

La répartition horizontale et verticale des larves de homard (*Homarus americanus*) autour des îles de la Madeleine, golfe du Saint-Laurent

Christiane Hudon¹

Ministère des Pêches et des Océans, Direction de la recherche sur les pêches, C.P. 15500, 901, Cap-Diamant, Québec (Québec) G1K 7Y7

Pierre Fradette²

Ministère des Pêches et des Océans, Centre de recherches sur l'écologie des pêches, 310, av. des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1

et Pierre Legendre

Département des sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6126, Succursale «A», Montréal (Québec) H3C 3J7

Hudon, C., P. Fradette et P. Legendre. 1986. La répartition horizontale et verticale des larves de homard (*Homarus americanus*) autour des îles de la Madeleine, golfe du Saint-Laurent. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2164–2176.

Trente-neuf stations localisées autour de l'extrémité est des îles de la Madeleine, dans deux lagunes et dans la baie de Plaisance ont été échantillonnées au cours des étés 1978, 1980 et 1981 au moyen de traits de filet à plancton. Des traits de surface à l'aide de filets simples (1978 et 1980) ou à l'aide d'un filet à trois compartiments superposés (1981) ont permis d'évaluer la répartition horizontale et verticale de chacun des quatre stades larvaires de *Homarus americanus*. L'essentiel de la production des larves de stade I s'effectue dans les régions sud-est et nord-est. L'abondance des larves de stades plus avancés est cependant faible au sud-est et pratiquement nulle au nord-est. Par contre, la baie de Plaisance recèle peu de larves de stade I, mais une très forte proportion de larves de stades III et IV. Les périodes d'apparition et d'abondance maximale de chaque stade sont aussi décalées pour les trois régions, étant plus précoces au nord-est qu'au sud-est et que dans la baie de Plaisance. Ces résultats suggèrent que le schéma général d'abondance des larves correspond au régime de courant, contournant la pointe de l'Est et concentrant des larves dans la baie de Plaisance par un mouvement giratoire des eaux. À une échelle plus fine, 12 stations formant une grille de 3 sur 4 stations dans la baie de Plaisance ont été échantillonnées durant 12 sem en été 1980. Les trois premiers stades ont une répartition fortement agrégée et sont principalement retrouvés à l'entrée de la baie. Par contre, les larves de stade IV sont retrouvées plus fréquemment à proximité du littoral et au fond de la baie. Il existe une corrélation significative entre l'abondance des larves de stade IV et la proximité des fonds rocheux favorables à la vie benthique. La répartition verticale des larves à deux stations en 1981 montre que seules les larves de stade I ont une répartition verticale dépendante de l'intensité lumineuse, étant présentes en plus grande abondance dans la couche de surface (0–0,8 m) à l'aube et au crépuscule. Elles étaient uniformément réparties entre 0 et 1,6 m durant le jour et jusqu'à 2,4 m durant la nuit. Les larves de stades II, III et IV étaient retrouvées près de la surface dans toutes les conditions.

Thirty-nine stations localized around the eastern tip of the Îles de la Madeleine, in two lagoons, and in the baie de Plaisance were sampled using plankton net tows during the summers of 1978, 1980, and 1981. The horizontal and vertical distributions of each of the four larval stages of *Homarus americanus* were assessed from sets of surface tows using simple neuston and meter nets (1978 and 1980) as well as a three-compartment plankton net (1981). Most of the stage I larval production takes place in the northeast and southeast regions. However, the abundance of stage IV larvae is low in the southeast and almost nil in the northeast. By contrast, the baie de Plaisance harbors very few stage I larvae, but a very high proportion of stage III and IV larvae. The periods of first appearance and maximum abundance are also out of phase for the three regions, occurring in the northeast before the southeast and the baie de Plaisance. These results suggest that the general pattern of abundance of larvae is driven by the current regime, flushing the larvae around the Pointe de l'Est and concentrating them in the baie de Plaisance following a gyre. On a smaller scale, 12 stations arranged in a 3 × 4 grid in the baie de Plaisance were sampled for 12 wk in the summer of 1980. The first three larval stages show a strongly aggregated distribution and are most frequent at the mouth of the bay. Conversely, stage IV larvae are found more frequently in the shore stations and inside the bay. There is a significant correlation between stage IV larval abundance and the distance to rocky bottoms favorable to benthic life. The vertical distribution of larvae at two stations (1981) shows that only the stage I larvae have a vertical distribution related to light intensity, being found in highest

¹Adresse actuelle: Ministère des Pêches et des Océans, Station de biologie arctique, 555, boul. Saint-Pierre, Sainte-Anne-de-Bellevue (Québec) H9X 3R4.

²Adresse actuelle: Les Crustacés Vivants Madelinots Inc., C.P. 182, Cap-aux-Meules, Îles de la Madeleine (Québec) G0B 1B0.

abundance in the surface layer (0–0.8 m) at dusk and dawn. Stage I larvae were uniformly distributed between 0 and 1.6 m during the day and down to 2.4 m at night. Stage II, III, and IV larvae were always found near the surface.

Reçu le 20 septembre 1985
Accepté le 22 mai 1986
(J8459)

Received September 20, 1985
Accepted May 22, 1986

L'abondance et la répartition spatiale des larves de homard ont été étudiées dans le détroit de Northumberland (Templeman 1936, 1937; Scarratt 1964, 1973), dans la baie Saint-Georges (Harding *et al.* 1982), sur les côtes de Terre-Neuve (Templeman et Tibbo 1945; Ennis 1983), ainsi que sur la côte ouest de la Nouvelle-Écosse (Stasko et Gordon 1983). Les travaux entrepris sur la côte est du Canada ont été revus par Stasko (1980), tandis que Fogarty (1983) en a fait la synthèse pour la côte est des États-Unis. Bien que touchant des secteurs assez éloignés les uns des autres, tous ces travaux rapportent la très faible densité des larves dans le milieu et en particulier la sous-représentation des larves des stades avancés (III et IV).

Outre leur faible densité, la répartition horizontale très irrégulière des larves est un second facteur entravant l'efficacité de leur échantillonnage. Plusieurs auteurs suggèrent que le transport horizontal des larves est principalement attribuable aux conditions hydrographiques, qu'il s'agisse de courants de surfaces engendrés par le vent (Ennis 1983), de courants giratoires à grande échelle ou de cellules de circulation de Langmuir (Harding *et al.* 1982).

La migration verticale entre des masses d'eau superposées se dirigeant dans des directions différentes est un autre mécanisme pouvant expliquer les déplacements horizontaux des larves planctoniques (Caddy 1979).

Au cours du quatrième stade planctonique, la larve se met à exécuter des plongées vers le fond, possiblement pour trouver un fond propice à la vie benthique (Scarratt 1973; Bertran *et al.* 1985). Les larves de stade IV peuvent retarder leur mue et prolonger leur existence planctonique en l'absence d'un fond favorable (Cobb 1968), démontrant une nette préférence pour les fonds de pierre ou de gravier grossier (Pottle et Elner 1982). Aux îles de la Madeleine, les fonds rocheux favorables au homard occupent environ 10% de la superficie totale, le reste étant principalement composé de fonds de sable (Sanschagrin 1964; Dubé 1984).

La préférence des larves pour certains types de fonds ainsi que la relative rareté de ces fonds aux îles de la Madeleine suggèrent l'existence d'un mécanisme permettant aux larves d'orienter leur déplacement. Bien que les réactions des larves à la température (Templeman 1936), la salinité (Scarratt et Raine 1967), la pression (Ennis 1975), la qualité (Hadley 1908) et l'intensité lumineuse (Ennis 1975) aient été étudiées en laboratoire, on ignore la nature exacte des stimuli guidant les larves dans leurs déplacements.

L'augmentation de la quantité de débris en suspension, la diminution de la transparence ainsi que le réchauffement des eaux près des côtes sont trois facteurs physiques dont le gradient pourrait servir d'indication aux larves quant à la direction de leurs mouvements. Outre l'orientation en fonction d'un gradient spatial, ces variables pourraient avoir un effet positif sur les larves lorsqu'elles atteignent la proximité de la côte, en y favorisant l'accumulation de proies utilisant les débris de zostère, en diminuant la susceptibilité visuelle aux prédateurs et en augmentant leur taux de croissance.

Par ailleurs, les études portant sur l'abondance et la répartition des larves de homard ont principalement utilisé des échantillonnages concentrés dans la couche de surface (0–1,0 m) durant le jour, conditions dans lesquelles les larves ont été prélevées en plus grande abondance (voir la revue de Stasko 1980). Cependant, plusieurs auteurs ont noté que la concentration de larves en surface était observée en conditions de lumière diffuse, soit par temps couvert le jour ou encore au cours des nuits de pleine lune (Templeman 1939). Par contre, on observait une plus grande répartition en profondeur en conditions de lumière intense ou d'obscurité totale (Templeman 1939; Templeman et Tibbo 1945; Harding *et al.* 1982). Les mouvements verticaux des populations larvaires selon différentes conditions lumineuses auraient donc possiblement biaisé les estimations de production des différents stades larvaires.

Ce travail intègre les résultats de trois saisons d'échantillonnage de larves de homard aux îles de la Madeleine en 1978, 1980 et 1981. Les échantillonnages de 1978 et 1980 avaient pour but d'étudier la répartition spatio-temporelle des larves autour de la pointe de l'Est et dans la baie de Plaisance, respectivement, comparant les schémas obtenus avec les données disponibles sur le schéma de circulation des eaux autour des îles. Nous utilisons aussi les données de 1980 pour étudier les relations entre la densité des larves de stade IV et la température, la transparence, la densité de débris de zostère ainsi que la distance des fonds rocheux propices à la vie benthique. La saison de 1981 examine plus en détail la répartition verticale des larves des quatre stades à deux stations où de fortes densités de larves avaient été précédemment notées; elle sert aussi à étudier la relation entre les densités observées et l'heure du jour, ainsi que l'intensité lumineuse.

Site d'étude

Les îles de la Madeleine sont situées au sud du chenal Laurentien dans le golfe du Saint-Laurent, au centre du plateau continental peu profond bordant la face nord de l'île du Prince Édouard (fig. 1). Le corps principal de l'archipel est composé de sept îles reliées par d'étroites dunes sablonneuses orientées selon l'axe NE–SW. La pointe de l'Est et la dune du Nord forment un segment rectiligne se terminant en un vaste crochet formé de la baie de Plaisance et de l'île d'Entrée au sud-ouest.

La circulation des eaux de surface dans cette région montre un déplacement du nord-ouest vers le sud-est, la face nord des îles recevant des masses d'eau en provenance du courant de Gaspé et de la baie de Miramichi (Bumpus et Lauzier 1965). Ces masses d'eau contournent les extrémités des îles et se dirigent vers la péninsule du Cap-Breton (El-Sabh 1976). De ce schéma général résulte probablement une circulation plus lente, de type giratoire, sur la face sud des îles. En effet, des dériveurs de surface lâchés dans le secteur de Grosse Île (nord-est des îles) ont contourné la pointe de l'Est pour ensuite se diriger vers le sud (Anonyme 1978b). Les sites de concentration et les configurations de mouvements des glaces correspondent

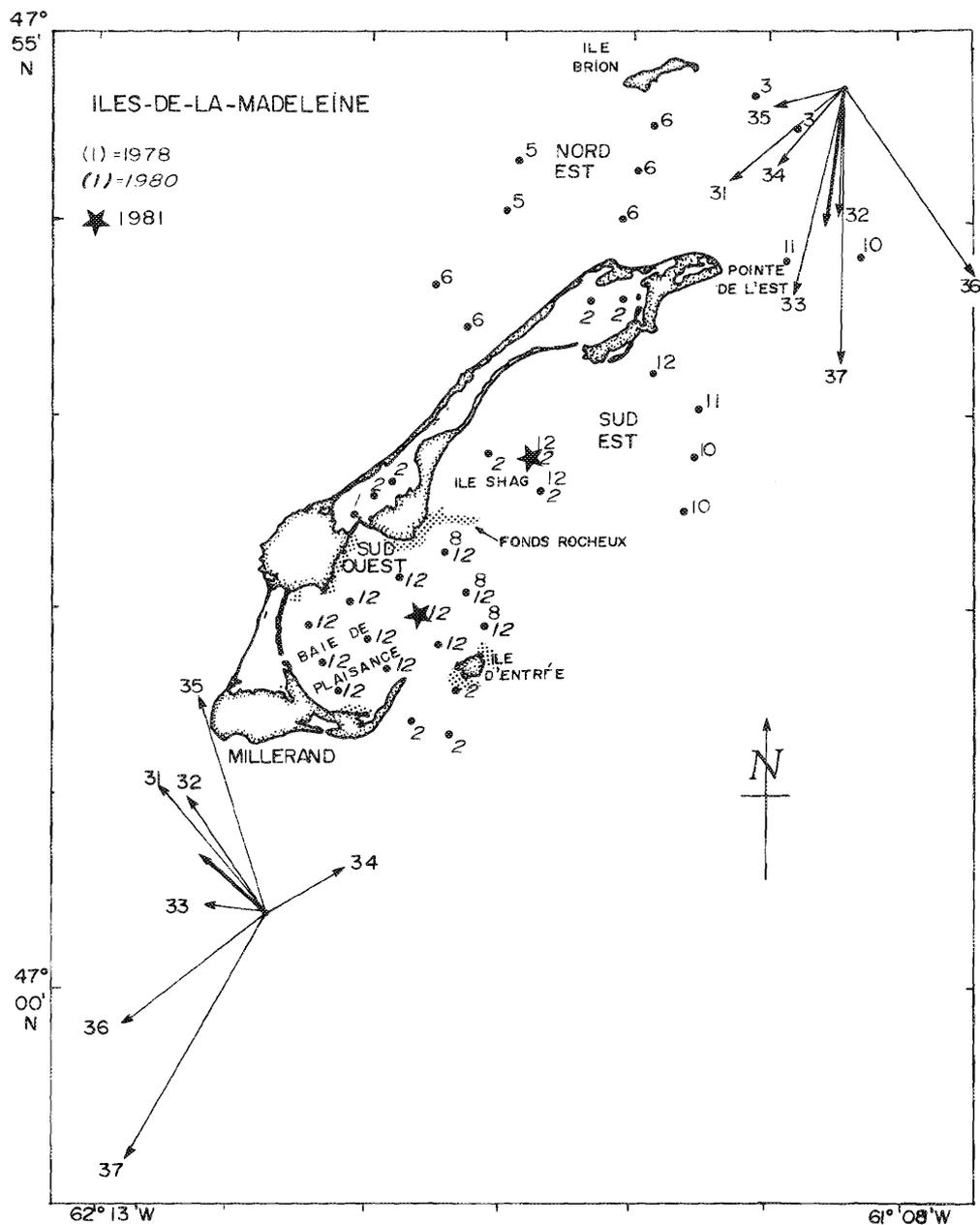


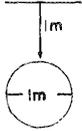
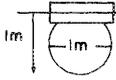
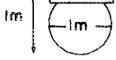
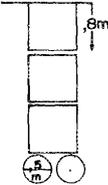
FIG. 1. Répartition des stations d'échantillonnage de larves de homard et nombre de traits de filets à plancton au cours des études de 1978 (Anonyme 1978a), 1980 et 1981. La localisation des deux courantomètres mouillés de juillet à septembre 1985 est aussi indiquée. La vitesse et la direction des courants résiduels moyens (flèche grosse) et hebdomadaires (flèches fines portant le numéro de la semaine) montrent le mouvement giratoire des eaux de surface ainsi que la variabilité temporelle de la direction du mouvement. Les fonds rocheux de la région de la baie de Plaisance (seulement) sont indiqués par les zones ombrées.

correspondent d'ailleurs très bien à ce modèle de circulation (Service de l'environnement atmosphérique 1984). Des travaux théoriques sur la circulation dans le golfe (Pingree et Griffiths 1980) prédisent de plus l'existence d'une petite zone de front située à l'extrémité nord-est.

Tout récemment, le mouillage de deux courantomètres (Anderaa Corp.) dans la couche de surface (10 m), aux deux extrémités de l'archipel, du 1^{er} août au 16 septembre 1985 (Hudon, données inédites), a confirmé l'existence d'un tourbillon anticyclonique autour des îles de la Madeleine (fig. 1). Pour l'ensemble de la période de mouillage, la direction du

courant résiduel moyen (flèches grasses) était vers le sud-est au large de la pointe de l'Est et vers le nord-ouest au large de Millerand. Cependant, la variabilité hebdomadaire (flèches fines numérotées) en direction était beaucoup plus élevée au sud de l'archipel, allant du nord-est (semaine 34) au sud-ouest (semaine 37).

Les îles étant situées au centre d'un vaste plateau côtier, l'action du vent en condition de faible profondeur a une forte influence sur la circulation (Lauzier 1952; Blackford 1978). La localisation de l'archipel et la configuration de ses côtes font que la face nord est exposée sur un angle de plus de 180°,

| | 1978 | | 1980 | | 1981 |
|----------------------------------|---|---|---|---|---|
| | Neuston | Plancton | Neuston | Plancton | Distribution verticale |
| Dimension (m) | 0,31 X 1,00 | 1,00 (D) | 0,31 X 1,00 | 1,00 (D) | 0,78 X 0,78 0,78 X 0,78 0,78 X 0,78 0,50 (D) |
| Surface filtrante | 0,15 | 0,78 | 0,15 | 0,71 | 2,05 |
| Profondeur (m) | 0-0,15 | 1,00-2,00 | 0-0,15 | 0,15-1,00 | 0-2,90 |
| Profil (à l'échelle) |  |  |  |  |  |
| Durée d'échantillonnage | Du 18 juin au 17 septembre* | | Du 8 juin au 30 août | | Du 9 juillet au 28 août |
| Nombre total de traits | 160 | | 153 | | 66 |
| Nombre total de larves capturées | 4 585 | | 2 257 | | 1 634 |

* interruption du 21 au 30 juillet

FIG. 2. Comparaison des engins d'échantillonnage et des efforts déployés pour évaluer l'abondance des larves de homards lors des trois saisons d'études. (D) = diamètre du filet.

angle de plus de 180°, occasionnant des fetches allant de 140 km vers l'île du Prince Édouard à 270 km vers le nord-est du golfe. Par ailleurs, la face sud est exposée sur moins de 135°, subissant un fetch de 100 km vers le Cap-Breton à 150 km vers Terre-Neuve (Ouellet 1977). La baie de Plaisance est particulièrement bien protégée, n'étant sensible qu'aux vents du nord-est.

Les vitesses moyennes et directions des vents de 1951 à 1980 (Service de l'environnement atmosphérique 1983) montrent la prédominance des vents du sud-ouest de juin à août, ce qui concorde avec les observations sur les courants de surface. Une étude du transport de sédiments littoraux dans la région nord-est des îles attribuait d'ailleurs aux vents (et aux vagues) le déplacement net observé vers l'est (Ouellet 1977).

Le temps de rétention plus élevé des eaux sur la face sud des îles, ainsi que la plus grande superficie des zones peu profondes dans ce secteur, s'expriment par des régimes thermiques différents sur les deux faces des îles (Lauzier *et al.* 1957). En été, période où la couche de mélange de surface est la plus mince (10-20 m) (Lauzier *et al.* 1957), l'évolution des températures de surface est sensiblement la même au nord et au sud des îles (Anonyme 1978a; Hudon et Fradette 1985). On note cependant que les températures de fond subissent une augmentation estivale plus rapide sur la face sud (Lauzier 1957) et en particulier dans la baie de Plaisance (Dobson et Pétrie 1984).

Ces caractéristiques hydrographiques particulières ont des conséquences très importantes sur la biologie du homard aux îles de la Madeleine. Ainsi, des travaux récents montrent que l'on peut diviser la population de homards des faces nord et sud des îles de la Madeleine en deux sous-unités ayant des caractéristiques biologiques distinctes. Les homards de la face nord ont une taille moyenne plus élevée (Bergeron 1967); la maturité sexuelle est atteinte à une taille supérieure (Dubé et Grondin 1985); la ponte et l'éclosion sont plus tardives (Axelsen et Dubé 1978; Attard et Fradette 1985) et les prises par unités

d'effort augmentent plus lentement au cours de la saison de pêche sur la face nord que sur la face sud (Lamoureux *et al.* 1983). De plus, les études de marquage suggèrent que les homards n'effectuent pas de migrations d'une face des îles à l'autre (Dubé 1984), ce qui représente un facteur d'isolation supplémentaire. Les échanges entre les deux populations pourraient donc reposer principalement sur la dérive larvaire, ce qui permet aussi de supposer que les populations des faces nord et sud sont aussi soumises à des contraintes différentes au niveau du recrutement.

Matériel et méthodes

La localisation géographique et le nombre d'échantillons pris à chacune des stations au cours des trois saisons sont indiqués à la figure 1. En 1978, les 17 stations étaient réparties autour de l'extrémité est des îles, alors qu'en 1980, les efforts se sont concentrés sur la baie de Plaisance (12 stations), l'île d'Entrée (3), l'île Shag (2) et les lagunes de Grande-Entrée (2) et de Havre-aux-Maisons (3). Cinq stations adjacentes de la région sud (île Shag et rangée est de la grille de stations de la baie de Plaisance) ont été échantillonnées en 1978 et 1980. L'échantillonnage de 1981 a été concentré aux deux stations où le plus grand nombre de larves avaient été récoltées en 1980, pour étudier plus en détail la répartition verticale des larves.

Le type d'engin utilisé, les périodes d'échantillonnage et le nombre de traits totaux sont présentés à la figure 2 pour les trois saisons d'échantillonnage. Les études de 1978 et de 1980 sur la répartition horizontale des larves utilisaient des engins similaires échantillonnant la couche de surface jusqu'à environ 1 m de profondeur. En 1981, la répartition verticale des larves a été étudiée au moyen d'un filet rectangulaire à trois compartiments superposés (fig. 3), du même type que celui utilisé par Harding *et al.* (1982), mais de plus grande taille. Pour les trois saisons, l'échantillonnage a été réalisé à intervalle hebdomadaire du

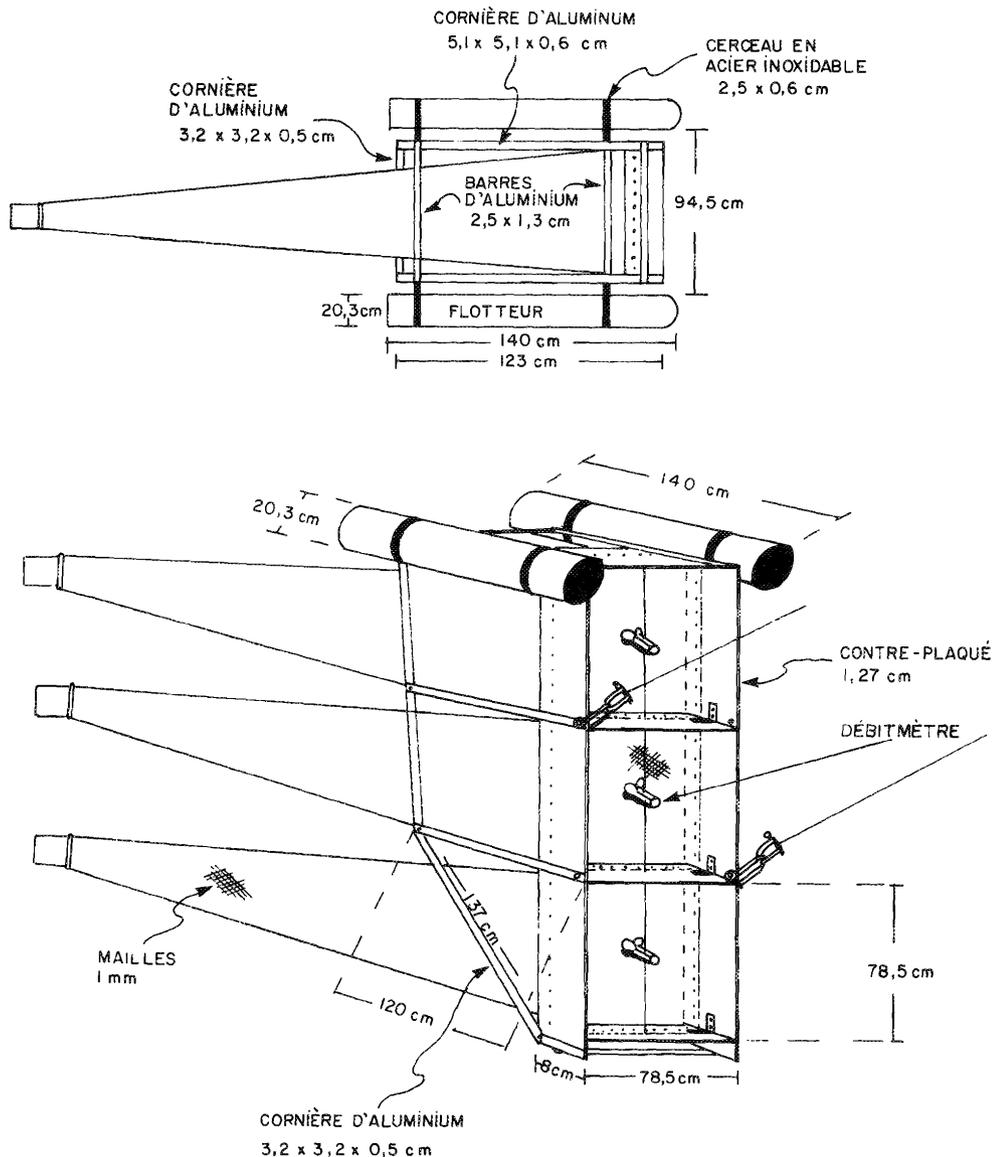


FIG. 3. Plan détaillé du filet à trois compartiments superposés utilisé pour l'échantillonnage des larves de homards à différentes profondeurs depuis la surface.

début de juin à la fin d'août, avec cependant en 1978, une interruption de 10 jours à la fin de juillet. L'effort consacré à l'étude de la répartition horizontale est de 160 traits en 1978 et de 153 en 1980.

À chaque échantillonnage, on a procédé à des mesures de température et de salinité (de surface), de transparence (disque de Secchi) et à une estimation de la nébulosité. En 1981, l'intensité lumineuse à la surface était obtenue soit par mesure directe avec un irradiomètre, soit par l'utilisation d'observations réalisées à la station météorologique de Cap-aux-Meules, ces dernières valeurs étant corrigées en utilisant l'estimation des paramètres à partir des tables du Smithsonian Meteorological Service (1971). On effectuait de plus une correction pour la nébulosité locale. L'état de la mer et l'abondance de débris flottant à la surface étaient aussi pris en note.

Pour les trois saisons, des traits de 30 minutes étaient faits avec les filets immergés sur le côté du bateau pour éviter que le reflux de l'eau causé par le navire n'interfère avec la récolte des larves. Les larves de homard ainsi récoltées étaient triées et

leur stade de croissance identifié. Les valeurs mesurées par le débitmètre à chaque trait de filet permettaient de convertir les captures en densité de larves par kilomètre carré pour la couche supérieure de 1 m. Pour les données de 1978, ce calcul a été fait en retournant aux données originales de l'étude d'Anonyme (1978a).

Les résultats permettent de calculer, pour chaque secteur, la production et la survie des larves au cours de l'été. La production a été calculée par la méthode de Scarratt (1964), en tenant compte du temps mis par une larve de chacun des stades pour atteindre le stade suivant selon la température à laquelle elle est récoltée, évaluée par la méthode de Templeman (1936). La durée du stade IV est cependant inférieure à la période nécessaire à sa métamorphose en individu de stade V, puisque sa vie benthique pourrait débuter dès la moitié du stade IV (désigné par IV_{1/2} au tableau 1) (Scarratt 1973). La valeur de survie, calculée comme le pourcentage des individus produits au stade I ayant été récoltés au stade IV, tient compte de la durée de vie planctonique.

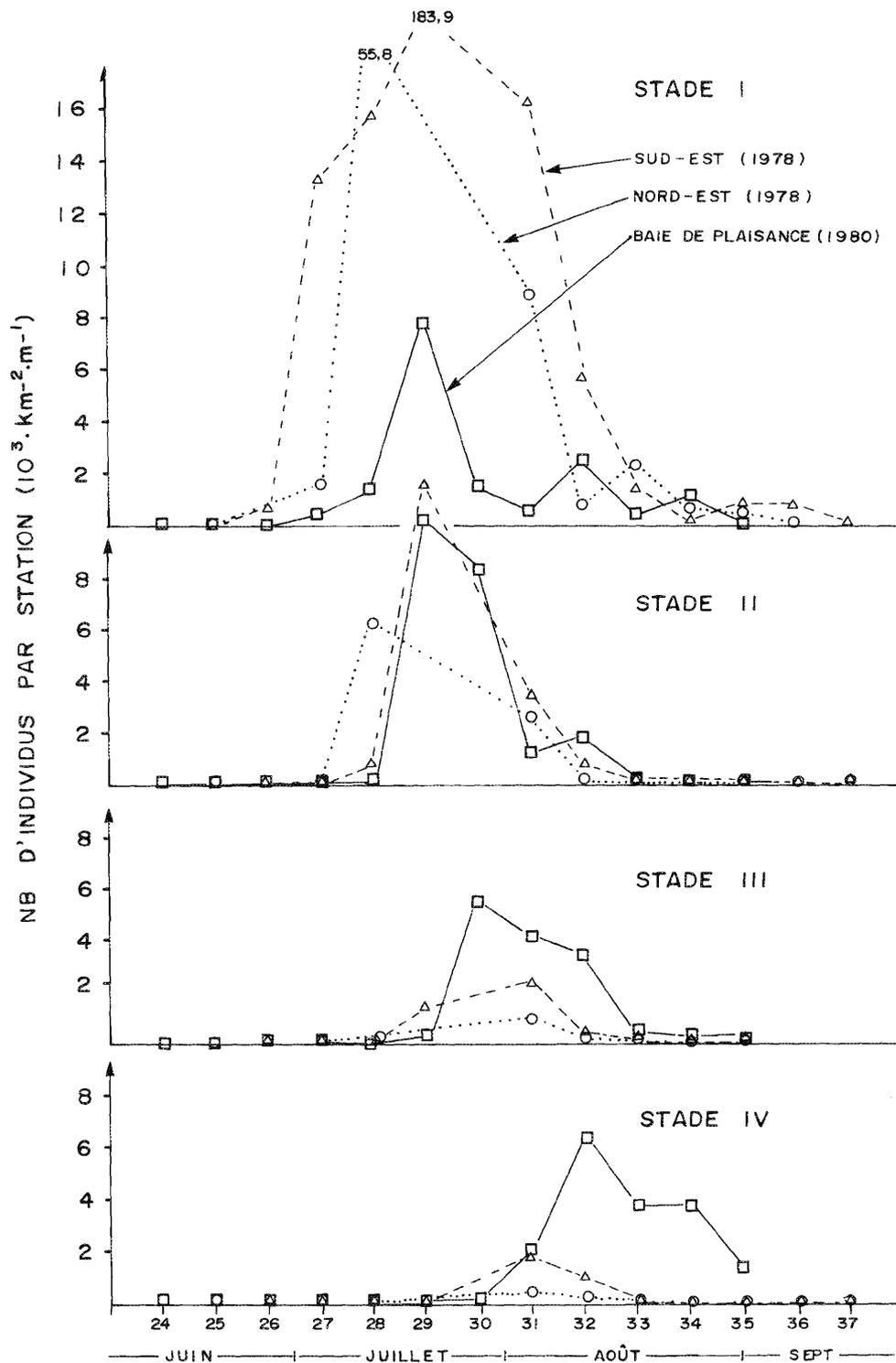


FIG. 4. Évolution saisonnière de l'abondance moyenne par station échantillonnée des quatre stades larvaires prélevés dans les secteurs nord-est, sud-est et sud-ouest (baie de Plaisance). Les secteurs nord-est et sud-est sont d'importants sites de production de larves de stade I mais recèlent de très faibles densités de larves des stades avancés. La baie de Plaisance produit peu de larves de stade I mais représente le site d'accumulation de larves de stade IV produites dans les autres secteurs.

Les données de la grille de 3 sur 4 stations dans la baie de Plaisance en 1980 furent utilisées pour étudier le schéma de répartition des larves pour la somme des densités observées au cours des 6 sem où des larves de stade IV ont été récoltées. Le type de relation existant entre la densité de larves, la distance

à la côte et la distance aux fonds rocheux propices à la vie benthique a d'abord été examiné par les corrélations partielles. L'existence de gradients de facteurs physiques permettant aux larves de s'orienter vers les fonds propices a ensuite été examinée au moyen de corrélations simples de Pearson (r) avec la

température, la transparence (disque de Secchi) et la densité de débris de zostère. Cliff et Ord (1981) montrent cependant que le test de signification des corrélations n'est pas valide en présence d'autocorrélation spatiale dans les données, puisque le risque d'erreur de type I est accru (c.-à-d. qu'il y a risque de trouver une relation alors qu'elle est absente). Par conséquent, les tests de signification des corrélations ont été réalisés par permutation (« randomization test » : Sokal et Rohlf 1981); voir l'annexe.

Résultats

Répartition spatio-temporelle des larves

Les fluctuations saisonnières d'abondance des quatre stades larvaires récoltés en 1978 et 1980 sont illustrées à la figure 4. Le détail des cartes de répartition pour chaque stade est disponible dans le travail de Hudon et Fradette (1985). On note tout d'abord un décalage des pics d'abondance d'un stade à l'autre, les larves de stade I étant toujours les premières à être observées, leur pic d'abondance étant plus précoce et plus important que celui des stades subséquents. Pour le stade I, les récoltes les plus abondantes se situent entre la 27^e et la 31^e sem, et sont particulièrement importantes dans les régions nord-est et sud-est. On observe un chevauchement des pics d'abondance des larves de stade I au nord-est et au sud-est, quoique le pic d'abondance au nord-est semble être de plus courte durée que celui du sud-est. L'absence de données pour les 29^e et 30^e sem de l'été 1978 empêche cependant de conclure quant à leur importance relative. Les récoltes de larves de stade I dans la baie de Plaisance en 1980 sont très inférieures à celles des deux autres secteurs en 1978. On observe deux pics d'abondance de larves de ce stade, qui ont lieu respectivement au cours de la 29^e et de la 32^e sem.

Les larves de stade II sont déjà beaucoup moins abondantes dans les régions nord-est et sud-est, apparaissant cependant 2 sem plus tôt dans la première région, où des concentrations importantes étaient observées près de l'île Brion. Au fur et à mesure que la saison se déroule, apparaissent les stades plus avancés. Comme dans le cas des larves de stade I, on voit un pic principal d'abondance, suivi d'un épaulement à la 32^e sem.

Les stades III et IV sont cependant très peu abondants au nord-est et au sud-est, tandis qu'ils apparaissent plus tard, mais avec une abondance accrue dans la baie de Plaisance.

Aux trois stations au nord de la baie de Plaisance (île Shag), on observe une concentration de stade I plus élevée que celle de la baie de Plaisance durant la 29^e sem. Cette période correspond d'ailleurs à l'abondance maximale des larves de stade I dans le milieu. L'abondance des stades II, III et IV était cependant comparable à celle de la baie elle-même. Au cours de la 32^e sem, ces trois stations montraient des concentrations nettement plus élevées de stades I et II alors que la baie de Plaisance n'avait que de faibles concentrations. Le stade III était de concentration équivalente alors que le stade IV était plus abondant dans la baie.

La comparaison des densités de larves de chacun des stades récoltés aux stations échantillonnées en 1978 et en 1980 a montré l'absence de différence significative (test de *t* pairé, $t = 0,49$; $p > 0,6$ pour 23 degrés de liberté) entre les densités des 2 années à ces stations.

Aux trois stations au sud de l'île d'Entrée, l'abondance des stades I et IV était plus élevée que dans la baie au cours de la 29^e sem, alors qu'elle était comparable pour les stades II et III.

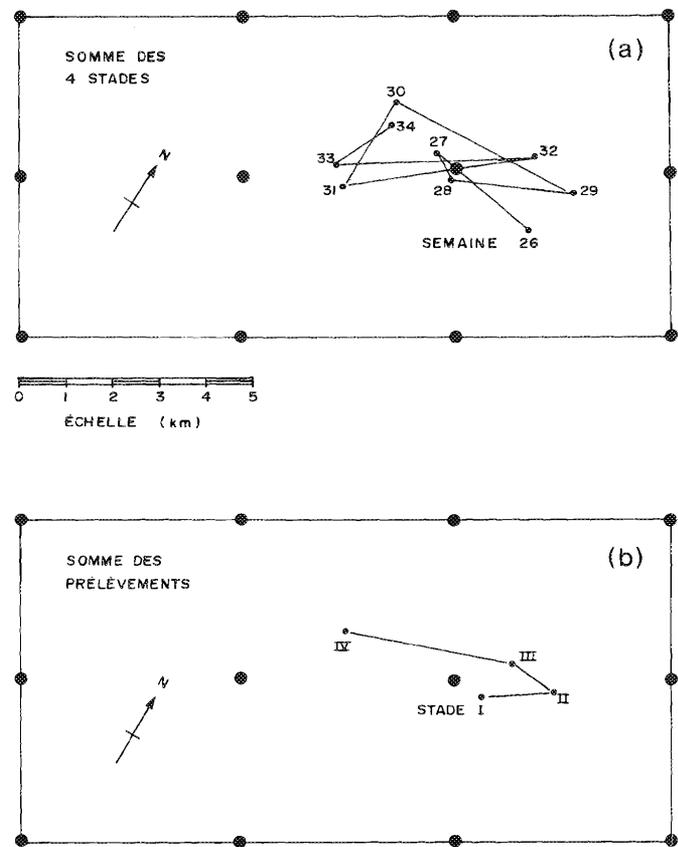


FIG. 5. (a) Déplacements du centre de masse des concentrations des quatre stades larvaires de homard groupés pour chaque semaine à l'intérieur de la baie de Plaisance en 1980. Pour l'ensemble des larves groupées, le centre de masse se déplace graduellement vers le fond de la baie en décrivant de larges boucles. (b) Déplacement du centre de masse de concentrations de chacun des stades larvaires à l'intérieur de la baie de Plaisance en 1980. Pour l'ensemble des prélèvements hebdomadaires, le centre de masse de chacun des stades est de plus en plus éloigné de l'entrée de la baie, le stade IV étant nettement séparé des trois premiers stades. La grille de 3 sur 4 points superposée au diagramme correspond aux 12 stations de la baie de Plaisance.

L'échantillonnage de ces stations à la 33^e sem, après les pics d'abondance pour les trois premiers stades, montre des valeurs de densité comparables pour le stade IV seulement.

Dans les stations des lagunes de Grande-Entrée et de Havre-aux-Maisons, les larves de stades I, II et III étaient absentes dans les échantillons pris au cours des 31^e et 32^e sem. L'abondance du quatrième stade au cours de ces 2 sem était de 0,13 et $1,06 \times 10^3$ ind. $\cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{m}^{-1}$, toujours inférieure à celle observée dans les stations côtières adjacentes ($4,46$ et $2,50 \times 10^3$ ind. $\cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{m}^{-1}$, respectivement).

Dispersion des larves dans la baie de Plaisance (sud-ouest)

L'échantillonnage hebdomadaire dans la baie de Plaisance permet de suivre les variations de la répartition des quatre stades. Les déplacements hebdomadaires du centre de masse de l'abondance totale des quatre stades (fig. 5a) forment des boucles alternant entre l'entrée et le centre de la baie. Cependant, le tracé du déplacement des centres de masse de chacun des stades (fig. 5b), pour l'ensemble des prélèvements hebdomadaires, montre que les trois premiers stades se concentrent surtout à l'entrée de la baie, tandis que le stade IV a son centre

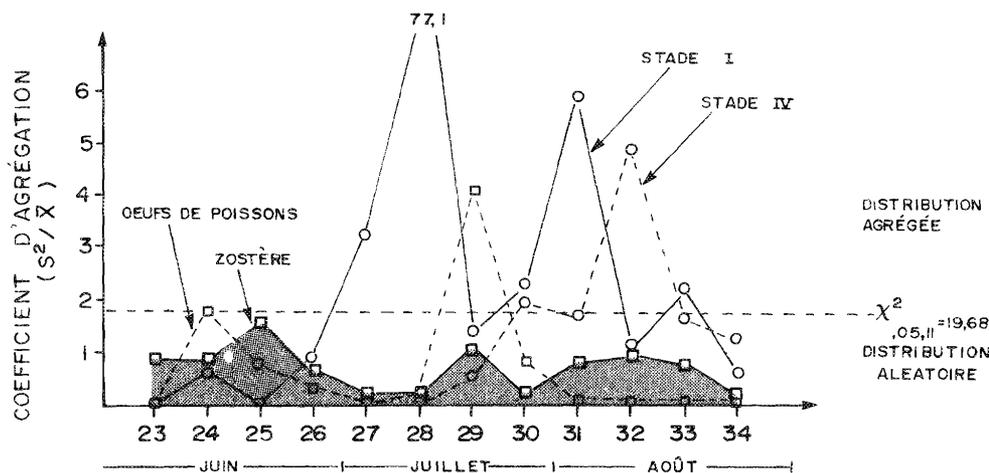


FIG. 6. Évolution saisonnière du coefficient d'agrégation (rapport variance/moyenne) des larves de stades I et IV, des débris de zostère et des oeufs de poissons prélevés simultanément à 12 stations dans la baie de Plaisance en 1980. La répartition des débris de zostère, qui est toujours non significativement différente d'une répartition au hasard, a été ombrée. La ligne pointillée sépare les éléments ayant une répartition aléatoire de ceux dont la répartition est agrégée d'après la valeur seuil du khi-carré. Les larves de stade I sont réparties de façon beaucoup plus irrégulière que les larves de stade IV et les oeufs de poisson.

TABLEAU 1. Corrélations paramétriques de Pearson (r , triangle supérieur) et corrélations partielles (triangle inférieur) entre la densité de larves de stade IV, la distance à la côte et la distance aux fonds rocheux. Les corrélations partielles montrent la relation entre chaque paire de variables après en avoir extrait l'influence de la troisième. Par exemple, la corrélation marginale entre la densité de larves et la distance à la côte ($-0,4518$, $p = 0,070$) disparaît totalement lorsqu'on en extrait l'influence de la distance aux fonds rocheux ($-0,0347$, $p = 0,460$); $p =$ niveau de probabilité de la corrélation. *Probabilité significative; **probabilité hautement significative.

| | Corrélations de Pearson (r) | | |
|----------------------------|---------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| | Larves de stade IV | Distance à la côte | Distance aux fonds rocheux |
| Larves de stade IV | 1 | $-0,4518$ $p = 0,070$ | $-0,6675$ $p = 0,009^{**}$ |
| Distance à la côte | $-0,0347$ $p = 0,460$ | 1 | $+0,6473$ $p = 0,011^{*}$ |
| Distance aux fonds rocheux | $-0,5516$ $p = 0,039^{*}$ | $+0,5205$ $p = 0,050^{*}$ | 1 |
| | Corrélations partielles | | |

de masse beaucoup plus loin vers l'intérieur. L'examen du déplacement hebdomadaire du centre de masse de chacun des stades pris individuellement indique que les déplacements des stades I, II et III s'effectuent dans la même direction, alors qu'on observe des divergences pour le stade IV.

Pour comprendre davantage la dispersion des différents stades larvaires, on a calculé leur coefficient d'agrégation (Elliott 1977) au cours de la saison. L'évolution saisonnière de ce coefficient (fig. 6) montre que les larves de stade I sont très fortement agrégées, les valeurs du rapport variance-moyenne atteignant 77,1, tandis qu'il ne dépasse pas 4,8 pour le stade IV. Les tracés parallèles du coefficient d'agrégation de deux types de matériaux inertes récoltés simultanément, les débris de zostère (*Zostera marina*) et les oeufs de poissons font état d'une

répartition beaucoup plus uniforme, s'approchant d'une répartition aléatoire (rapport variance-moyenne égal à 1) dans le cas de la zostère (fig. 6, partie ombrée). Pour $n - 1 = 11$ degrés de liberté, toutes les valeurs du rapport variance-moyenne égales ou supérieures à 1,8 sont associées à une valeur de khi-carré ($\chi^2 = (S^2/\bar{X})(n - 1)$) suffisamment élevée pour rejeter l'hypothèse d'une répartition aléatoire (fig. 6, ligne horizontale).

Il existe une forte corrélation négative ($r = -0,6675$, $p = 0,009$) entre la densité totale de larves de stade IV et la distance aux fonds rocheux où la métamorphose benthique s'effectue, tandis qu'il n'y a qu'une relation marginale entre la densité de larves de stade IV et la distance à la côte la plus proche ($r = -0,4518$, $p = 0,070$) (tableau 1, triangle supérieur). Les larves semblent donc se diriger vers les fonds rocheux qui leur sont favorables, et non vers n'importe quelle côte. Ceci est vérifié par la persistance de la corrélation entre la densité de larves et la distance aux fonds rocheux lorsqu'on enlève l'influence de la distance à la côte. Par contre, toute relation entre la densité des larves et la distance à la côte disparaît lorsque l'effet de la distance aux fonds rocheux est éliminé (tableau 1, triangle inférieur). Le modèle causal expliquant le mieux la relation entre ces trois variables serait donc du type suivant :

Distance à la côte \leftrightarrow Distance aux fonds rocheux \rightarrow Densité de larves de stade IV

Pour déterminer si un gradient physique quelconque peut être utilisé pour l'orientation des mouvements des larves vers les fonds rocheux, nous avons calculé la corrélation entre la transparence, la température et la quantité de débris de zostère avec la distance aux fonds rocheux. Aucune relation significative n'a été obtenue pour chacun de ces trois facteurs physiques et la distance aux fonds rocheux, quoiqu'il existe un gradient positif de transparence avec la distance à la côte ($r = 0,6031$, $p = 0,024$). Ceci indique que, bien que les eaux deviennent moins transparentes à l'approche du littoral, le gradient de turbidité est d'une faible utilité pour guider les larves spéci-

TABLEAU 2. Comparaison des valeurs de production et de survie larvaires observées à différents endroits aux îles de la Madeleine et dans le golfe du Saint-Laurent. Les valeurs de production provenant des études de Scarratt (1964, 1973) et de Harding *et al.* (1982) ont été modifiées pour correspondre à un seul type d'unité (nombre de larves $\times 10^3 \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{m}^{-1}$). La production du stade IV $\frac{1}{2}$ est calculée d'après une estimation de la durée de vie planctonique égale à la moitié de la durée totale du stade IV (Scarratt 1973). En comparaison avec les travaux antérieurs, les valeurs en % de survie enregistrées aux îles de la Madeleine sont très basses au nord-est et au sud-est et exceptionnellement élevées dans la baie de Plaisance.

| Année | 1978 | | 1980 | 1949-1961 | 1962-1963 | | 1978 |
|----------------------------|--|---------|-------------|------------------------------|------------------------------|---|--------|
| | Îles de la Madeleine | | | Baie de Plaisance | Détroit de Northumberland | Baie Saint-Georges | |
| Site | Nord-est | Sud-est | | | | | |
| Référence | Cette étude modifiée d'après Anonyme (1978a) | | Cette étude | Scarratt ^a (1964) | Scarratt ^b (1973) | Harding <i>et al.</i> ^c (1982) | |
| Production | | | | | | | |
| Stade I | 103,2 | 280,1 | 18,2 | 367,4 | 149,9 | 338,1 | 407,8 |
| II | 7,8 | 10,9 | 13,9 | 54,1 | 11,4 | 27,3 | 132,2 |
| III | 0,6 | 1,2 | 5,8 | 13,3 | 2,4 | 4,3 | 35,6 |
| IV | — | — | — | 4,1 | — | — | — |
| IV $\frac{1}{2}$ | 0,2 | 1,4 | 5,8 | — | 0,2 | 0,5 | 10,0 |
| Nombre des stations | 1-9 | 1-9 | 12 | 23 | 15 | 15 | 13 |
| Durée (nombre de semaines) | 11 | 11 | 12 | ≈18 | ≈18 | ≈18 | 14 |
| Survie I-IV $\frac{1}{2}$ | 0,2 % | 0,5 % | 31,9 % | 1,12 % (0,17-2,49 %) | 0,11 % | 0,13 % | 2,45 % |

^aValeur moyenne pour 13 années transformée par unité de km^2 à partir d'une estimation du volume filtré par trait de $2\,058\text{ m}^3 = 0,60\text{ m} \times 3\,430\text{ m}^2$.

^bValeur annuelle transformée par unité de $(\text{km}^2 \times \text{m})$ à partir d'une estimation du volume filtré par trait de $2\,058\text{ m}^3$.

^cValeur totale de production transformée en nombre $\times 10^3$ unités de km^2 à partir d'une estimation de la surface de la baie égale à 900 km^2 .

fiquement vers les fonds rocheux favorables, qui ne représentent qu'une faible proportion de la superficie côtière totale.

Production et survie

Les valeurs de production du stade I sont beaucoup plus élevées au nord-est et au sud-est que dans la baie de Plaisance (tableau 2). Il est à noter que les valeurs calculées pour 1978 sous-estiment principalement la production des premiers stades, en raison d'une interruption de l'échantillonnage pendant 10 jours. Cependant, la production des stades III et IV diminue de façon draconienne dans les deux premières régions tandis qu'elle reste relativement élevée dans la baie de Plaisance. La différence est la plus marquée au niveau du stade IV, qui est récolté en plus grande abondance dans la baie de Plaisance.

La comparaison de ces valeurs avec celles obtenues dans des études antérieures dans le golfe du Saint-Laurent montre que, bien que la production observée en 1978 au nord-est et au sud-est soit comparable aux autres régions, les valeurs de survie sont très faibles (tableau 2). D'autre part, la production dans la baie de Plaisance est très faible mais la survie y est exceptionnellement élevée (31,9 %) par comparaison avec les maxima observés dans d'autres régions (2,45 %).

Répartition verticale des larves

Le tracé des variations de concentration des larves de chaque stade capturées aux différentes heures du jour (fig. 7) montre que les plus fortes proportions de stade I en surface surviennent de 15 h à 18 h et de 3 h à 6 h, soit en fin de journée et à l'aube.

Par contre, plus de la moitié des larves de stade I se trouve à plus de 0,8 m de profondeur entre 9 h et 15 h et entre 21 h et 24 h, soit durant les périodes de forte luminosité et durant la nuit. Les fluctuations de la répartition verticale du stade I suggèrent de plus que ces migrations verticales semi-diurnes sont restreintes aux 2,5 m supérieurs, puisque seul un faible nombre de larves a été prélevé dans la couche la plus profonde échantillonnée, de 2,4 à 2,9 m.

Les stades subséquents montrent de moins en moins de variation de répartition verticale, les individus ayant tendance à se concentrer à la surface en tout temps, sauf pour les périodes de 12 h à 15 h et de 21 h à 24 h, où l'on observe une légère migration en profondeur.

Ces données nous permettent d'évaluer le facteur de correction nécessaire pour calculer les densités réelles dans toute la colonne d'eau échantillonnée (de 0 à 2,4 m) en calculant la proportion de larves de chaque stade présentes aux différentes profondeurs selon deux groupes d'intensité lumineuse ambiante (fig. 8). Le regroupement des intensités lumineuses a été restreint aux périodes correspondant au plein jour (valeurs $> 13\text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$) ou aux faibles intensités lumineuses (valeurs $< 13\text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$), en raison du petit nombre de larves et de prélèvements au cours de certaines périodes.

Aux intensités lumineuses inférieures à $13\text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$, seulement 34 % des larves de stade I sont à plus de 0,8 m de profondeur, et cette proportion diminue à mesure que le développement avance. Aux intensités lumineuses supérieures à $13\text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$, les larves de tous les stades semblent se répartir en profondeur (1-12 m), avec 73, 43, 41 et 22 % des larves de stade I, II, III et IV respectivement à plus de 0,8 m. Il semble

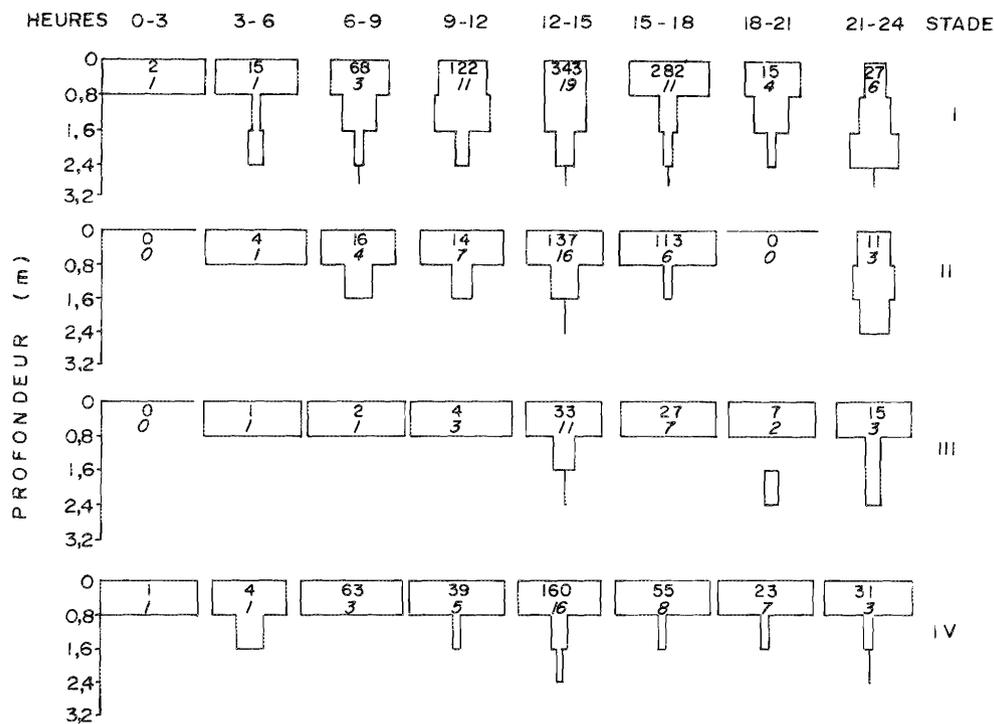


FIG. 7. Répartition verticale (de la surface à 2,9 m) des quatre stades larvaires selon l'heure d'échantillonnage, pour tous les traits de filets effectués en été 1981. Pour chaque profil vertical, le nombre de larves récoltées et le nombre de traits de filets dans lesquels les larves ont été prélevées (chiffres en italique) ont été indiqués. Les larves de stade I effectuent des migrations verticales nettes, nageant vers la surface à l'aube et au crépuscule. Avec l'âge, les larves sont de plus en plus concentrées près de la surface.

cependant que l'échantillonnage de la couche de surface sous-estime de moins en moins la densité à mesure que le stade larvaire progresse, avec la meilleure efficacité en faible intensité lumineuse.

Discussion

Le bilan des entrées (naissance et immigration) et des sorties (mortalité et exportation) des larves dans un secteur donné permet d'évaluer leur taux de disparition. Par ailleurs, la différence entre l'immigration et l'exportation permet d'évaluer la rétention. Si l'on considère que le taux de mortalité des larves est le même pour les différents secteurs, le taux de « survie » tel que mesuré permet d'évaluer la rétention. Selon cette hypothèse, l'intégration du schéma de répartition spatio-temporelle autour des îles de la Madeleine suggère que la rétention des larves est de plus en plus prononcée en passant par les secteurs nord-est, sud-est et sud-ouest (baie de Plaisance). Cette hypothèse est confirmée par la configuration de la circulation des eaux de surface obtenue par le mouillage de courantomètres à l'été 1985.

Secteurs de production d'oeufs et de larves

Les aires principales de production d'oeufs sont localisées à Grosse Île (nord-est) et à La Cormorandière (sud-est) (Attard et Fradette 1985). Ces zones correspondent aussi aux secteurs de plus forte production du premier stade larvaire (tableau 2), dont les pics d'abondance sont d'ailleurs légèrement décalés dans le temps. Les larves produites sur la face nord-est sont plus exportées que celles des autres secteurs, ce qui se reflète dans la

très faible abondance des stades III et IV dans cette région (fig. 4). Sur la face sud-est, les larves produites localement s'ajoutent à celles transportées depuis la face nord, mais tout comme dans la région nord-est, le transport plus loin vers le sud contribue à réduire la densité des stades avancés. Ce transport s'exprime aussi par la plus longue durée de la période d'abondance de larves de stade I au sud-est (fig. 4).

Par contre, la baie de Plaisance contribue faiblement à la production d'oeufs, peut-être en raison de la faible superficie de fonds rocheux (Dubé 1984) et de la prédominance des pré-recrues (Bergeron 1967) dans cette région. Malgré sa faible contribution au niveau de la production d'oeufs, cette région apparaît comme une zone importante de dépôt de larves passant de la phase planctonique à la phase benthique.

Le développement précoce des oeufs des femelles de la baie de Plaisance, lié aux températures de fond plus élevées (Templeman 1936), pourrait expliquer l'apparition précoce, en faible densité toutefois, de larves de stades I dès la mi-juin (24^e sem) dans la baie (Hudon et Fradette 1985). Si on la compare aux valeurs des autres régions, la production locale de larves de stade I dans la baie de Plaisance est faible. L'apport de larves de l'extérieur explique donc les valeurs très élevées du « survie » (tableau 2). L'exportation des larves d'une région à l'autre serait donc la cause des différences extrêmes observées entre les valeurs de « survie » pour chacune des régions.

Les fluctuations d'abondance estivales du stade I dans la baie de Plaisance (fig. 4) montrent de plus deux pics d'abondance, le plus important ayant lieu à la mi-juillet (29^e sem), suivi d'un pic secondaire 3 sem plus tard. Ces deux pics semblent se reproduire un peu plus tard dans la saison pour les stades II, III et IV et pourraient correspondre aux deux périodes d'éclosion

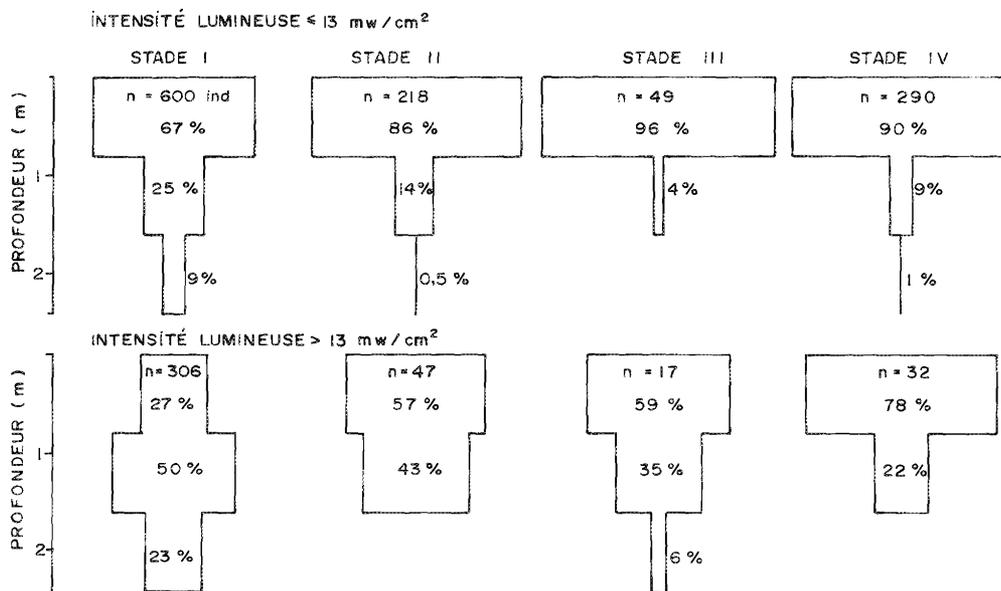


FIG. 8. Répartition verticale (de la surface à 2,4 m) des quatre stades larvaires selon l'intensité lumineuse mesurée lors de l'échantillonnage de l'été 1981. Pour chaque profil vertical, le nombre total de larves (n) et le pourcentage dans chaque intervalle de 0,8 m ont été indiqués. L'échantillonnage de surface sous-estime de moins en moins la densité à mesure que le stade larvaire avance, avec la meilleure efficacité à faible intensité lumineuse.

des oeufs rapportées par Attard et Fradette (1985). La présence de deux modes dans le développement des oeufs, se reflétant également au niveau de l'émergence des larves, suggère la présence de deux cohortes. Des travaux présentement en cours (Attard et Hudon, en préparation) examinent l'importance de ce phénomène de manière plus systématique.

Stations périphériques et lagunaires

La validité du modèle de transport horizontal des larves est corroborée par les résultats provenant de l'échantillonnage des stations lagunaires et périphériques en 1980. L'abondance des stades I et II aux stations de l'île Shag suggère en effet un transport de jeunes larves vers le sud, où elles atteignent le stade IV. Dans le cas des stations de l'île d'Entrée, le schéma d'abondance pourrait être expliqué par l'effet conjugué de la production locale de larves et de l'apport de larves provenant soit de la baie de Plaisance, soit de la face nord-ouest de l'archipel. Bien que de bonnes concentrations de femelles ovigères aient été observées aux abords de l'île d'Entrée (Hudon, données inédites), le petit nombre de prélèvements empêche de tirer des conclusions plus précises quant à l'origine de ces larves. Cependant, les courants enregistrés au large de Millerand en 1985 indiquent que les larves de stade I produites au sud de l'île d'Entrée peuvent contribuer au recrutement de l'une ou de l'autre face des îles, selon la direction du courant prévalant lors de l'éclosion. Par exemple, un larve éclosé durant la 34^e sem serait restée du côté sud-est, tandis qu'elle aurait été transportée vers la face nord-ouest une semaine plus tard. Cette configuration de courants assure le mélange des populations de homards des deux faces des îles à l'étape du développement larvaire tout en permettant la rétention des larves dans les eaux côtières, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle les îles de la Madeleine constituent une cellule de recrutement indépendante (Dadswell 1979).

Dans les lagunes, l'absence de larves des stades I, II, III,

mais la présence du stade IV est conforme aux résultats de Munro et Therriault (1983), montrant la quasi-absence de femelles ovigères à l'intérieur des lagunes, ce qui suggère que les larves y sont principalement transportées par les courants.

Distribution horizontale dans la baie de Plaisance

D'après les résultats précédents, le mouvement des eaux autour des îles de la Madeleine suffirait à expliquer le schéma général de distribution des larves et permettrait de comparer la contribution relative des différentes régions à la production totale. Cependant, l'examen des variations spatio-temporelles à l'intérieur d'une même région permet d'évaluer l'importance respective des différents mécanismes pouvant affecter la répartition des larves. Outre les courants, le comportement des larves pourrait intervenir dans le schéma de distribution à échelle fine, soit par des mouvements natatoires horizontaux actifs ou par la migration verticale dans des masses d'eau superposées (Caddy 1979).

Dans la baie de Plaisance, le schéma de dispersion hebdomadaire du centre de masse des quatre stades larvaires (fig. 5a) forme de larges boucles, suggérant que la dérive se fait sans direction nette. Par contre, la figure 5b montre que les trois premiers stades larvaires sont concentrés à l'entrée de la baie, alors que le dernier stade est distribué plutôt vers le fond de la baie. Ce schéma peut être explicable, au moins en partie, par l'effet de dilution des masses d'eau transportées du sud-est à mesure qu'elles se mélangent à l'eau de la baie. La dilution progressive expliquerait la dispersion de plus en plus grande des individus des stades plus avancés (fig. 6).

En raison de la faible profondeur dans la baie de Plaisance (profondeur maximale de 12 m au centre), les vents contribuent fortement aux variations des courants de surface et influent sur le mélange vertical des eaux. Par ailleurs, la répartition des particules inertes (zostère et oeufs de poissons, fig. 6), entraînées au gré des courants de surface, semble relativement

homogène en dépit de l'effet de concentration dû aux sources locales de ces matériaux. Il est à noter que les pics d'agrégation de ces différents matériaux ainsi que des larves de stades I et IV ne sont pas simultanés, ce qui suggère que leur répartition respective n'est pas régie par les mêmes phénomènes. Aucune relation n'a cependant été observée entre l'abondance relative des débris de zostère et la densité de larves à chaque station, tel que l'avaient supposé Harding *et al.* (1982). Toutefois, considérant que la concentration de larves dans les cellules de Langmuir est un phénomène observable à une échelle plus fine (de l'ordre du mètre) que celle de notre échantillonnage, cette possibilité ne peut être écartée définitivement.

La capacité natatoire accrue des individus de stade IV par rapport aux autres stades peut être invoquée comme facteur supplémentaire pour expliquer leur plus grande dispersion. Cependant, bien que les larves plus âgées aient une meilleure capacité natatoire, ce facteur ne peut être le seul responsable du schéma observé et agit sans doute en conjugaison avec les facteurs précédents.

Malgré l'absence d'un mécanisme évident pour expliquer les mouvements horizontaux des larves, il existe cependant une relation significative entre la proximité des larves de stade IV et les fonds rocheux sur lesquels le dépôt benthique a lieu. L'orientation des larves vers ces fonds ne semble pas reposer sur un gradient de température, de turbidité ou d'abondance de débris. Le gradient plus général d'augmentation de turbidité à l'approche de la côte pourrait avoir un effet positif indirect, en diminuant la visibilité des larves pour les prédateurs lors de leurs plongées pour explorer le fond.

Distribution verticale

En raison de la faible densité des larves de homard, la plupart des efforts d'échantillonnage se sont concentrés sur la couche de surface, allant jusqu'à environ 1 m de profondeur au maximum (Scarratt 1973; Harding *et al.* 1982). Ces travaux montrent que les larves des stades I et II se concentrent dans les 30 cm supérieurs, quoique la faible représentation des larves de stades III et IV ait empêché les autres chercheurs d'établir avec certitude leur répartition verticale. D'après nos résultats, les premiers stades exécutent des migrations verticales plus prononcées et sont, par conséquent, les plus susceptibles d'être sous-estimés par un échantillonnage restreint à la couche de surface. Ainsi, la production larvaire pour les années 1978 et 1980, corrigée en fonction de l'intensité lumineuse et de la répartition verticale au moment de la capture (telle que calculée à la figure 8), produirait des valeurs de survie de 0,8 % (nord-est, 1978), de 1,0 % (sud-est, 1978) et de 59,3 % (baie de Plaisance, 1980). La correction des valeurs de production en fonction de la répartition verticale vient donc accroître la différence de survie entre les régions en augmentant la production de larves de stade I au nord-est et au sud-est.

Nos résultats montrent de plus que les larves de stade I effectuent deux migrations par jour, remontant vers la surface à l'aube et à la fin de l'après-midi, ce qui suggère une attraction vers la surface en conditions de lumière diffuse, et une distribution plus en profondeur en conditions de lumière intense. Ceci concorde tout à fait avec les hypothèses de Templeman et Tibbo (1945) et les observations de Ennis (1975) en laboratoire quant à l'importance de l'intensité lumineuse pour les larves. De plus, nos résultats indiquent que l'attraction vers la surface pourrait être déclenchée par les changements rapides d'intensité lumineuse plutôt que par une intensité donnée.

Si, comme le suppose Caddy (1979), la migration verticale joue un rôle dans le déplacement horizontal des larves, le centre de masse du stade I, étant le seul groupe effectuant des migrations verticales appréciables, devrait être différent de celui des autres stades. Or, seul le stade IV a son centre de masse à l'intérieur de la baie, tandis que celui des trois premiers stades est à l'entrée de la baie. En conjuguant ces résultats à nos connaissances de la migration verticale, il semble que les migrations verticales jouent plutôt un rôle indirect dans la dispersion, en ralentissant la dilution des nuages de larves de stade I qui descendent périodiquement sous la couche de surface, où l'effet des courants induits par le vent est atténué. À mesure que le temps de résidence dans la couche de surface augmente, l'effet de dilution des courants de surface deviendrait progressivement plus prononcé, avec une augmentation marquée pour le stade IV, qui reste constamment à la surface. Au cours du quatrième stade larvaire, la larve exécute des plongées vers le fond pour trouver un substrat rocheux favorable à son existence benthique (Bertran *et al.* 1985), ayant la capacité de retarder sa métamorphose au stade V lorsque le substrat n'est pas adéquat (Cobb 1968). Le déplacement marqué du centre de masse des larves de stades IV vers le fond de la baie, où se trouvent plusieurs fonds rocheux propices à la vie benthique, suggère que les larves peuvent s'orienter dans l'espace, peut-être en détectant chimiquement la présence d'individus de leur espèce ou de certaines composantes de la communauté benthique des fonds rocheux. Ces facultés ont été démontrées pour les larves de nombreuses espèces d'invertébrés marins (Chia et Rice 1978) et expliqueraient la grande sélectivité des larves de homard à l'égard de leur site de dépôt benthique.

Remerciements

Les auteurs remercient la Direction générale des pêches maritimes du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec, pour la transmission des données brutes de l'étude de Anonyme (1978a). L'échantillonnage a été fait grâce aux bateaux de Martin et Yvon Turbide et de Léonard Vigneault. Nous remercions Marie Côté, Carole Cyr, Lucie Bossé, Jean-Maurice Coutu, Serge Hébert, Paul Robichaud et Guy Saint-Laurent pour l'aide technique qu'ils ont apportée à la récolte et à l'analyse des échantillons. Jean Munro, du Centre de recherche sur l'écologie des pêches, a aidé à la planification de l'échantillonnage. Le support de Lucie D'Amour, de François Hazel et de Paul Boudreau de la Direction de la recherche sur les pêches, de Paul Bellemare et de Denys Hains du Service hydrographique ainsi que de Pierre Larouche et de Sylvain Cantin des Sciences et levés océaniques de Pêches et Océans nous a permis d'accomplir les relevés courantométriques. Nous remercions Marie-Josée Fortin et Alain Vaudor pour l'aide qu'ils ont apportée à l'analyse statistique des données spatiales. Lionel Corriveau a dessiné les figures. Les commentaires du D^r D. Scarratt, ainsi que d'un lecteur anonyme, ont été très appréciés.

Références

- ANONYME. 1978a. Larves de homards. Aménagement portuaire Leslie, îles de la Madeleine, étude d'impact sur l'écosystème marin. Dossier d'étude D soumis au ministère des Transports, gouvernement du Québec.
- 1978b. Dériveurs de surface. Aménagement portuaire Leslie, îles de la Madeleine, étude d'impact sur l'écosystème marin. Dossier d'étude G soumis au ministère des Transports, gouvernement du Québec.
- ATTARD, J. ET P. FRADETTE. 1985. Développement des oeufs et fécondité des femelles de homard (*Homarus americanus*) aux îles de la Madeleine, Québec. Doc. Rec. CSCPCA 85/15.

- AXELSEN, F. ET P. DUBÉ. 1978. Étude comparative du homard (*Homarus americanus* Milne-Edwards) des différentes régions de pêche des îles de la Madeleine. Ministère de l'Industrie et du Commerce. Dir. gén. pêches marit. Cahier d'information 86 : 49 p.
- BERGERON, J. 1967. Contribution à la biologie du homard (*Homarus americanus* M.-Edw.) des îles de la Madeleine. Nat. can. 94 : 169-207.
- BERTRAN, R., J.-Y. GAUTHIER ET J. LOREC. 1985. Variations de la phase pélagique des post-larves de homard européen, *Homarus gammarus*, en fonction de la nature du fond. ICES, C.M. 1985/K : 22.
- BLACKFORD, B. L. 1978. Wind-driven inertial currents in the Magdalen shallows, Gulf of St. Lawrence. J. Phys. Oceanogr. 8 : 653-664.
- BUMPUS, D. F. ET L. M. LAUZIER. 1965. Surface circulation on the Continental Shelf off eastern North America between Newfoundland and Florida. Folio 7. Dans W. Webster [éd.] Serial atlas of the marine environment. Am. Geogr. Soc., New York, NY.
- CADDY, J. F. 1979. The influence of variations in the seasonal temperature regime on survival of larval stages of the american lobster (*Homarus americanus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 175 : 204-216.
- CHIA, F. S. ET M. E. RICE [ÉD.]. 1978. Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Elsevier, New York, NY. 290 p.
- CLIFF, A. D. ET J. K. ORD. 1981. Spatial processes : models and applications. Pion Ltd., Londres. 266 p.
- COBB, J. S. 1968. Delay of moult by the larvae of *Homarus americanus*. Ecology 52 : 108-115.
- DADSWELL, M. H. 1979. A review of the decline in lobster (*Homarus americanus*) landings in Chedabucto Bay between 1956 and 1977 with an hypothesis for a possible effect by the Canso Causeway on the recruitment mechanism of eastern Nova Scotia lobster stocks. Can. Fish. Mar. Serv. Tech. Rep. Ser. 834 (Part 3) : 113-144.
- DOBSON, D. ET B. PETRIE. 1984. Long-term temperature monitoring program 1983, Scotia-Fundy, Gulf regions. Can. Data Rep. Hydrogr. Ocean Sci. 22 : 406 p.
- DUBÉ, P. 1984. Analyse des déplacements du homard (*Homarus americanus*) sur les côtes des îles de la Madeleine, à partir des données de marquage et de recapture, de 1978 à 1982. Doc. Rec. CSCPCA 84/57.
- DUBÉ, P. ET P. GRONDIN. 1985. Maturité sexuelle du homard (*Homarus americanus*) femelle aux îles de la Madeleine. Doc. Rec. CSCPCA 85/85.
- ELLIOTT, J. M. 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 25 : 157 p.
- EL-SABH, M. I. 1976. Surface circulation pattern in the Gulf of St. Lawrence. J. Fish. Res. Board Can. 33 : 124-138.
- ENNIS, G. P. 1975. Behavioral responses to changes in hydrostatic pressure and light during larval development of the lobster (*Homarus americanus*). J. Fish. Res. Board Can. 32 : 271-281.
1983. The effect of wind direction on the abundance and distribution of decapod crustacean larvae in a Newfoundland nearshore area. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1138 : 19 p.
- FOGARTY, M. J. [ÉD.]. 1983. Distribution and relative abundance of american lobster, *Homarus americanus*, larvae : New England investigations during 1974-79. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-775. 64 p.
- HADLEY, P. B. 1908. The behavior of the larval and adolescent stages of the american lobster (*Homarus americanus*). J. Comp. Neurol. Psychol. 18 : 200-301.
- HARDING, G. C., W. P. VASS ET K. DRINKWATER. 1982. Aspects of larval american lobster (*Homarus americanus*) ecology in St. Georges Bay, Nova Scotia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1117-1129.
- HUDON, C. ET P. FRADETTE. 1985. Variation spatio-temporelle des larves de homard (*Homarus americanus*) des îles de la Madeleine, Québec. Doc. Rec. CSCPCA 85/23.
- LAMOUREUX, P., P. DUBÉ, P.-E. LAFLEUR ET J. FRÉCHETTE. 1983. Problématique de l'échantillonnage du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) et du homard (*Homarus americanus*) et analyse du système d'échantillonnage au Québec. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 66 : 279-290.
- LAUZIER, L. M. 1952. Effect of storms on the water conditions in the Magdalen shallows. J. Fish. Res. Board Can. 8 : 332-339.
1957. Bottom temperatures on the Magdalen shallows. Bull. Fish. Res. Board Can. 111 : 269-285.
- LAUZIER, L. M., R. W. TRITES ET H. B. HACHEY. 1957. Some features of the surface layer of the Gulf of St. Lawrence. Bull. Fish. Res. Board Can. 111 : 195-212.
- MUNRO, J. ET J.-C. THERRIAULT. 1983. Migrations saisonnières du homard (*Homarus americanus*) entre la côte et les lagunes des îles de la Madeleine. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 : 905-918.
- OUELLET, Y. 1977. Notes sur l'influence du transport littoral sur la construction d'un port pour minéraliers aux îles de la Madeleine. Rapport préliminaire GCT-77-01, soumis au ministère des Transports, gouvernement du Québec.
- PINGREE, R. D. ET D. K. GRIFFITHS. 1980. A numerical model of the M2 tide in the Gulf of St. Lawrence. Oceanol. Acta 3 : 221-225.
- POTTLE, R. A. ET R. W. ELNER. 1982. Substrate preference behavior of juvenile american lobster *Homarus americanus*, in gravel and silt clay sediments. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 928-932.
- SANSCHAGRIN, R. 1964. Les îles de la Madeleine. Rapport géologique 106. Ministère des richesses naturelles, Québec. 59 p.
- SCARRATT, D. J. 1964. Abundance and distribution of lobster larvae (*Homarus americanus*) in Northumberland Strait. J. Fish. Res. Board Can. 30 : 1819-1824.
1973. Abundance, survival, and vertical and diurnal distribution of lobster larvae in Northumberland Strait, 1962-63, and their relationships with commercial stocks. J. Fish. Res. Board Can. 30 : 1819-1824.
- SCARRATT, D. J. ET G. E. RAINE. 1967. Avoidance of low salinity by newly hatched lobster larvae. J. Fish. Res. Board Can. 24 : 1403-1406.
- SERVICE DE L'ENVIRONNEMENT ATMOSPHÉRIQUE. 1983. Normales climatiques au Canada. Tome 5. Environnement Canada, Ottawa (Ont.).
1984. Cartes de l'état des glaces. Centre de prévision des glaces, Environnement Canada, Ottawa (Ont.).
- SMITHSONIAN METEOROLOGICAL SERVICE. 1971. Tables. Smithsonian Institute, New York, NY.
- SOKAL, R. R. ET F. J. ROHLF. 1981. Biometry : The principle and practice of statistics in biological research. 2^e éd. W. H. Freeman and Co., San Francisco, CA. 859 p.
- STASKO, A. B. 1980. Lobster larval surveys in Canada. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 932 : 157-165.
- STASKO, A. B. ET D. J. GORDON. 1983. Distribution and relative abundance of lobster larvae off southwestern Nova-Scotia 1977-1978. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1175 : 23 p.
- TEMPLEMAN, W. 1936. The influence of temperature, salinity, light and food conditions on the survival and growth of the larvae of the lobster (*Homarus americanus*). J. Biol. Board Can. 2 : 485-497.
1937. Habits and distribution of larval lobsters (*Homarus americanus*). J. Biol. Board Can. 3 : 343-347.
1939. Investigations into the life history of the lobster (*Homarus americanus*) on the west coast of Newfoundland, 1938. Nfld. Dep. Nat. Res. Fish. Res. Bull. 7 : 52 p.
- TEMPLEMAN, W. ET S. N. TIBBO. 1945. Lobster investigations in Newfoundland 1938-1941. Nfld. Dep. Nat. Res. Fish. Res. Bull. 16 : 98 p.

Annexe. Le calcul du niveau de signification par permutations

Les tests par permutation requièrent beaucoup plus de calculs que les tests faisant référence aux distributions théoriques, quoiqu'ils présentent les avantages d'être toujours valides, qu'il y ait autocorrélation ou non. De plus, ils ne sont pas affectés par la petite taille des échantillons.

Les tests de permutation pour les corrélations suivent le principe général suivant. D'après H_0 , il n'existe aucune relation entre les variables, de telle sorte que n'importe quelle combinaison de valeurs des deux variables aurait pu être observée dans n'importe lequel des échantillons. La distribution d'échantillonnage de chaque terme statistique à déterminer (ici, r , le coefficient de corrélation) est obtenue en permutant au hasard les valeurs de l'une des variables entre les échantillons. Après chacune des permutations, le coefficient de corrélation était recalculé. Après avoir effectué un grand nombre de permutations (250 ou 1 000), on reconstituait la distribution de fréquence des valeurs obtenues par calcul pour la comparer à celle des valeurs réellement obtenues lors de l'échantillonnage. Si les valeurs extrêmes obtenues par permutations étaient moins fréquentes que dans l'échantillonnage, selon un niveau de signification pré-sélectionné, l'hypothèse nulle était rejetée et la corrélation était déclarée significative.