axe principal II et semble ainsi lié aux fortes amplitudes de marée.

L'analyse en composantes principales met donc en évidence l'importance de la structure physique verticale de la colonne d'eau (composante I = 34,9% de la variance). Son influence est surtout marquée pour le macroplancton qui occupent les couches profondes, de même que pour les larves de capelan et les larves de poisson non identifiées qui se retrouvent majoritairement dans la couche superficielle (Fig. 4). Par contre les phénomènes liés aux courants de marés sont les principaux facteurs de variation pour les larves de poisson (sauf le capelan) de même que pour les œufs de poisson et le microplancton. Ces groupes se trouvent davantage associés aux masses d'eau de l'aval, à l'exception des larves d'éperlan qui habitent les eaux plus douces, plus chaudes et plus turbides de l'amont.

Les deux premières composantes principales illustrent les tendances les plus importantes de la variabilité observée. Les résultats obtenus ne signifient pas cependant que les espèces associées à l'axe principale I ne sont pas influencées par les phénomènes de marée, mais que cette influence est beaucoup moins importante. À titre d'exemple, l'axe principal I explique environ 49,7% ($\pm 23,8$) de la variance observée chez le macroplancton tandis que l'axe principal II n'en explique seulement 1,4% ($\pm 1,4$).

TABLEAU 5. Matrice des corrélations (τ de Kendall) entre les variables physiques recensées à la station 79-2 en juin. C_1 et C_2 représentent les deux premières composantes principales. Le chiffre entre parenthèses indique le nombre d'observations (n). (* $0,01 < P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$.)

	Secchi	T° surface	Eclairement	u	v	Température	Salinité	σ_t	Profondeur	$\Delta\sigma_{15-35}$	Amplitude	C_1	C_2
Heure (48)	-0,19	0,35**	0,10	0,33**	-0,07	0,07	-0,08	-0,08	-0,03	0,09	-0,31**	0,02	-0,10
Secchi (27)		0,00	-0,44**	0,49**	-0,13	-0,02	0,03	0,03	-0,05	0,00	-0,29*	-0,23	0,40**
T° surface (39)			-0,28	0,02	0,09	0,01	-0,01	-0,01	0,05	0,51**	-0,14	0,15	-0,26*
Eclairement (48)				-0,01	-0,02	-0,01	0,02	0,02	-0,04	-0,12	0,12	-0,02	0,19*
Composante u du courant (48)					-0,09	0,25**	-0,24**	-0,24**	-0,12	-0,21*	-0,57**	-0,20*	-0,05
Composante v du courant (48)						-0,13	0,12	0,12	0,02	0,22*	0,20*	0,00	0,09
Température (48)							-0,96**	-0,96**	-0,64**	-0,07	-0,17*	-0,45**	-0,23*
Salinité (48)								0,99**	0,62**	0,08	0,17*	0,46**	0,24*
Densité (σ_t) (48)									0,62**	0,08	0,16*	0,45**	0,24*
Profondeur (48)									0,62**	0,07	0,25**	0,53**	0,14
Stratification ($\Delta\sigma_{15-35}$) (48)										0,07	-0,05	0,17*	-0,18*
Amplitude de la marée (48)												0,06	0,16*

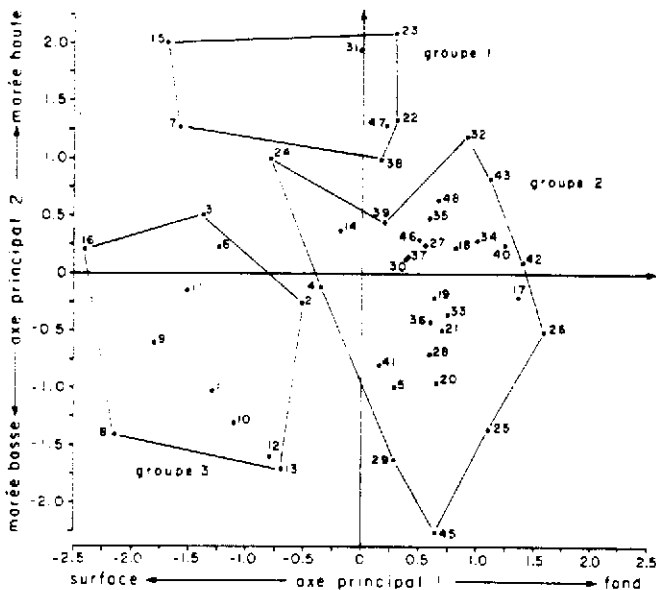


FIG. 5. Ordination des échantillons de la station médiane 79-2 dans le plan de plus grande variance. Les traits continus délimitent les groupes formés par groupement à liens complets (distance euclidienne < 3.77). N° 1 à 16: échantillons 0–20 m; n° 17 à 32: échantillons 20–40 m; n° 33 à 48: échantillons 40–60 m. Les axes principaux sont identifiés par les descripteurs du milieu avec lesquels ils sont fortement corrélés.

Bien que l'éclairement, également associé à l'axe principal II, n'explique pas un grand pourcentage de la variance du macroplancton, il n'en demeure pas moins un facteur lié aux mouvements effectués par le zooplancton. Les fluctuations d'abondance des euphausiacés, des chaetognathes et des amphipodes aux différentes couches échantillonnées (Tableau 6) ne sont pas indépendantes de l'éclairement (chi-carré, $P < 0.001$ pour chaque tableau de contingence). Par conséquent, la plus grande abondance en surface la nuit du macroplancton semble donc résulter des migrations nycthérales de ces organismes.

Discussion

ORGANISATION SPATIALE À L'ÉCHELLE DE L'ESTUAIRE MOYEN

La présente étude met en relief la distribution non aléatoire des organismes dans la partie étudiée de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Les groupes recensés se distribuent de façon contagieuse autant selon l'axe horizontal que vertical et cette distribution est également influencée par les effets de marée. Ainsi, la station médiane contient les plus fortes densités de macroplancton, particulièrement concentrées dans la couche profonde (20–60 m). La station amont est surtout caractérisée par l'abondance des larves d'éperlan, des mysidacés juvéniles et des polychètes errants, tandis que les larves de poisson (à l'exception de l'éperlan) et les larves de décapodes se trouvent davantage à la station aval (Tableau 1 et Fig. 2).

L'estuaire moyen du Saint-Laurent est partiellement mélangé, constituant un système de circulation en deux couches maintenu par l'avancement en profondeur d'eau marine vers l'amont (Bousfield et al. 1975; Gagnon et Lacroix 1981).

Cette séparation de la colonne d'eau se reflète également dans la distribution des organismes planctoniques. Les échantillons de la couche de surface (0–20 m) se détachent sensiblement de ceux de la couche profonde (20–60 m) par leur composition biologique, tout au moins aux deux stations amont 79-1 et 79-2 (Fig. 3). Au niveau de la station aval toutefois, l'estuaire moyen devient moins stratifié (D'Anglejan et Smith 1973). Ce changement physique est probablement responsable de l'homogénéité biologique de la colonne d'eau observée à la station 79-3, puisque l'absence d'une forte stratification contribue à accentuer l'homogénéisation de la colonne d'eau.

Les trois stations échantillonnées diffèrent passablement quant à leur composition planctonique (Tableau 1 et Fig. 3), mais la couche de surface de la station médiane (79-2) montre une certaine ressemblance avec les échantillons de la station aval (79-3). De fait, tous ces échantillons sont caractérisés par des densités élevées de larves de capelan et par de faibles densités de macroplancton. Ce lien biologique qui unit la couche supérieure de la station 79-2 à la station 79-3 souligne bien l'hétérogénéité de la station médiane.

ORGANISATION SPATIO-TEMPORELLE À LA STATION MÉDIANE

La différence qui existe entre la composition biologique de la plupart des échantillons de surface (0–20 m) et celle des échantillons de la couche profonde (20–60 m) est révélée de façon plus nette encore par l'analyse réalisée à l'échelle de cette station. Les groupes 2 et 3 (Fig. 5), obtenus suite à la superposition du groupement à l'ordination des échantillons, illustrent bien ce point. De plus, l'analyse met en évidence un autre groupe (groupe 1) associé aux fortes amplitudes de marée. Ce groupe paraît hétérogène a priori puisqu'il comprend des échantillons provenant des trois couches échantillonnées. Par contre, ces derniers ont tous été recueillis aux environs des amplitudes quotidiennes maximales de la marée. Le groupe 1 représente donc un ensemble d'échantillons prélevés dans une masse d'eau de l'aval, amenée à la station 79-2 à toutes les 24 h par les plus fortes amplitudes de la marée. Pour cette section de l'estuaire, Gagnon et Lacroix (1981) estiment que les déplacements des masses d'eau sont de l'ordre d'une vingtaine de kilomètres en période de vive-eau. Cette advection est donc suffisante pour amener périodiquement à la station médiane des masses d'eau de l'aval.

Dans la portion aval de l'estuaire moyen, la variabilité à l'intérieur d'une station est parfois aussi importante que la variabilité entre les stations en ce qui a trait à la composition planctonique. Cette forte variabilité observée selon la profondeur semble causée par le mode de circulation en deux couches des eaux de l'estuaire. Ce système a des répercussions marquées sur la distribution de certains organismes qui se trouvent majoritairement dans l'une des couches, comme l'a mis en évidence l'analyse en composantes principales menée sur les échantillons de la station 79-2 (Fig. 4). À cette station, la profondeur est la principale source de variation d'abondance pour les larves de capelan (surface) et le macroplancton (profondeur); toutes les autres larves de poisson, les larves de décapodes et le microplancton montrent des fluctuations plus importantes selon la marée. Conte et al. (1979) ont eux aussi rapporté d'importantes fluctuations d'abon-

TABLEAU 6. Abondance relative des euphausiacés (*M. norvegica* et *Thysanoessa* sp.), du chaetognathe (*S. elegans*) et des amphipodes en fonction de l'éclairement et de la profondeur à la station 79-2. Les probabilités inconditionnelles représentent l'abondance relative de chacun des groupes pour l'ensemble de la colonne d'eau dans les différentes conditions d'éclairement. J, jour; P, pénombre; N, nuit. Les probabilités conditionnelles (abondance relative par couche et condition d'éclairement) qui dépassent la probabilité inconditionnelle sont soulignées.

	<i>M. norvegica</i>			<i>Thysanoessa</i> sp.			<i>S. elegans</i>			Amphipodes		
	J	P	N	J	P	N	J	P	N	J	P	N
Probabilité												
inconditionnelle	0.68	0.16	0.16	0.54	0.24	0.22	0.59	0.20	0.21	0.72	0.04	0.24
0-20 m	0.04	0.13	0.83	0.25	0.13	0.62	0.57	0.09	0.35	0.00	0.20	0.80
20-40 m	0.59	0.25	0.16	0.52	0.38	0.10	0.61	0.22	0.17	0.83	0.03	0.14
40-60 m	0.82	0.10	0.08	0.65	0.08	0.26	0.56	0.18	0.25	0.67	0.04	0.28

dance selon l'état de la marée pour l'ichtyoplancton de la baie Chesapeake où les amplitudes de la marée sont quelque 10 fois moins prononcées (≈ 0.5 m) que dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent.

INTERACTIONS MULTISPÉCIFIQUES

Les données concernant la distribution du macroplancton dans le secteur étudié laissent entrevoir la possibilité de compétition et de prédation des jeunes larves de poisson par les chaetognathes, les euphausiacés et les amphipodes, principalement aux stations amont et médiane (Tableaux 1 et 2). Même si les larves de capelan sont séparées du macroplancton sur le plan vertical, il n'en demeure pas moins que ce dernier pourrait, lors de ces migrations nocturnes vers la surface (Tableau 6), exercer une pression de prédation sur les larves de capelan, très petites en juin (environ 4-5 mm). Les larves de hareng peuvent également subir une certaine prédation à la station médiane à cause de leur plus grande abondance en profondeur et de leur petite taille en juin (<10 mm). Sinderman (1979) mentionne à ce propos que les larves de hareng plus petites que 15 mm ont une faible capacité nata-toire puisque leur nageoire caudale n'est pas encore formée. Les larves d'éperlan risquent moins d'être touchées par cette prédation en raison de leur grande taille (environ 13 mm) et de leur plus grande abondance dans les eaux moins salées.

L'étude de l'organisation spatio-temporelle de la communauté planctonique, réalisée à deux échelles, démontre que les larves de poisson sont distribuées dans le milieu de telle sorte que sont minimisées les interactions. Tel qu'indiqué, les larves d'éperlan qui sont plus caractéristiques des masses d'eau de l'amont (79-1), sont séparées des larves de capelan et de hareng plus typiques des masses d'eau de l'aval (79-3) à cette période de l'année. De plus, l'étude de la structure de la communauté à plus petite échelle (79-2) révèle que les larves de capelan sont plus abondantes en surface (0-20 m) alors que les larves de hareng sont plus nombreuses dans la couche profonde (20-60 m). Donc, l'impact des relations multispécifiques sur la croissance et le recrutement des poissons tel que suggéré par Lett et Kohler (1976) et Winters (1976) ne peut pas être démontré au niveau larvaire. Nos résultats indiquent que dans un milieu estuarien, la salinité et la température, de concert avec d'autres facteurs du milieu, présentent un gradient horizontal et vertical marqué qui module la distribution et l'abondance des organismes, assurant ainsi leur séparation écologique.

Larkin (1956) et Sale (1977) décrivent le partage de l'habitat (« habitat partitioning ») comme étant un moyen de réduire la compétition chez les populations de poissons d'eau douce. Il semble qu'un mécanisme semblable puisse agir dans le cas de l'ichtyoplancton de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. La séparation observée, maintenue par les facteurs physiques du milieu, semble la conséquence de stratégies différentes de reproduction. En effet, Jacquaz et al. (1977) rapportent que les larves de capelan sont transportées en aval par les courants de surface, de leur site de frai sur les berges de l'estuaire moyen à une aire d'alimentation située dans la région nord-ouest du golfe du Saint-Laurent. À l'opposé, les larves de hareng semblent utiliser les courants résiduels vers l'amont en profondeur pour passer de leur aire d'éclosion située entre l'île aux Lièvres et l'île Verte à leur site d'alimentation localisé plus haut en amont entre l'île aux Coudres et l'île aux Lièvres (Able 1978).

Finalement, les larves d'éperlan sont remises en circulation à partir de certains tributaires du Saint-Laurent situées à la hauteur et en amont de l'île aux Coudres. Elles peuvent se maintenir dans cette région de l'estuaire en raison de leur distribution côtière après l'éclosion (Marcotte et Tremblay 1948) et, plus tard, par l'utilisation de la circulation résiduelle vers l'amont (Able 1978).

Les résultats obtenus démontrent que les probabilités d'interactions entre les larves de capelan, d'éperlan et de hareng sont plutôt faibles dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Toutefois, une étude du régime alimentaire et de la croissance de ces larves est requise avant de conclure qu'il n'existe entre ces espèces aucune interaction pouvant affecter leur croissance, leur mortalité et par conséquent, leur recrutement au sein des populations adultes.

Remerciements

Ce travail a pu être réalisé grâce à des subventions du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (individuelles et thématique) à J. J. Dodson et W. C. Leggett, du Ministère d'approvisionnement et services et Pêches et Océans, Canada, à W. C. Leggett et du Ministère de l'éducation du Québec, à R. Courtois et au Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec (GIROQ). Nous remercions Robert Bélanger, Yvon Chagnon, Denis Croteau, Louis Fortier, Bernadette Jacquaz, Patrick Ouellet, Lise Roy-St-Pierre et Nadine Sharp pour leur participation aux diverses phases du projet, l'équipage du *M/V Rigolet* pour sa collaboration et les Drs G. Lacroix, W. C. Leggett et H. Powles pour la révision du manuscrit et leurs judicieux commentaires.

- ABLE, K. W. 1978. Ichthyoplankton of the St. Lawrence estuary: composition, distribution, and abundance. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1518-1531.
- BOUSFIELD, E. L., G. FILTEAU, M. O'NEIL ET P. GENTES. 1975. Population dynamics of zooplankton in the middle St. Lawrence estuary. *Estuarine Res.* 1: 32-51.
- CONTE, M. H., R. G. OTTO ET P. E. MILLER. 1979. Short-term variability in surface catches of ichthyoplankton in the upper Chesapeake Bay. *Estuarine Coastal Mar. Sci.* 8: 511-522.
- CUSHING, D. H. 1974. The possible density-dependence of larval mortality and adult mortality in fishes, p. 103-111. *Dans* J. H. S. Blaxter [ed.] *The early life history of fish*. Springer-Verlag, New York, NY.
- D'ANGLEJAN, B. F., ET E. C. SMITH. 1973. Distribution, transport, and composition of suspended matter in the St. Lawrence estuary. *Can. J. Earth Sci.* 10: 1380-1396.
- FAGER, E. W., ET J. A. MCGOWAN. 1963. Zooplankton species groups in the North Pacific. *Science* 140: 453-460.
- FRASER, J. H. 1969. Experimental feeding of some medusae and chaetognaths. *J. Fish. Res. Board Can.* 26: 1743-1762.
- FRONTIER, S. 1976. Étude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25: 67-75.
- HUNTER, J. R. 1976. Report of a colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, January 1975. *Nat. Oceanic Atmos. Adm. Tech. Rep. NMFS CIRC-395*: 5 p.
- IBANEZ, F. 1972. Interprétation de données écologiques par l'analyse des composantes principales; écologie planctonique de la mer du Nord. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 34: 323-340.
- ISAACS, J. D. 1963. Larval sardine and anchovy interrelationships. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest.* 10: 102-113.
- JACOUAZ, B., K. W. ABLE ET W. C. LEGGETT. 1977. *Seasonal diet*.
- LAFORGE, H. 1981. Analyse multivariée pour les sciences sociales et biologiques avec applications des logiciels BMD, BMDP, SPSS, SAS. Éditions Études Vivantes, Montréal (Qué.). 317 p.
- LARKIN, P. A. 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish. *J. Fish. Res. Board Can.* 13: 327-342.
- LASKER, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.* 73: 453-462.
- LEBOUR, M. V. 1923. The food of plankton organisms II. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 13: 70-92.
- LEGENDRE, L., ET P. LEGENDRE. 1979. *Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques*. Masson, Paris, et les Presses de l'Université du Québec (Qué.), 254 p.
- LEGENDRE, L., ET Y. SIMARD. 1979. Océanographie biologique estivale et phytoplancton dans le sud-est de la baie d'Hudson. *Mar. Biol.* 52: 11-22.
- LETT, P. F., ET A. C. KOHLER. 1976. Recruitment: a problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special reference to Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 1353-1371.
- MARCOTTE, A., ET J.-L. TREMBLAY. 1948. Notes sur la biologie de l'éperlan (*Osmerus mordax*, Mitchell) de la province de Québec. *Contrib. Stn. Biol. St-Laurent, Can.* 18: 107 p.
- MCGOWAN, J. A., ET D. M. BROWN. 1966. A new opening-closing paired zooplankton net. *Scripps Inst. Oceanogr. Ref.* 66: 23: 56 p.
- SALE, P. F. 1977. Habitat partitioning and competition in fish communities, p. 323-331. *Dans* H. Clepper [ed.] *Predator-prey systems in fish communities and their role in fisheries management*. Sport Fishing Institute Publications, Washington, DC.
- SHEADER, M., ET F. EVANS. 1975. Feeding and gut structures of the *Parathemisto gaudichaudi* (Gerin) (Amphiphoda, Hyperidae). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 55: 641-656.
- SINDERMAN, G. J. 1979. Status of Northwest Atlantic herring stocks of concern to the United States. *Nat. Oceanic Atmos. Adm. Tech. Ser. Rep.* 23: 449 p.
- THEILACKER, G. H., ET R. LASKER. 1974. Laboratory studies of predation by euphausiid shrimps on fish larvae, p. 287-299. *Dans* J. H. S. Blaxter [ed.] *The early life history of fish*. Springer-Verlag, New York, NY.
- WILLIAMS, R., ET P. J. B. HART. 1974. Vertical and seasonal variability of fish eggs and larvae at Ocean Weather Station "India," p. 233-243. *Dans* J. H. S. Blaxter [ed.] *The early life history of fish*. Springer-Verlag, New York, NY.
- WINTERS, G. H. 1976. Recruitment mechanisms of southern Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 1751-1763.