

Régime alimentaire et principaux facteurs influençant l'alimentation des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng (*Clupea harengus harengus*) dans un estuaire partiellement mélangé¹

R. Courtois² et J. J. Dodson

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

Courtois, R. et J. J. Dodson. 1986. Régime alimentaire et principaux facteurs influençant l'alimentation des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng (*Clupea harengus harengus*) dans un estuaire partiellement mélangé. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 968-979.

Le régime alimentaire et les rythmes d'alimentation des larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng (*Clupea harengus harengus*) ont été étudiés dans le cadre d'un travail visant à déterminer les interactions compétitives potentielles chez ces trois espèces. L'analyse des contenus stomacaux a montré que les larves de capelan de l'estuaire moyen du Saint-Laurent commencent à se nourrir avant la résorption du sac vitellin mais que leurs coefficients d'alimentation sont très faibles (<20 %). À cause de leur petite taille, l'alimentation de ces larves est à toutes fins pratiques restreinte aux tintinnides. Les larves des deux autres espèces se nourrissent plus intensément et montrent un régime alimentaire plus varié. Les variations temporelles des coefficients d'alimentation ont permis de mettre en évidence des cycles circadiens chez les trois espèces et des cycles semi-diurnes chez les larves de capelan et de hareng. L'importance de la lumière pour l'alimentation des larves se trouve confirmée par les cycles circadiens de même que par la distribution préférentielle des larves avec contenu stomacal dans la strate superficielle (0-20 m) de la colonne d'eau. L'absence de relation entre les facteurs biotiques (densité des larves) et l'évolution temporelle des coefficients d'alimentation suggèrent que les cycles semi-diurnes sont dus principalement aux changements de température associés à l'advection des masses d'eau aux stations d'échantillonnage. Malgré des réactions similaires à certaines variables environnementales, les larves des trois espèces étudiées ne semblent pas compétitionner entre elles. Quoique présentes aux mêmes stations d'échantillonnage, elles se retrouvent en fait majoritairement dans des masses d'eau distinctes; leur taille moyenne diffère également. Ces caractéristiques les forcent à exploiter des organismes de taille différente et appartenant majoritairement à des groupes taxonomiques différents.

The food and feeding rate periodicity of larvae of capelin (*Mallotus villosus*), smelt (*Osmerus mordax*), and herring (*Clupea harengus harengus*) were studied to determine the existence of potential interactions between the larvae of these three species. Analyses of the gut contents showed that larvae of capelin started to feed before yolk sac absorption but that the feeding rate was low (<20%) in the lower St. Lawrence estuary; the small size of capelin larvae restricted their feeding to tintinnids. Larvae of the two other species feed at a greater rate than capelin larvae and their food is more diverse. The temporal sequence of feeding incidences showed daily cycles for the three species and semidiurnal cycles for larvae of capelin and herring. The importance of light for feeding of larvae was confirmed by the daily cycles and by the greater abundance of larvae with gut contents in surface waters (0-20 m). From the absence of a relation between biotic factors (density of larvae) and the temporal evolution of feeding incidences, we suggest that semidiurnal cycles are mainly related to temperature changes associated with advection of water masses at the sampling stations. Even though similar reactions to certain environmental variables were observed, we concluded that interspecific competition is minimal between larvae of the three species. Although present at the same stations, larvae of different species mainly occurred in distinct water masses; they are also mainly of different size. Those characteristics force them to exploit organisms of different size and mainly of different species.

Reçu le 28 janvier 1985
Acceptée le 8 janvier 1986
(J8086)

Received January 28, 1985
Accepted January 8, 1986

Une gestion efficace des ressources marines nécessite l'évaluation la plus précise possible de l'état des stocks exploités. De ce fait, les gestionnaires des ressources marines ont toujours été préoccupés par les

fluctuations d'abondance des stocks causés par un recrutement inégal et imprévisible. Dès la fin du siècle dernier, Fabre-Domergue et Biérix (1897) ont observé, en élevage, des mortalités massives de larves de poissons marins après la résorption du sac vitellin. Hjort (1914) appliqua ce concept de « période critique » aux stocks exploités et suggéra que le recrutement dépendait de l'importance de la mortalité larvaire, elle-même fonction de la disponibilité d'une nourriture appropriée lors du début de l'alimentation exogène.

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

²Présente adresse : Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, 337, rue Moreault, Rimouski (Qué.) G5L 1P4.

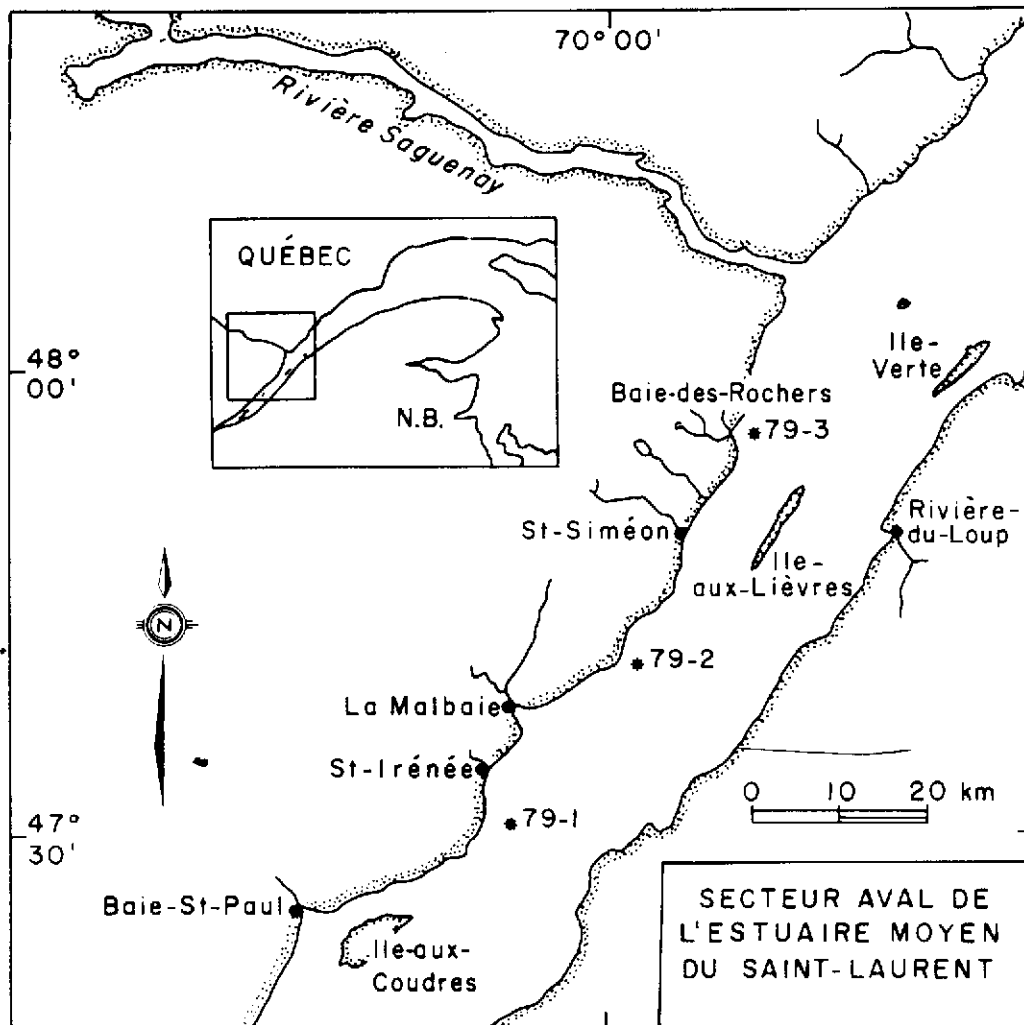


FIG. 1. Secteur aval de l'estuaire moyen du Saint-Laurent, indiquant la position des stations d'échantillonnage en 1979 (79-1 : 47°30,8'N, 70°10,8'W; 79-2 : 47°42,4'N, 69°57,0'W; 79-3 : 47°57,7'N, 69°45,0'W).

D'autres causes ont cependant été suggérées pour expliquer la mortalité larvaire dont, entre autres, la prédation (May 1974; Braum 1978) et la compétition interspécifique lors de la phase larvaire (Isaacs 1963; Lett et Kohler 1976). Cette dernière hypothèse a d'ailleurs été soulevée à maintes reprises lors de colloques internationaux (Blaxter 1974; Hunter 1976; Lasker et Sherman 1981). De plus, la simulation que Lett et Kohler (1976) ont faite tend à démontrer l'influence de l'abondance des larves de maquereau (*Scomber scombus*) sur le taux de croissance du hareng (*Clupea harengus harengus*) du golfe du Saint-Laurent. De façon complémentaire, Laurence *et al.* (1981) ont montré, en condition expérimentale, que la compétition entre les larves de morue (*Gadus morhua*) et d'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*) mène à des modifications du taux de croissance et de la survie larvaire.

À la suite des travaux de Jacquaz *et al.* (1977) et Able (1978) qui ont montré l'importance de l'estuaire moyen du Saint-Laurent comme site de reproduction et d'élevage pour les larves de capelan (*Mallotus villosus*), d'éperlan (*Osmerus mordax*) et de hareng, il a semblé que ce milieu était un site propice pour l'étude *in situ* des relations entre les larves de ces trois espèces.

La répartition spatio-temporelle des larves de poisson au sein de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent (Courtois *et al.* 1982) montre toutefois que les larves sont distribuées de façon à minimiser les interactions entre les espèces. Cette séparation spatiale n'est cependant pas absolue; il nous a donc semblé nécessaire d'étudier le régime alimentaire et les facteurs influençant l'alimentation des larves de ces trois espèces afin de vérifier si une compétition alimentaire pouvait exister.

Matériel et méthodes

L'échantillonnage a été effectué à trois stations de l'estuaire moyen du Saint-Laurent (fig. 1). Chaque station a été visitée à la fin des mois de mai, de juin et de juillet 1979 à bord du M/V *Rigolet*, un petit navire océanographique de 19,8 m.

À chacune des stations, un prélèvement oblique d'environ 10 min a été effectué dans trois strates (0-20, 20-40 et 40-60 m), à toutes les 3 h, pendant 48 h. Avant chaque série de traits, le navire était ancré à une bouée indiquant l'emplacement de la station; des données de température, de conductivité, de vitesse et de direction des courants étaient alors enre-

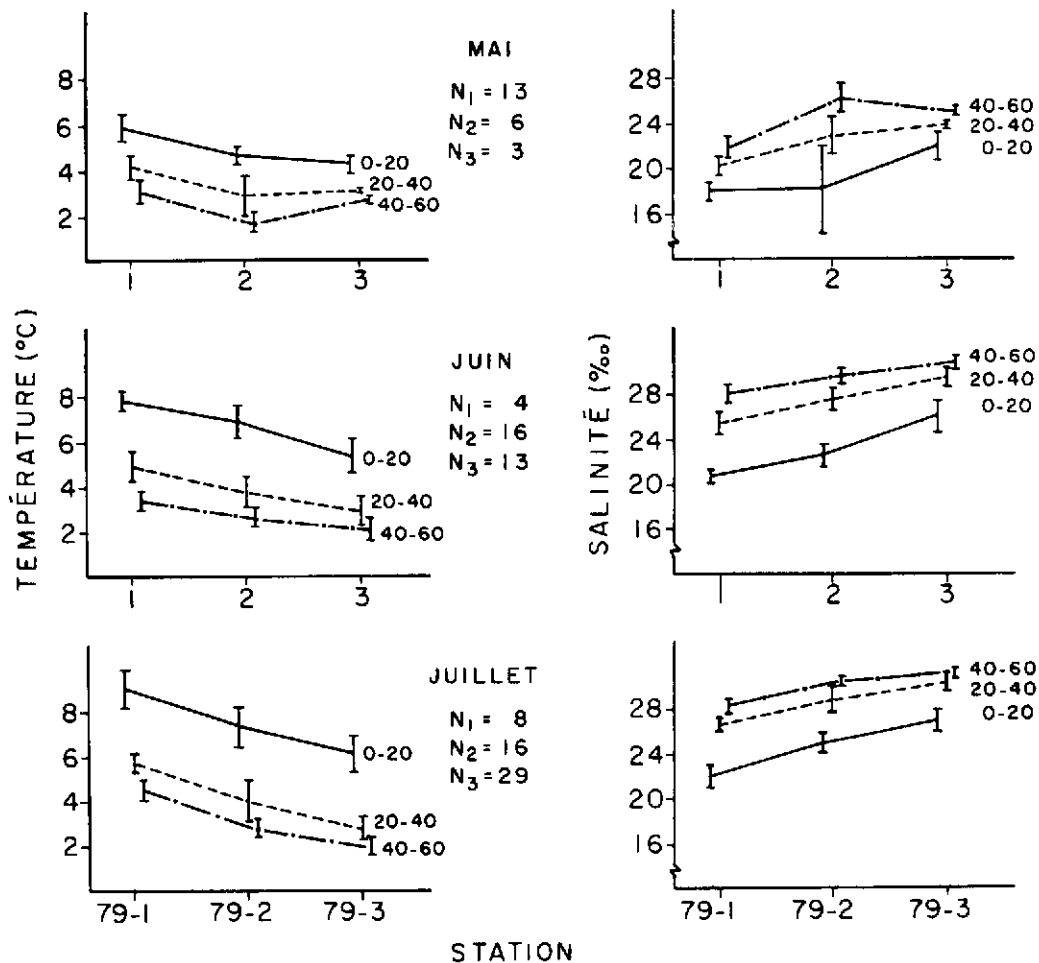


FIG. 2. Température et salinité moyennes des masses d'eau échantillonnées aux stations 79-1, 79-2 et 79-3 en mai, juin et juillet 1979. Les traits verticaux représentent l'écart-type des valeurs. N_1 , N_2 et N_3 = nombre d'observations pour les stations 79-1, 79-2 et 79-3 respectivement.

gistrées sur toute la colonne d'eau par palier de 5 m à l'aide d'un courantomètre Aanderaa muni de senseurs STP. De plus, la température de surface et la valeur de l'indice de Secchi étaient notées. La salinité et la densité ont été calculées à l'aide des données de température et de conductivité. Les données physiques ont été complétées par la hauteur de la marée tirée des tables de marée, un indice d'éclaircissement (0 = nuit; 1 = pénombre (de 4 h à 6 h et de 20 h 30 à 22 h 30); 3 = jour) et un indice de stratification ($\Delta\sigma_t$, 5 - 35) :

$$\Delta\sigma_t, 5 - 35 = \frac{\Delta\sigma_t}{\Delta z}$$

où $\Delta\sigma_t$ = densité à 5 m - densité à 35 m et Δz = intervalle de profondeur.

L'échantillonnage a été réalisé à l'aide d'un échantillonneur Bongo de 50 cm muni d'un débitmètre et d'un système d'ouverture et de fermeture (McGowan et Brown 1966). La profondeur des traits était enregistrée par une sonde TDR (time depth recorder) et vérifiée à bord du navire lors de l'échantillonnage grâce à un télémètre Furuno monté sur le câble hydrologique. De plus amples détails des techniques utilisées sont disponibles dans Courtois *et al.* (1982) et Fortier et Leggett (1982).

Les échantillons ont été préservés dans du formol 4 % tamponné au borate de sodium. Le tri a été effectué au laboratoire

et les larves d'éperlan et de hareng, habituellement de taille supérieure à 7 mm, ont été triées à partir de l'échantillon complet. Un partiteur Folsom a été utilisé pour dénombrer les larves de capelan dans les échantillons qui semblaient contenir plus de 200 larves.

L'examen des contenus stomacaux a été fait à la loupe bino-culaire en éclairage diascopique et à un grossissement de 25 ou 50 \times , sauf pour les très petites proies où un grossissement de 100 \times a parfois été nécessaire. Les larves ont été examinées une à une en les étalant sur une lame de microscope. Les proies étaient habituellement visibles à travers la paroi intestinale des larves et apparaissaient comme une tache sombre. Elles étaient alors retirées pour identification en disséquant délicatement le tube digestif des larves à l'aide de fines aiguilles entomologiques montées sur des bâtonnets. Les larves plus grandes que 15 mm sont généralement plus opaques; un trempage d'environ 10 s dans du KOH 5 % permettait alors de les clarifier suffisamment pour le repérage des proies. Par contre, le tube digestif des spécimens les plus opaques était systématiquement disséqué. La longueur standard des larves de même que la longueur et la largeur maximums des proies (appendices exclus) ont été mesurées au dixième de millimètre grâce à un oculaire micrométrique.

Certaines larves ont été détériorées lors de l'échantillonnage, mais seuls les spécimens montrant un tube digestif complet ont

été considérés pour le calcul des coefficients d'alimentation (pourcentage de larves dont le tube digestif contient au moins une proie). Généralement, plus de 80 % des larves de capelan et d'éperlan étaient en bon état comparativement à 50 à 70 % des larves de hareng.

Les variations horaires du coefficient d'alimentation sont présentées sous forme de séries filtrées (moyenne mobile $N = 3$; Legendre et Legendre 1979) afin de réduire les bruits causés par les imprécisions d'échantillonnage. De plus, à la station 79-3 en juillet, une donnée manquante a été remplacée par la moyenne des deux points contigus visiblement congruents.

L'effet de la profondeur et de l'éclairement sur l'alimentation des larves a été dégagé à l'aide de tableaux de contingence (Legendre et Legendre 1979). Les tableaux de contingence servent à illustrer le type de relation qui unit deux variables. On indique dans la partie supérieure du tableau la proportion des observations dans chaque classe de la première variable pour l'ensemble des échantillons (probabilités inconditionnelles). Les autres lignes du tableau servent à indiquer les proportions obtenues lorsque l'on tient compte également des différentes classes de la deuxième variable (probabilités conditionnelles). Les probabilités conditionnelles supérieures aux probabilités inconditionnelles montrent l'effet de la seconde variable sur la première lorsque l'indépendance des deux variables a été rejetée à l'aide d'un test du chi carré. L'effet des autres variables biologiques et physiques sur les coefficients d'alimentation a été étudié à l'aide de corrélations non paramétriques de Kendall (Scherrer 1984).

Résultats

Caractéristiques des masses d'eau

Nos stations d'échantillonnage étaient situées dans des secteurs typiques d'un estuaire partiellement mélangé. On y retrouve en surface une couche d'eau saumâtre virtuellement limitée aux 20 premiers mètres de la colonne d'eau et sous laquelle pénètrent les masses d'eau marines (fig. 2).

On note, de la station 1 à la station 3, une diminution de la température moyenne des masses d'eau d'environ 2°C. Ce changement, accompagné d'une augmentation de salinité d'environ 4 ‰, est causé par le mélange progressif des masses d'eau douce coulant en surface avec les eaux marines pénétrant en profondeur. Ce phénomène conduit à une stratification nettement plus faible à la station 79-3 (fig. 3). On retrouve à cette station des conditions presque marines, particulièrement en profondeur, avec des eaux de moins de 3°C et une salinité d'environ 30 ‰. La température de surface et la turbidité sont également plus faibles à cette station. Sur l'échelle temporelle, des modifications sont surtout perceptibles aux deux stations d'amont. Il s'agit principalement d'un réchauffement progressif des masses d'eau d'environ 1,5°C par mois, mais également d'une augmentation de la salinité ($\cong 4$ ‰) dès le mois de juin, résultant de la diminution du débit d'eau douce (fig. 2).

Coefficients d'alimentation

Les coefficients d'alimentation observés chez les larves de capelan sont très faibles. Ceci est particulièrement évident en mai, alors qu'à toutes fins pratiques des larves de capelan avec contenu stomacal n'ont été retrouvées qu'à la station 79-3; de plus, à cet endroit, seulement 2,1 % des larves de cette espèce avaient des proies dans l'intestin. En juin et juillet, leur

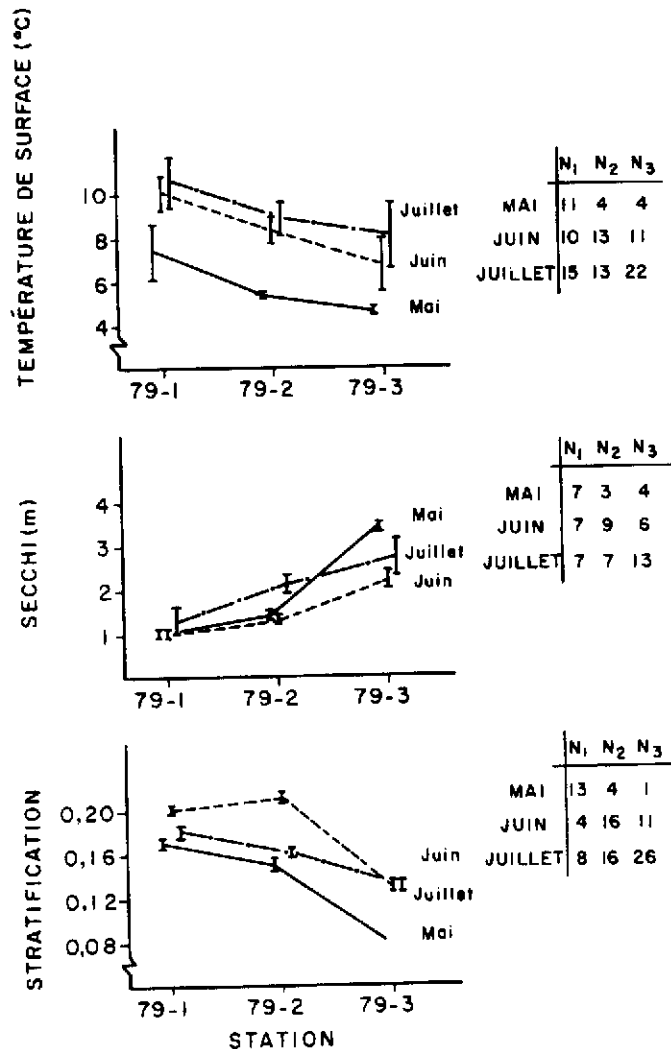


FIG. 3. Moyenne et écart-type des données de température de surface, indice de Secchi et stratification enregistrées en mai, juin et juillet 1979 aux trois stations d'échantillonnage. N_1 , N_2 et N_3 représentent le nombre d'observations aux stations 79-1, 79-2 et 79-3 respectivement.

coefficient d'alimentation augmente sensiblement : il est de 4,1–11,0 et 2,3 % aux stations 79-1, 79-2 et 79-3 en juin et passe à 6,1–19,8 et 9,9 % à ces mêmes stations en juillet.

Des larves de capelan plus grandes que 7 mm n'ont été observées qu'à la station 79-3 en juillet; leur coefficient d'alimentation était alors de 12,1 % (tableau 1).

La proportion de larves de capelan avec sac vitellin oscille entre 22,1 et 55,9 %. Les spécimens de cette espèce commencent à se nourrir avant la résorption du sac vitellin, mais le coefficient d'alimentation est toutefois légèrement supérieur chez les larves dont le sac vitellin est résorbé; ceci est visible pour chaque station et à chaque période d'échantillonnage où des larves de capelan avec contenu stomacal ont été retrouvées (tableau 1).

L'éperlan n'est bien représenté qu'à la station 79-1 : 87,6 % des captures y ont été enregistrées, en majorité dans les deux premiers mois d'échantillonnage. Le coefficient d'alimentation des larves d'éperlan varie peu de mai à juin (environ 11 %). En juillet, il passe à 27,3 % à la station 79-1, mais seulement 11 spécimens ont été rapportés (tableau 2).

La majorité des larves d'éperlan échantillonnées avaient

TABLEAU 1. Pourcentage de larves de capelan avec sac vitellin et coefficients d'alimentation observés lors des échantillonnages réalisés dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent en 1979. *N* représente le nombre de larves avec tube digestif intact.

Mois	Station	% avec sac vitellin	Avec sac vitellin		Sans sac vitellin		Total	
			<i>N</i>	Coefficient (%)	<i>N</i>	Coefficient (%)	<i>N</i>	Coefficient (%)
Mai	79-1	36,3	647	0,0	1134	0,0	1781	0,0
	79-2	29,0	202	0,0	494	0,2	696	0,1
	79-3	55,9	320	1,9	252	2,4	572	2,1
Juin	79-1	22,1	378	2,6	1332	4,5	1710	4,1
	79-2	27,9	814	9,7	2100	11,5	2914	11,0
	79-3	40,0	1310	1,8	1966	2,6	3276	2,3
Juillet	79-1	48,0	416	5,5	451	6,7	867	6,1
	79-2	45,8	347	18,4	410	21,0	757	19,8
	79-3 (<7 mm)	44,6	925	8,3	1150	11,2	2075	9,9
	79-3 (>7 mm)	0,0	—	—	33	12,1	33	12,1

TABLEAU 2. Pourcentage de larves d'éperlan avec sac vitellin et coefficients d'alimentation observés lors des échantillonnages réalisés dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent en 1979. *N* représente le nombre de larves avec tube digestif intact.

Mois	Station	% avec sac vitellin	Avec sac vitellin		Sans sac vitellin		Total	
			<i>N</i>	Coefficient (%)	<i>N</i>	Coefficient (%)	<i>N</i>	Coefficient (%)
Mai	79-1	32,9	53	9,4	108	4,6	161	12,4
	79-2	0,0	—	—	2	0,0	2	0,0
	79-3	—	—	—	—	—	—	—
Juin	79-1	0,0	—	—	289	11,8	289	11,8
	79-2	2,9	1	0,0	33	12,1	34	11,8
	79-3	0,0	—	—	28	10,7	28	10,7
Juillet	79-1	0,0	—	—	11	27,3	11	27,3
	79-2	0,0	—	—	1	0,0	—	—
	79-3	0,0	—	—	1	0,0	1	0,0

TABLEAU 3. Pourcentage de larves de hareng avec sac vitellin et coefficients d'alimentation observés lors des échantillonnages réalisés dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent en 1979. *N* représente le nombre de larves avec tube digestif intact.

Mois	Station	% avec sac vitellin	Avec sac vitellin		Sans sac vitellin		Total	
			<i>N</i>	Coefficient (%)	<i>N</i>	Coefficient (%)	<i>N</i>	Coefficient (%)
Mai	79-1	—	—	—	—	—	—	—
	79-2	—	—	—	—	—	—	—
	79-3	—	—	—	—	—	—	—
Juin	79-1	15,9	7	0,0	37	8,1	44	6,8
	79-2	13,1	143	0,0	949	0,4	1092	0,4
	79-3	29,4	266	2,3	639	6,7	905	5,4
Juillet	79-1	3,0	2	0,0	64	53,1	66	51,5
	79-2	0,0	—	—	115	22,6	115	22,6
	79-3	0,0	—	—	79	39,2	79	39,2

résorbé leur sac vitellin. Cependant, en mai à la station 79-1, 32,9 % des larves de cette espèce étaient vésiculées (tableau 3). Chez ces dernières, 9,4 % possédaient un contenu stomacal, soit pratiquement le double du coefficient d'alimentation des larves d'éperlan sans sac vitellin (tableau 2). Un test du χ^2 démontre toutefois que ces différences de proportion ne sont

pas significatives ($\chi^2 = 0,71$, $p > 0,05$).

Les jeunes larves de hareng sont apparues en juin et étaient alors surtout concentrées en aval (stations 79-2 et 79-3). Les coefficients d'alimentation de ces dernières varient passablement d'une station à l'autre et d'un mois à l'autre. En juin, le plus petit coefficient (0,4 %) est enregistré à la station 79-2

TABLEAU 4. Comparaison de la distribution verticale des larves de capelan, d'éperlan et de hareng avec contenu (cont) et sans contenu stomacal (scont). Probabilités inconditionnelles : proportion de larves avec contenu et sans contenu stomacal dans l'ensemble des échantillons; probabilités conditionnelles : proportions de larves avec et sans contenu stomacal dans chaque strate échantillonnée. Les probabilités conditionnelles supérieures aux probabilités inconditionnelles montrent l'effet de la profondeur sur la distribution des larves.

	Capelan ^a		Éperlan ^b		Hareng ^c	
	Cont	Scont	Cont	Scont	Cont	Scont
Probabilités inconditionnelles	0,07	0,93	0,12	0,88	0,05	0,95
Probabilités conditionnelles						
0-20 m	0,08	0,92	0,15	0,85	0,14	0,86
20-40 m	0,06	0,94	0,10	0,90	0,03	0,97
40-60 m	0,05	0,95	0,09	0,91	0,03	0,96
	$\chi^2 = 20,13$		$\chi^2 = 3,17$		$\chi^2 = 91,40$	
	$p < 0,001$		$p > 0,05$		$p < 0,001$	
	$N = 9524$		$N = 450$		$N = 2222$	

^aStations 79-1, 79-2 et 79-3 en juin et stations 79-1 et 79-2 en juillet.

^bStation 79-1 en mai et juin.

^cStations 79-2 et 79-3 en juin et stations 79-1 et 79-2 en juillet.

TABLEAU 5. Analyse de la répartition des larves avec contenu stomacal selon la profondeur et l'éclaircissement. Les stations d'échantillonnage considérées sont les mêmes qu'au tableau 4. Probabilités inconditionnelles : proportion de larves avec contenu stomacal à chaque strate échantillonnée; probabilités conditionnelles : proportion de larves avec contenu stomacal à 20, 40 et 60 m selon l'éclaircissement.

	Capelan			Éperlan		Hareng		
	20	40	60	20	40-60	20	40	60
Probabilités inconditionnelles	0,61	0,25	0,14	0,83	0,17	0,54	0,22	0,25
Probabilités conditionnelles								
Jour	0,67	0,21	0,12	0,90	0,10	0,72	0,18	0,10
Pénombre	0,53	0,39	0,08	0,77	0,23	0,38	0,15	0,46
Nuit	0,47	0,27	0,26			0,24	0,32	0,44
	$\chi^2 = 36,6$			$\chi^2 = 5,06$		$\chi^2 = 26,01$		
	$p < 0,001$			$0,01 < p < 0,05$		$p < 0,001$		
	$N = 664$			$N = 54$		$N = 114$		

alors qu'aux stations 79-1 et 79-3, les larves de hareng montrent des taux de 8,4 et 5,4 % respectivement (tableau 3). En juillet, les coefficients d'alimentation augmentent considérablement; ils sont de 51,6, 22,6 et 39,2 % aux stations 79-1, 79-2 et 79-3 respectivement.

Les larves de hareng avec sac vitellin sont à toutes fins pratiques restreintes au mois de juin. Durant ce mois, elles représentent plus de 29 % des larves de hareng capturées à la station 79-3 mais moins de 16 % du total capturé aux deux autres stations (tableau 3). Contrairement aux larves de capelan et d'éperlan, les larves de hareng ne se nourrissent généralement pas avant la résorption du sac vitellin. Des écarts à cette règle n'ont été remarqués qu'à la station 79-3 en juin, alors que 2,3 % des larves de hareng vésiculées possédaient un contenu stomacal (tableau 3).

Distribution verticale et rythmes d'alimentation

Des larves avec contenu stomacal ont été prélevées jusqu'à des profondeurs de 60 m et ce, pour les trois espèces étudiées. L'analyse par tableau de contingence montre cependant qu'une plus forte proportion de larves de capelan et de hareng avec

contenu stomacal sont échantillonnées en surface (0-20 m) alors que celles sans contenu se retrouvent en plus grande proportion à plus de 20 m ($p < 0,001$; tableau 4). Le coefficient d'alimentation des larves de capelan est de 8 % en surface comparativement à 6 et 5 % à 40 et 60 m. Les larves de hareng montrent quant à elles un taux de 14 % dans la strate 0-20 m, mais de seulement 3 % à de plus grandes profondeurs (tableau 4). Par contre, l'influence de la profondeur sur l'alimentation des larves d'éperlan n'a pas été révélée par cette analyse ($p > 0,05$; tableau 4).

L'effet combiné de la profondeur et de l'éclaircissement pour l'alimentation des larves de poissons est également démontré par l'analyse des tableaux de contingence. La majeure partie des larves avec contenu stomacal est notée le jour dans la partie supérieure de la colonne d'eau. En pénombre et la nuit, la proportion de larves avec contenu stomacal diminue en surface, mais augmente parfois considérablement, à plus de 20 m. Ce phénomène est mis en évidence pour les trois espèces étudiées bien qu'il ait fallu regrouper les données des classes extrêmes pour satisfaire les postulats de base du χ^2 dans le cas des larves d'éperlan (tableau 5).

TABLEAU 6. Analyse de la répartition des larves sans contenu stomacal selon la profondeur et l'éclairement. Les stations d'échantillonnage considérées sont les mêmes qu'au tableau 4. Probabilités inconditionnelles : proportion de larves selon la profondeur; probabilités conditionnelles : proportion de larves selon la profondeur et l'éclairement.

	Capelan			Éperlan		Hareng		
	20	40	60	20	40-60	20	40	60
Probabilités inconditionnelles	0,53	0,28	0,19	0,38	0,62	0,17	0,39	0,43
Probabilités conditionnelles								
Jour	<u>0,54</u>	<u>0,28</u>	0,18	0,37	0,63	0,16	<u>0,40</u>	<u>0,45</u>
Pénombre	0,52	0,25	<u>0,24</u>	0,38	0,62	<u>0,28</u>	<u>0,44</u>	0,29
Nuit	0,50	<u>0,29</u>	<u>0,21</u>			0,14	0,36	<u>0,51</u>
	$\chi^2 = 32,5$ $p < 0,001$ $N = 8860$			$\chi^2 = 0,12$ $p > 0,05$ $N = 396$		$\chi^2 = 54,00$ $p < 0,001$ $N = 2108$		

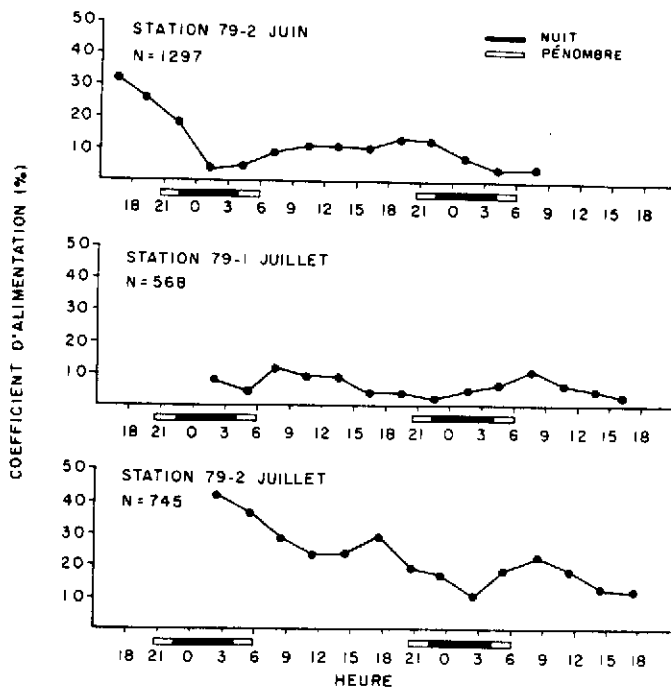


FIG. 4. Évolution du coefficient d'alimentation des larves de capelan aux stations présentant les plus longues séries temporelles (strate 0-20 m). Moyennes mobiles sur trois valeurs successives. N représente le nombre de larves examinées.

L'influence de l'éclairement se manifeste également sur les larves de capelan et de hareng sans contenu stomacal (tableau 6), quoique de façon moins nette que pour les larves avec contenu stomacal. Chez les larves d'éperlan, l'effet de la luminosité n'a pu être démontré que pour celles avec contenu stomacal (tableaux 5 et 6).

L'évolution du coefficient d'alimentation en fonction de l'heure d'échantillonnage montre que l'alimentation des larves des trois espèces étudiées s'initie dès l'aube et se poursuit jusqu'au crépuscule (fig. 4, 5 et 6). Pour les larves de capelan, les coefficients d'alimentation maximums sont notés durant le jour mais peuvent se situer entre 7 et 19 h selon la station considérée. En outre, le rythme d'alimentation des larves de capelan de la station 2 en juillet décroît de façon linéaire ($y = 36,12 - 0,61x$; $r = -0,85$; $p < 0,01$) au cours de la période d'échantillonnage (fig. 4).

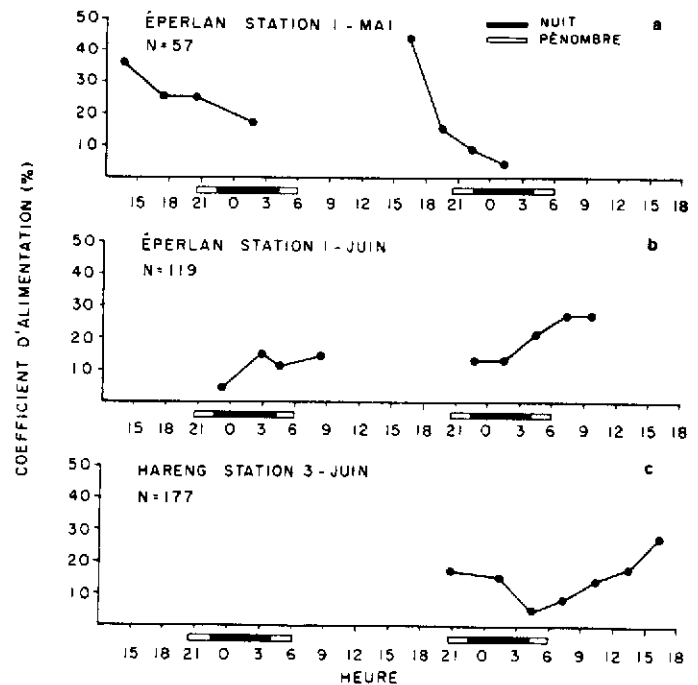


FIG. 5. Évolution du coefficient d'alimentation des larves d'éperlan (a et b) et de hareng (c) échantillonnées en surface (0-20 m) aux stations présentant les plus longues séries temporelles. Moyennes mobiles sur trois valeurs successives.

Les séries obtenues pour les larves d'éperlan et de hareng, quoique moins précises à cause de leur plus faible abondance, montrent que ces deux espèces réagissent de façon similaire aux larves de capelan. Chez l'éperlan, les coefficients sont maximum en surface (0-20 m) durant le jour et paraissent décliner à partir de 15 ou 16 h (fig. 5a); leur alimentation semble débiter dès l'aube (fig. 5b). Pour le hareng, les coefficients d'alimentation augmentent de l'aube jusqu'en fin d'après-midi et déclinent par la suite jusqu'au début du jour suivant (fig. 5c). Ce rythme circadien est encore mieux illustré par l'échantillonnage plus serré réalisé à la station 79-3 en juillet (fig. 6b). Quelques échantillons ne contenaient pas de larves de hareng mais la tendance paraît évidente : l'alimentation débute tôt le matin et atteint son maximum en après-midi.

L'alimentation des larves n'est pas régie exclusivement par la luminosité. Ceci semble démontré par la tendance linéaire et

TABLEAU 7. Corrélation (τ de Kendall) entre les coefficients d'alimentation des larves de capelan et de hareng et les facteurs susceptibles de les influencer. Station 79-3 en juillet: strate superficielle (0-20 m). *0,05 < p < 0,01; ** p < 0,01.

	Coefficient d'alimentation			
	Capelan		Hareng	
	τ	N	τ	N
Densité des larves de capelan	-0,18	26	-0,10	22
Densité des larves de hareng	0,18	22	0,12	22
Densité des autres larves	0,07	26	-0,09	22
Densité du microplancton	0,32*	26	0,04	22
Température	0,30*	26	0,23*	22
Salinité	-0,38**	26	-0,16	22
Indice d'éclairement	0,15	26	0,50**	22
Indice de Secchi	-0,03	13	-0,10	13
Température de surface	0,30*	22	0,27*	22
Indice de stratification	0,17	26	0,07	22
Hauteur de la marée	-0,27*	26	-0,09	22

le pic d'alimentation nocturne observés à la station 2 en juillet (fig. 4). Pour le capelan, le coefficient d'alimentation semble dépendre entre autres de l'état de la marée. Ceci est perceptible à la station 3 en juillet où l'échantillonnage horaire a permis l'obtention d'une série plus fine (fig. 6a). À cette station, le rythme circadien du coefficient d'alimentation est évident et il semble que ce coefficient augmente jusqu'aux environs de 13 à 16 h. De plus, les coefficients maximums sont observés à marée basse (fig. 6a). Des corrélations non paramétriques montrent que ce phénomène est lié à l'arrivée de masses d'eau plus chaudes, moins salées et plus riches en microplancton en provenance de l'amont de l'estuaire (tableau 7). La superposition des cycles circadien et semi-diurne crée une augmentation apparente du coefficient d'alimentation au cours de la nuit. Ceci est dû au fait que l'on échantillonne à marée basse des masses d'eau qui offrent des conditions plus favorables à l'alimentation des larves. Pour le hareng, les corrélations significatives notées pour l'indice d'éclairement ($\tau = 0,50$, $p < 0,01$), la température ($\tau = 0,23$, $p < 0,05$) et la température de surface ($\tau = 0,27$, $p < 0,05$) montrent que l'alimentation des larves est non seulement meilleure le jour, mais également dans les masses d'eau provenant de l'amont de l'estuaire (tableau 7).

Régime alimentaire

En mai 1979, seulement 13 larves de capelan et 20 larves d'éperlan avec contenu stomacal ont été recensées; ce faible nombre d'observations rend les résultats de cette période moins fiables. Il semble néanmoins intéressant de mentionner que la majorité (61 %) des larves de capelan avec contenu stomacal avait ingéré l'algue unicellulaire *Coscinodiscus centralis* (tableau 8). Les autres taxons recensés sont les tintinnidés (*Tintinnopsis turbo*, 15 %), des œufs de copépodes (25 %), de même qu'un organisme non identifié. Comme la taille des larves de capelan change peu selon la station ou le mois (≈ 5 mm; tableau 9), leur régime alimentaire reste peu varié: généralement, les tintinnidés apparaissent chez plus de 85 % des larves avec contenu stomacal. La station 3 est la seule où d'autres taxons tels *Coscinodiscus centralis* et des œufs d'invertébrés apparaissent en nombre significatif (plus de 5 %).

En mai 1979, les larves d'éperlan se nourrissaient déjà exclu-

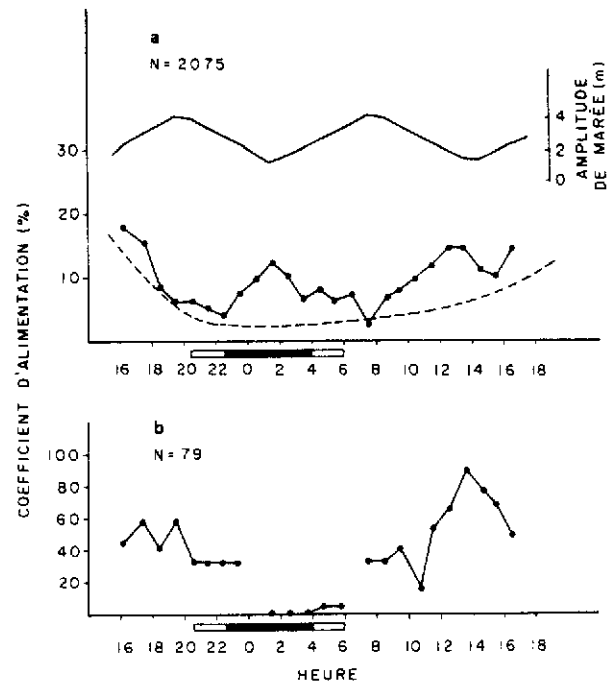


FIG. 6. Relation entre le coefficient d'alimentation et la hauteur de la marée pour les larves de capelan (a) et de hareng (b) échantillonnées en surface (0-20 m) à la station 79-3 en juillet. Moyennes mobiles sur trois valeurs successives. Pour le capelan, une courbe à main levée (traits discontinus) tracée au centre des résidus de la régression du coefficient d'alimentation selon l'amplitude de la marée ($y = 15,309 - 2,188x$; $r = 0,54$; $p < 0,01$) met en évidence la tendance circadienne.

sivement de copépodes et de copépodes adultes (tableau 8) malgré leur faible taille (8-9 mm; tableau 9). En juin, l'étendue des tailles est beaucoup plus vaste et le régime alimentaire des larves d'éperlan devient plus varié. Celles-ci continuent à ingérer des copépodes et des copépodes adultes (fréquence d'environ 30 %), mais les nauplii de cirripèdes (*Balanus* sp.) se rencontrent maintenant chez 22 % des larves d'éperlan ayant un contenu stomacal. On note aussi la présence de matière digérée (10 %), d'œufs de copépodes (5 %) et de taxons non identifiés (2 %). Finalement, environ 15 % des larves d'éperlan avec contenu stomacal sont infestés de trématodes alors que 2 % d'entre elles portent des cestodes (tableau 8). La très grande majorité (≈ 95 %) des copépodes ingérés par les larves d'éperlan appartenait au genre *Eurytemora*.

Ce sont les larves de hareng qui ont le régime alimentaire le plus varié (tableau 8): en juin, les jeunes larves ($LS \approx 8$ mm; tableau 9) mangent principalement la diatomée *Coscinodiscus centralis* (fréquence d'environ 35 %), des tintinnidés (22 %) et des œufs de copépodes (47 %). La matière digérée est assez fréquente (31 %); des cestodes ont été retrouvés chez 2 % des spécimens avec contenu stomacal (tableau 8).

En juillet, le régime alimentaire des larves de hareng est essentiellement composé des mêmes proies avec cependant une diminution de l'importance de *C. centralis* accompagnée d'une augmentation notable de l'importance des copépodes et des copépodes adultes. Des parasites sont également retrouvés en plus grand nombre: 30 % des larves de hareng avec contenu stomacal contiennent des cestodes et 9 % d'entre elles contiennent des trématodes (tableau 8).

En juillet, la taille moyenne des larves de hareng avec contenu stomacal est plus élevée à la station 79-1 ($LS = 16,40$ mm)

TABLEAU 8. Indice de fréquence (%) des différentes proies dans les contenus stomacaux des larves de capelan, d'éperlan et de hareng lors de l'échantillonnage réalisé dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent en 1979. *N* représente le nombre de larves avec contenu stomacal.

	Capelan			Éperlan			Hareng		
	Mai	Juin	Juillet	Mai	Juin	Juillet	Mai	Juin	Juillet
<i>N</i>	13	498	407	20	41	7	0	55	90
Phytoplancton									
<i>C. centralis</i>	61	1	1	—	2	—	—	35	1
Autres	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Protozoaires									
<i>Tintinnopsis</i> sp.	15	90	87	—	—	—	—	22	19
Copépodes									
Oeufs	25	2	6	—	5	—	—	31	47
Nauplii	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Copépodites	—	—	—	95	34	—	—	2	19
Copépodes adultes	—	—	—	5	29	71	—	2	22
Autres									
Nauplii de cirripède	—	—	—	—	22	—	—	—	9
Matière digérée	—	9	15	5	10	—	—	31	16
Divers	8	1	8	—	2	—	—	13	2
Parasites									
Cestodes	—	—	—	—	2	57	—	2	30
Trématodes	—	—	—	—	15	29	—	—	9

TABLEAU 9. Longueur standard selon le mois et la station d'échantillonnage pour les larves de capelan, d'éperlan et de hareng avec contenu stomacal, capturées dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent en 1979. *LS* : longueur standard moyenne; *s* : écart-type; *N* : nombre de larves mesurées.

	Station	Mai			Juin			Juillet		
		<i>N</i>	<i>LS</i>	(<i>s</i>)	<i>N</i>	<i>LS</i>	(<i>s</i>)	<i>N</i>	<i>LS</i>	(<i>s</i>)
Capelan	79-1	—	—	—	55	4,95	(0,43)	43	5,14	(0,28)
	79-2	1	4,38	—	273	4,97	(0,37)	125	4,67	(0,33)
	79-3	11	5,07	(0,34)	69	5,00	(0,38)	188	4,97	(0,38)
Éperlan	79-1	20	8,60	(0,98)	32	12,88	(1,79)	—	—	—
	79-2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	79-3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hareng	79-1	—	—	—	2	6,31	(1,55)	34	16,40	(1,60)
	79-2	—	—	—	5	7,83	(0,24)	26	9,76	(2,42)
	79-3	—	—	—	48	8,09	(0,67)	30	11,18	(3,37)

qu'aux stations situées plus en aval ($LS \cong 10$ mm; tableau 9). L'importance des copépodites et des copépodes adultes dans le régime alimentaire des larves de hareng en juillet est due aux grandes larves capturées à la station 79-1. Il existe en effet une relation évidente entre la taille maximale des proies et la longueur des larves de hareng. Cependant, la sélection d'une taille maximale limite peu l'utilisation de petites proies (fig. 7). Les genres *Acartia* et *Eurytemora* sont les copépodes dominants des contenus stomacaux des larves de hareng. Ces deux genres sont retrouvés en proportion équivalente.

Discussion

Coefficients et rythmes d'alimentation

Les coefficients d'alimentation sont assez faibles chez les trois espèces étudiées. Ce fait peut être expliqué en partie par

le rejet du contenu stomacal des jeunes larves, consécutif à l'échantillonnage et à la fixation dans le formol (Blaxter 1965; Rosenthal et Hempel 1971; Dekhnik 1974; Colton *et al.* 1980; Hay 1981). Les valeurs que nous avons trouvées sont toutefois du même ordre de grandeur que celles citées dans la littérature. Bjorke (1976) rapporte un taux de 17 % chez les larves de capelan (4,8 à 21 mm) de la mer Barents; ce taux est similaire à ceux que nous avons observés en juillet (tableau 1). Pour l'éperlan, McCullough et Stanley (1981) mentionnent des taux variant de 4,4 à 77,8 % selon la taille des larves. Dans le cas du hareng, les taux cités varient selon la période considérée (Sherman et Honey 1971 : 50 à 60 % selon la saison; Bainbridge et Forsyth 1971 : 50 à 60 % le jour et 0 à 20 % la nuit; Cohen et Lough 1983 : 10 à 30 % en après-midi et 0 à 10 % la nuit); ces taux se comparent à ceux que nous avons observés (fig. 5c et 6b).

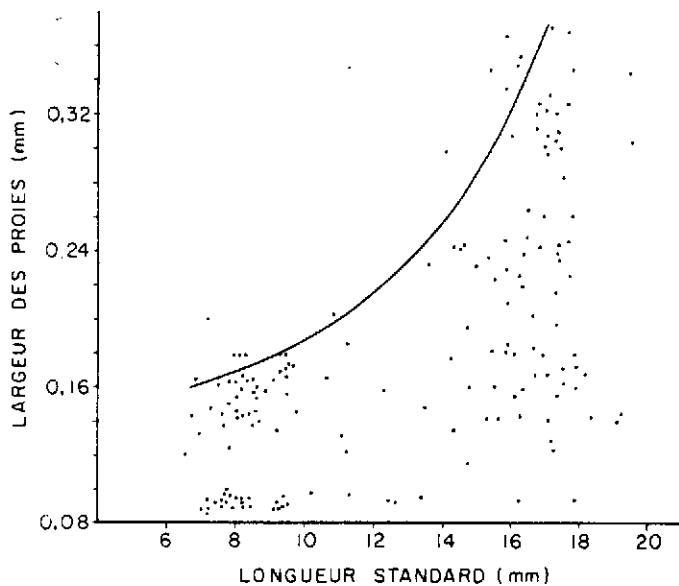


FIG. 7. Relation entre la taille (largeur maximale, appendices exclus) des proies et la longueur standard des larves de hareng. Une courbe à main levée montre l'évolution de la taille maximale des proies.

Les coefficients d'alimentation augmentent substantiellement au cours de l'été chez les trois espèces étudiées. Pour les larves de hareng et d'éperlan, cette augmentation s'explique en grande partie par l'augmentation de la taille des larves au cours de la période d'échantillonnage. Les larves de grande taille ont en effet développé une meilleure capacité nataoire (Rosenthal et Hempel 1970), ce qui leur procure une plus grande efficacité pour la capture des proies; elles sont également plus résistantes, donc moins susceptibles de régurgiter entièrement leur contenu stomacal lors de l'échantillonnage et de la fixation. Pour les larves de capelan, toutefois, aucune croissance importante n'est notée (tableau 9) à cause du transport vers l'aval des larves mises en circulation (Jacquaz *et al.* 1977; Fortier et Leggett 1982). D'un mois à l'autre, l'échantillonnage porte sur des cohortes différentes, comme on peut le déduire par la persistance des larves de capelan avec sac vitellin tout au long de la période considérée (tableau 1). Frank et Leggett (1983) et Hunter (1981) ont montré que la capacité nataoire et l'alimentation des larves dépendent de la température. En outre, les données des premiers auteurs suggèrent que le seuil optimum se situe aux environs de 8°C pour les larves de capelan. Cette température n'est atteinte qu'en juin et juillet dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent (fig. 1). C'est également durant ces mois que les coefficients d'alimentation des larves de capelan ont été les plus élevés (tableau 1).

Courtois *et al.* (1982) et Fortier et Leggett (1982, 1983) ont décrit l'importance des phénomènes advectifs pour la distribution des larves de poisson dans l'estuaire du Saint-Laurent. La présente étude démontre que l'alimentation des larves est également influencée par la marée. La faible fréquence d'échantillonnage (3 h) et la filtration des données (moyennes mobiles), nécessaire pour l'élimination des bruits dus à l'échantillonnage, ont cependant fait disparaître les variations de haute fréquence dans la majorité des séries représentant l'évolution temporelle du coefficient d'alimentation (fig. 4 et 5). Toutefois, grâce à l'échantillonnage plus serré (1 h) effectué à la station 79-3 en juillet, un important effet de marée a pu être mis en évidence et ce, pour les deux espèces dominantes (capelan et hareng) de notre échantillonnage (fig. 6). L'absence de

corrélation avec la densité des larves présentes (tableau 7) suggère que ce cycle est davantage fonction des conditions abiotiques du milieu. Les corrélations significatives obtenues entre la température et le coefficient d'alimentation des larves de capelan et de hareng (tableau 7) suggèrent que la température, en agissant sur le rythme d'activité des larves, pourrait être responsable du cycle semi-diurne observé à la station 3. Cependant, la température ne doit pas être considérée comme le seul facteur pouvant expliquer les variations du taux d'alimentation des larves. En pareille circonstance, un gradient décroissant serait observé de la station 1 à la station 3, ce qui n'est pas le cas. Des conditions plus favorables semblent exister pour les larves de capelan à la station 79-2, puisque leur coefficient d'alimentation y est 2 à 3 fois plus élevé qu'aux deux autres stations d'échantillonnage et ce, autant en juin qu'en juillet (tableau 1). Ceci est peut-être lié à la quantité de nourriture disponible. Il n'a toutefois pas été possible de le démontrer par notre échantillonnage, les larves de capelan se nourrissant presque exclusivement de tintinnides non retenus par le filet de 160 micromètres. Il faut donc considérer que le taux d'alimentation résulte de l'interaction entre plusieurs facteurs d'ordre physique (luminosité, température) et biologique (productivité et disponibilité de la nourriture, taille des larves).

La corrélation notée entre la densité du microplancton et le taux d'alimentation des larves de capelan n'indique pas une augmentation de ce taux en présence de proies plus abondantes lors de notre échantillonnage puisque les organismes de ce groupe sont trop gros (>100 µm) pour être ingérés par les larves de capelan (≅60 µm). Cette corrélation est davantage causée par le fait que le coefficient d'alimentation et la densité du microplancton sont tous les deux en phase avec la marée. Dans un travail antérieur (Courtois *et al.* 1982), nous avons d'ailleurs démontré l'importance des effets de marée sur la distribution du microplancton. Il n'est toutefois pas exclu que les tintinnides suivent un patron similaire.

Le principal facteur responsable des variations du coefficient d'alimentation à une station donnée demeure sans équivoque l'éclairement. Cette affirmation est appuyée par la distribution verticale des larves de capelan, d'éperlan et de hareng avec contenu stomacal. Celles-ci se retrouvent effectivement en proportion 2 à 5 fois plus grande dans la strate superficielle (0-20 m) de la colonne d'eau (tableau 5). L'éclairement semble aussi responsable de l'établissement d'un rythme circadien chez les trois espèces étudiées (fig. 4, 5 et 6). Ce rythme est d'ailleurs de plus grande amplitude que ceux liés à la marée. Ceci est visible à la station 79-3 en juillet où, tel que mentionné auparavant, l'échantillonnage a été fait à plus fine échelle (fig. 5). Ces observations confirment les résultats de nombreux auteurs concernant l'importance de la lumière pour l'alimentation des larves de hareng (Rosenthal et Hempel 1970; Bainbridge et Forsyth 1971; Blaxter 1973; Noskov *et al.* 1978) et démontrent que les larves de capelan et d'éperlan, comme plusieurs autres groupes de poissons pélagiques (saumon : Godin 1981; Terazaki et Iwata 1983; doré : Mathias et Li 1982; labridae : Duka 1976; corégone et brochet : Braum 1978) réagissent de façon similaire (« visual feeders »).

L'étude de la répartition des larves avec contenu stomacal selon la profondeur et l'éclairement porte à croire que les larves qui se sont nourries en surface le jour se laissent entraîner dans les couches plus profondes la nuit (tableau 5). Quoique moins évident, un comportement semblable est noté chez les larves sans contenu stomacal (tableau 6). La répartition des larves des trois espèces selon la profondeur et l'éclairement semble donc

le reflet d'une distribution plus homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau durant la nuit, phénomène mis en évidence par Wood (1971) chez les larves de hareng.

Régime alimentaire

Le régime alimentaire des larves de hareng a été décrit dans plusieurs parties de son aire de distribution (Lebour 1921, 1924; Hardy 1924; Ogilvie 1927; Marshall *et al.* 1937; Bjorke 1971; Bainbridge et Forsyth 1971; Rudakova 1971; Sherman et Honey 1971; Noskov *et al.* 1978). Les résultats sont quelque peu variables selon les auteurs mais démontrent d'une façon générale l'importance des divers stades de développement des copépodes calanoides pour l'alimentation des larves. L'échantillonnage réalisé dans l'estuaire du Saint-Laurent en 1979 appuie cette observation, particulièrement pour les larves de hareng capturées en juillet, mais montre de plus l'utilisation de taxons moins souvent signalés (*Coscinodiscus centralis*, tintinnides, larves de cirripèdes) et met en évidence un parasitisme assez élevé particulièrement à la station d'amont (tableau 8). Il existe une relation évidente entre la taille maximale des proies et la longueur des larves de hareng, la largeur de la bouche limitant la taille des organismes que les larves peuvent ingérer (Braun 1978). Les larves de grande taille continuent cependant à ingérer de petits organismes tels des tintinnides et des œufs de copépodes, nourriture typique des larves de petite taille (fig. 7). Cette observation déjà rapportée par Sherman et Honey (1971) peut être interprétée soit comme le résultat d'une accoutumance à un type de proie donné (Rosenthal et Hempel 1970) ou comme le reflet d'un certain opportunisme, les larves capturant les proies leur fournissant le meilleur apport énergétique compte tenu des coûts associés à leur capture. Nos données ne nous permettent pas de privilégier l'une de ces hypothèses.

Les larves d'éperlan montrent un régime alimentaire beaucoup plus fortement dépendant des stades avancés de copépodes et affichent un parasitisme très inférieur à celui des larves de hareng. Les différences de régime alimentaire peuvent dépendre en bonne partie de la différence de taille observée chez les larves de ces deux espèces à une station donnée. En effet, le régime alimentaire devient semblable si l'on considère des individus de taille similaire (ex. : éperlan de la station 79-1 en juin et hareng de la même station en juillet; tableau 8).

Le régime alimentaire des larves de capelan est à toutes fins pratiques limité aux tintinnides durant toute la période d'échantillonnage (tableau 8). L'absence de changement temporel dans le régime alimentaire des larves de capelan est relié à l'absence de croissance notée précédemment.

Relations interspécifiques

Schoener (1983) a relevé de nombreux cas *in situ* de compétition interspécifique et ce, à tous les niveaux trophiques. De même, quelques travaux décrivent les effets de relations entre différentes espèces de larves de poisson (Laurence *et al.* 1981; Hunter 1976; Lett et Kohler 1976). Les résultats énoncés dans le présent travail montrent que, pour des larves de taille comparable, les diètes de l'éperlan et du hareng sont assez semblables, et il est probable que les larves de capelan utilisent des proies similaires dans certaines circonstances. Lors de son échantillonnage, Bjorke (1976) a en effet trouvé que les larves de capelan se nourrissaient principalement d'œufs et de nauplii de copépodes. De plus, les coefficients d'alimentation et les rythmes alimentaires circadiens qu'il a observés sont similaires

à ceux que nous avons trouvés. Finalement, Vesin *et al.* (1981) ont également décrit l'importance des œufs d'invertébrés, des copépodes et des diatomées pour les capelans pré-juvéniles (<75 mm).

Un régime alimentaire semblable et des réactions similaires à certaines conditions environnementales ne sont toutefois pas des conditions suffisantes pour qu'il existe une compétition entre les groupes considérés. Ainsi, Courtois *et al.* (1982) ont montré que les larves de capelan, d'éperlan et de hareng, quoique présentes aux mêmes stations d'échantillonnage, se retrouvaient en fait surtout dans des masses d'eau différentes, ce qui tendait à minimiser les interactions entre ces trois groupes. Dans la présente étude, nous avons également observé que lorsque les trois espèces étaient co-occurentes, elles étaient en grande partie de taille différente, ce qui les forçait à exploiter majoritairement des proies de taille différente. Finalement, lorsque des organismes de même taille étaient ingérés par différentes espèces de larves, ces proies appartenaient souvent à des groupes taxonomiques différents. C'est le cas notamment des grandes larves d'éperlan qui exploitent surtout les copépodes du genre *Eurytemora*, alors que les larves de hareng de même longueur ingèrent également une forte proportion de copépodes du genre *Acartia*. Govoni *et al.* (1983), dans leur étude du régime alimentaire des larves de trois espèces de poisson du golfe du Mexique, ont également montré l'absence de chevauchement des diètes.

En conclusion, nous considérons que les conditions nécessaires pour postuler qu'il existe une compétition alimentaire directe entre les larves de capelan, d'éperlan et de hareng, ne sont pas présentes dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent.

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 du ministère des Pêches et des Océans 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, Marjolaine Cyr, Louis Fortier, Bernadette Jaquaz, Patrick Ouellet et Nadine Sharp pour leur participation aux diverses phases du projet, et l'équipage du M/V *Rigolet* pour sa collaboration. Les auteurs sont toutefois particulièrement redevants à Patrick Ouellet pour la réalisation d'une partie importante du travail de laboratoire, de même que pour ses judicieux commentaires. Nous devons également remercier d'une façon spéciale les D^{rs} Brenda Côté et Guy Lacroix de même que le D^r Brian S. Nakashima et un arbitre anonyme pour la révision du manuscrit.

References

- ABLE, K. W. 1978. Ichthyoplankton of the St. Lawrence estuary: composition, distribution, and abundance. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1518-1531.
- BAINBRIDGE, V. ET D. C. T. FORSYTH. 1971. The feeding of herring larvae in the Clyde. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 160: 46-50.
- BJORKE, H. 1971. The food of herring larvae of Norwegian spring spawners. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 160: 101-103.
- 1976. Some preliminary results on food and feeding of young capelin larvae. *Counc. Meet. Int. Counc. Explor. Sea* 4-37: 1-12. (Mimeo.)
- BLAXTER, J. H. S. 1965. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest.* 10: 79-88.
- 1973. Monitoring the vertical movements and light responses of herring and plaice larvae. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 53: 635-647.
- 1974. The early life history of fish. Springer-Verlag, Berlin et New York, 765 p.
- BRAUN, E. 1978. Ecological aspect of the survival of fish eggs, embryos and

- larvae, p. 102-131. Dans D. Sherby [éd.] Ecology of freshwaters fish production. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- COHEN, R. E. ET R. G. LOUGH. 1983. Prey field of larval herring *Clupea harengus* on a continental shelf spawning area. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10 : 211-222.
- COLTON, J. B. JR., J. R. GREEN, R. R. BYRON ET J. R. FRISSELLA. 1980. Bongo net retention rates as effected by towing speed and mesh size. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37 : 606-623.
- 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 (*Clupea harengus harengus*) au sein de la communauté planctonique de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1164-1174.
- DEKHNİK, T. V. 1974. Comments on the articles by V. Ye. I aika and N. A. Ostrovskaya entitled «Indicators of the availability of food to fish larvae». J. Ichthyol. 14 : 804-808.
- DUKA, L. A. 1976. Feeding and food relationships of the larvae and young of the family Labridae. J. Ichthyol. 16 : 398-407.
- FABRE-DOMERGUE ET E. BIETRIX. 1897. La période critique post-larvaire des poissons marins. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris 3 : 57-58.
- FORTIER, L. ET W. C. LEGGETT. 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1150-1163.
1983. Vertical migration and transport of larval fish in a partially mixed estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 : 1543-1555.
- FRANK, K. T. ET W. C. LEGGETT. 1983. Survival value of an opportunistic life-stage transition in capelin (*Mallotus villosus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 : 1442-1448.
- GODIN, J.-G. 1981. Daily patterns of feeding behaviour, daily rations, and diets of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in two marine bays of British Columbia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 10-15.
- GOVONI, J. J., D. E. HOSS ET A. J. CHESTER. 1983. Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of Mexico : *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus*, and *Micropogonias undulatus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13 : 189-199.
- HARDY, A. C. 1924. The herring in relation to its animate environment. Part I. The food and feeding habits of the herring with special reference to the coast of England. Minist. Agric. Fish. Invest. Ser. II, 2 : 1-53.
- HAY, D. E. 1981. Effects of capture and fixation of gut contents and body size of Pacific herring larvae. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 178 : 395-400.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 20 : 1-228.
- HUNTER, J. R. 1976. Report of a colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, January 1975. Nat. Oceanic Atmos. Admin. Tech. Rep. NMFS CIRC-395 : 1-5.
1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae, p. 33-79. Dans R. Lasker [éd.] Marine fish larvae : morphology, ecology, and relation to fisheries. University of Washington Press, Seattle, WA.
- ISAACS, J. D. 1963. Larval sardine and anchovy interrelationships. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. 10 : 102-113.
- JACQUAZ, B., K. W. ABLE ET W. C. LEGGETT. 1977. Seasonal distribution, abundance, and growth of larval capelin (*Mallotus villosus*) in St. Lawrence estuary and northwestern Gulf of St. Lawrence. J. Fish. Res. Board Can. 34 : 2015-2029.
- LASKER, R. ET K. SHERMAN [ED.] 1981. The early life history of fish : recent studies. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 178 : 605 p.
- LAURENCE, G. C., A. S. SMIGIELSKI, T. A. HALAVIK ET B. R. BURNS. 1981. Implications of direct competition between larval cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in laboratory growth and survival studies at different food densities. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 178 : 304-311.
- LEBOUR, M. V. 1921. The food of young clupeoids. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 12 : 458-467.
1924. The food of young herring. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 13 : 325-330.
- LEGENDRÉ, L. ET P. LEGENDRE. 1979. Écologie numérique. Tome I. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris, et les Presses de l'Université du Québec (Québec), 197 p.
- 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.
- MARSHALL, S. M., A. G. NICHOLLS ET A. P. ORR. 1937. On the growth and feeding of the larval and post-larval stages of the Clyde herring. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 22 : 245-267.
- MATHIAS, J. A. ET S. LI. 1982. Feeding habits of walleye larvae and juveniles : comparative laboratory and field studies. Trans. Am. Fish. Soc. 111 : 722-735.
- MAY, R. C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept, p. 3-19. Dans J. H. S. Blaxter [éd.] The early life history of fish. Springer Verlag, New York, NY.
- MCCULLOUGH, R. D. ET J. G. STANLEY. 1981. Feeding niche in larval rainbow smelt (*Osmerus mordax*). Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 178 : 352-354.
- MCGOWAN, J. A. ET D. M. BROWN. 1966. A new opening-closing paired zooplankton net. Scripps Inst. Oceanogr. Ref. 66, 23 : 56 p.
- NOSKOV, A. S., V. I. VINOGRADOV ET L. G. PRITSINA. 1978. The studies on the feeding of larval herring (*Clupea harengus harengus*) in the Georges Bank area, 1965-1975. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. 78/V1/73 : 1-14.
- OGLIVIE, H. S. 1927. Observations on the food of the post-larval herring from the Scottish coast. Fish. Scot. Sci. Invest. 1 : 1-10.
- ROSENTHAL, H. ET G. HEMPEL. 1970. Experimental studies in feeding and food requirement of herring larvae (*Clupea harengus harengus* L.), p. 344-364. Dans J. H. Steel [éd.] Marine food chains. Berkeley Calif. Press.
1971. Experimental estimates of minimum food density for herring larvae. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 160 : 125-127.
- RUDAKOVA, V. A. 1971. On the feeding of young larvae of the Atlanto-Scandian herring (*Clupea harengus harengus* L.) in the norwegian sea. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 160 : 114-120.
- SCHERRER, B. 1984. Biostatistique. Gaétan Morin éd., Chicoutimi (Québec), 850 p.
- SHERMAN, K. ET K. A. HONEY. 1971. Seasonal variations in the food of larval herring in coastal waters of central Maine. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 160 : 121-124.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122 : 240-285.
- TERAZAKI, M. ET M. IWATA. 1983. Feeding habits of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*) collected from Otsuchi bay. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 49 : 1187-1193.
- VESIN, J.-V., W. C. LEGGETT ET K. W. ABLE. 1981. Feeding ecology of capelin (*Mallotus villosus*) in the estuary and western Gulf of St. Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 257-267.
- WOOD, R. J. 1971. Some observations on the vertical distribution of herring larvae. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 160 : 60-64.