

Dynamique d'une population estuarienne de Diatomées planctoniques : effet de l'alternance des marées de morte-eau et de vive-eau

Diatomées planctoniques
Estuaire du Saint-Laurent
Séries temporelles
Marées
Ondes internes
Plankton Diatoms
Saint-Lawrence Estuary
Time series
Tides
Internal waves

P. E. Lafleur^a, L. Legendre, A. Cardinal
Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec, G1K 7P4, Canada.
^a Adresse actuelle : Department of Biology, McGill University, 1205, av. Dr-Penfield,
Montréal, Québec, H3A 1B1, Canada.

Reçu le 17/11/78, révisé le 13/3/79, accepté le 21/3/79.

RÉSUMÉ

Des échantillons de Diatomées planctoniques, accompagnés de mesures physiques, furent prélevés pendant 175 heures à une station fixe de l'estuaire moyen du Saint-Laurent; l'échantillonnage était réalisé à toutes les heures, à 1, 5 et 10 m de profondeur, en vue de constituer des séries temporelles de 14 cycles semi-diurnes de marées. La concentration des Diatomées planctoniques montre, à partir de la 80^e heure d'échantillonnage, une hausse sensible, tandis que la température et le degré de stabilité de la couche de surface diminuent de façon marquée. L'examen des conditions hydrographiques révèle que cette période coïncide avec le passage des marées de morte-eau aux marées de vive-eau. Par ailleurs, les autocorrélations calculées sur l'oscillation des paramètres physiques semblent révéler, particulièrement en marées de morte-eau, la présence d'une onde interne, probablement liée à la topographie particulière de cette région de l'estuaire. A court terme, les variations de la concentration des cellules sont généralement associées à celles des facteurs physiques et la structure de la population de Diatomées planctoniques demeure très stable pendant un cycle semi-diurne de marées. La composition en espèces des Diatomées ne change pas de façon notable au cours de la période d'échantillonnage; les populations échantillonnées en marées de morte-eau sont toutefois majoritairement constituées de taxons franchement marins, alors que les taxons dulcicoles sont présents en plus grande abondance en vive-eau. Le travail a mis en évidence l'impact écologique majeur du cycle bi-hebdomadaire des marées comme régulateur dynamique des gradients de populations de Diatomées, qui caractérisent l'estuaire moyen du Saint-Laurent. Dans cette région, l'alternance des marées de morte-eau et de vive-eau semble agir comme un oscillateur de basse fréquence dont les variations d'énergie, en étant transmises aux fréquences plus hautes de la variabilité estuarienne, ont un impact majeur sur les fluctuations à court terme des propriétés physiques et biologiques de l'écosystème.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 3, 307-315.

ABSTRACT

Dynamics of an estuarine population of plankton Diatoms:
effect of the alternation of neap and spring tides

In an attempt to investigate spatio-temporal estuarine variability, a multidisciplinary programme (ECOVARIATE) was designed. Within the framework of this programme, time series of Diatoms were taken at depths of 1, 5 and 10 m for 175 hours, with a sampling interval of 1 hour, at an anchor station located in the Middle Estuary of the Saint-Lawrence. Along with Diatoms, temperature was measured at the same three depths, for the entire 14 semi-diurnal tidal cycles. Furthermore, an index of

Contribution au programme du GIROQ (Groupe Interuniversitaire de Recherches Océanographiques du Québec).

stratification of the surface layer was computed from the temperature data: the difference between temperature at 1 m and temperature at 10 m was calculated and the result divided by 10, to give the index of stability. The results show that the mean concentrations of Diatoms increased after the 80th hour of sampling, for the three depths. At this time, temperature and vertical stability of the surface layer showed a marked decrease. Examination of the hydrographic conditions revealed that this period is marked by the transition between neap and spring tides. Autocorrelations calculated on low-pass filtered series of physical variables reflected the presence of a topographically-induced internal wave, during the neap tides. On the other hand, this phenomenon was not observed during the spring tide period, when the mean vertical gradients were less pronounced. Linear correlations between the concentrations of Diatoms and physical parameters revealed that short-term variations of cells generally followed fluctuations of the physical factors. While there were no marked qualitative changes in the species composition over the entire study period, there was a larger proportion of marine taxa during neap tides. With the onset of the spring tides, stronger advection towards the Lower Estuary was noticed, and there was an increase in the proportion of fresh-water taxa. This study has stressed the ecological significance of fortnightly tides, with regard to the dynamic control of the gradients observed in the Diatom populations. In the Middle Estuary of the Saint-Lawrence, the alternating neap tides and spring tides act as a low frequency oscillator: the energy fluctuations thus generated are transmitted to higher frequencies of the estuarine variability, and they play a major role in the short-term fluctuations of the physical and biological properties of the ecosystem.

Oceanol. Acta, 2, 3, 307-315.

INTRODUCTION

Les organismes phytoplanctoniques présentent, dans leur distribution spatio-temporelle, une remarquable hétérogénéité. Plusieurs travaux ayant déjà porté sur les variations spatiales ou temporelles à grande échelle (par exemple, Margalef, 1962; Smayda, 1963; Lin, 1972), les chercheurs s'intéressent maintenant de plus en plus à la variabilité spatio-temporelle fine du phytoplancton, depuis que Bainbridge (1957) a mis en évidence le caractère surdispersé de la distribution de ces organismes. En vue de cerner ce phénomène, on a recouru à l'échantillonnage, sur une radiale ou en station fixe, de séries de données de chlorophylle à titre d'indice de la biomasse phytoplanctonique. Ce type de mesures fut effectué tant en milieu océanique (Fasham et Pugh, 1976) et côtier (Platt *et al.*, 1970; Platt, 1972; Denman, Platt, 1975; Denman, 1976; Lekan, Wilson, 1978; Demers *et al.*, sous presse) que lacustre (Powell *et al.*, 1975). Ces travaux ont notamment permis de mettre à jour des échelles spatiales caractéristiques, où s'exerce un contrôle physique ou biologique de la distribution des biomasses phytoplanctoniques. Il convient toutefois de mentionner qu'aucune de ces études n'a considéré ce problème sous l'angle de la composition spécifique du phytoplancton. Un premier effort en ce sens fut tenté par Fortier *et al.* (1978) dont le travail, réalisé à une station fixe pendant 13 heures dans l'estuaire du Saint-Laurent, a pu montrer que les taches de phytoplancton présentent dans cette région un diamètre de l'ordre de 750 m.

Force est cependant de constater qu'un très petit nombre de travaux ont traité à la fois de l'axe horizontal et vertical. Denman et Platt (1975), après avoir échantillonné les biomasses phytoplanctoniques à deux pro-

fondeurs, et Denman (1977), au moyen d'une analyse de la variabilité verticale de la chlorophylle, ont souligné l'incidence de la progression des ondes internes sur la variabilité spatiale d'une série de données recueillies à une seule profondeur. Venrick (1972) a, pour sa part, établi un lien entre la structure spatiale d'une population de Diatomées océaniques échantillonnée à trois profondeurs et la périodicité d'ondes internes se déplaçant le long de la thermocline. De tels résultats suggèrent fortement, si l'on se propose d'étudier la variabilité phytoplanctonique, de tenir compte des variations de la structure verticale du milieu. D'autres travaux ont également porté sur l'hétérogénéité verticale du phytoplancton (Hasle, 1950, 1954; Ragotzkie, Pomeroy, 1957; Wheeler, 1966; Manzi *et al.*, 1977), mais furent réalisés à plus petite échelle; de plus, aucun n'était basé sur de longues séries de données.

Dans l'estuaire du Saint-Laurent, le phénomène cyclique des marées sous-tend une forte variabilité spatio-temporelle qui exige l'utilisation d'une approche globale dans le but d'en cerner les principales caractéristiques, tant physiques que biologiques. C'est en fonction de cet objectif que fut mis sur pied par le GIROQ, en 1975, le programme ECOVARIATE (Étude contrôlée de la variabilité temporelle estuarienne). Le plan d'échantillonnage type couvre les diverses facettes de l'océanographie physique et biologique, depuis les courants jusqu'au zooplancton, et sa réalisation s'étend sur une période de 175 heures (14 cycles de marée semi-diurne). L'originalité de cette approche réside principalement dans la longueur des séries de données recueillies, qui permettent d'obtenir une image à plus long terme de la variabilité spatio-temporelle étudiée. Le présent travail s'inscrit dans cette optique et vise à étudier l'évolution

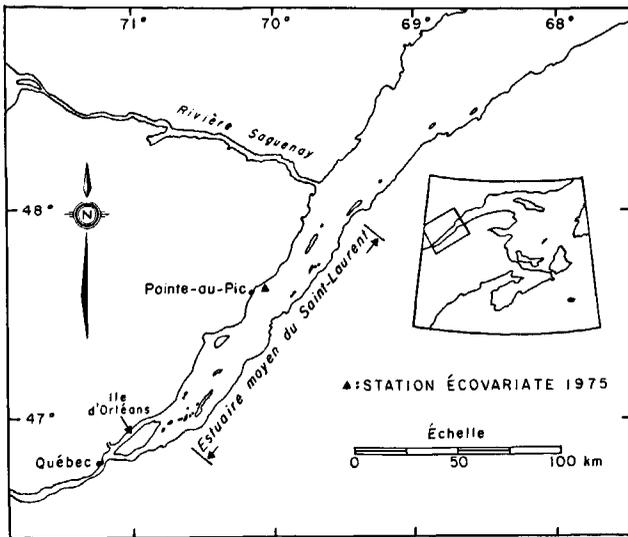


Figure 1
Carte de l'estuaire du Saint-Laurent localisant la station d'échantillonnage.

Area map of the Saint-Lawrence Estuary showing station location.

d'une population phytoplanctonique, à trois profondeurs, sur une période d'une semaine et à la comparer ensuite aux facteurs physiques du milieu, dans le but d'en saisir le patron de variabilité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire d'échantillonnage

L'échantillonnage fut réalisé dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent qui s'étend de l'Île d'Orléans, près de Québec, jusqu'à l'embouchure du Saguenay, sur une distance d'environ 150 km (fig. 1). Le côté sud de l'estuaire moyen est caractérisé par la présence d'un plateau peu profond alors que, du côté nord, une succession de bassins et de hauts fonds marque la région comprise entre le Saguenay et Pointe-au-Pic. Le secteur amont de l'estuaire moyen est, quant à lui, relativement peu profond. Les prélèvements furent effectués à une station fixe, située dans la partie centrale de l'estuaire moyen, non loin de Pointe-au-Pic (70°04'W, 47°39'N), dont la profondeur est de 50 m. Selon Neu (1970) et Cerceau (1974), l'estuaire moyen présenterait, du Saguenay jusqu'à l'Île aux Coudres, les caractéristiques d'un estuaire partiellement mélangé (selon la classification de Cameron et Pritchard, 1963) alors qu'en amont, on pourrait le qualifier de verticalement homogène. La région où fut réalisé l'échantillonnage satisfait l'hypothèse d'un mélange vertical partiel, car les résultats montrent un gradient vertical moyen de salinité d'environ 10‰₁₀₀ entre la surface et le fond.

Prélèvements et analyses

La collecte des données a été effectuée pendant une semaine, du 5 au 12 juillet 1975, à bord d'un navire ancré à la station ECOVARIATE-1975 (fig. 1). Des échantillons d'eau de 250 ml étaient prélevés à toutes les

heures, à 1, 5 et 10 m de profondeur, au moyen de pompes de type rotatif, ce qui représente un total de 525 récoltes. Chaque volume d'eau ainsi recueilli était immédiatement filtré sur Millipore SS (47 mm de diamètre, porosité de 3,0 µm) et les filtres étaient ensuite congelés pour analyse ultérieure. La température de l'eau fut mesurée *in situ* pendant 162 heures, au moyen de senseurs immergés aux trois mêmes profondeurs, et enregistrée sur ruban magnétique. À l'arrière du navire, un courantomètre Aanderaa était mouillé à 2 m sous la surface, en vue d'enregistrer la vitesse et la direction des courants, de même que la température et la conductivité de l'eau.

Au laboratoire, les filtres étaient d'abord séchés à l'étuve, puis montés sur lame et imbibés d'huile (Cargille, $\eta = 1,502$ à 25°C) afin de les rendre transparents. Ce protocole fut mis au point au moment où le premier auteur a collaboré à la réalisation du travail de Fortier *et al.* (1978). Les échantillons préparés selon cette méthode peuvent se conserver pour une période minimale de 3 ans, si l'on juge par l'excellent état actuel de préparations réalisées en 1975. Il convient de mentionner que la récolte d'organismes phytoplanctoniques sur ce type de membrane peut endommager les cellules dépourvues de parois rigides (Chlorophycées coccoïdes, Phytoflagellés, etc.) de telle sorte qu'il est impossible de les reconnaître sous le microscope. Par ailleurs, les Diatomées récoltées de cette façon montrent des frustules en excellent état, si bien qu'on peut les identifier avec une relative facilité. Les résultats du présent travail ne s'appliquent donc qu'à ce dernier groupe taxonomique, étant donné le caractère sélectif de la méthode d'échantillonnage utilisée. L'identification des organismes était menée jusqu'à l'espèce, sauf pour les cas plus difficiles où elle était limitée au genre. La distribution des organismes sur les filtres fut vérifiée par un test de χ^2 , qui a révélé une distribution aléatoire des individus. Les comptages étaient effectués sous le microscope, à un grossissement de 250, en dénombrant les individus présents sur 3 à 5 parcours de 2 cm. Les valeurs brutes étaient ensuite transformées en nombre de cellules au litre. Le degré de précision de cette méthode se situe aux environs de 10% quant au nombre total de cellules présentes sur le filtre.

Méthodes statistiques

Une *série* de données, au sens mathématique, est constituée de la superposition de plusieurs patrons de variation : (1) une composante *déterministe*, la tendance, qui rend compte des variations à long terme et qu'on doit extraire afin de rendre la série stationnaire; (2) une composante *systématique*, l'oscillation, qui présente une structure périodique et enfin, (3) une composante *aléatoire*, formée de fluctuations non structurées et qualifiée de bruit. Le présent travail s'attache à étudier la tendance et l'oscillation des séries de données, une analyse préliminaire des fluctuations de haute fréquence n'y ayant révélé aucune structure périodique significative. Pour isoler l'oscillation d'une série, on a : (1) extrait la tendance linéaire en soustrayant des données originales une droite ajustée à la série selon la méthode des

moindres carrés, puis : (2) filtré la série de données pour en éliminer le bruit. Cette dernière étape fut réalisée en appliquant à la série un cosinus symétrique décroissant (Bendat, Piersol, 1971), formé d'une moyenne mobile pondérée calculée sur neuf valeurs. La fréquence de demi-amplitude pour ce filtre de type passe-bas est de $0,2 \text{ cycles} \cdot \text{h}^{-1}$, ce qui permet de conserver intégralement les basses fréquences qui constituent la composante systématique des séries de données. Les séries ainsi filtrées ont ensuite été soumises au calcul de la fonction d'autocorrélation, en vue d'y déceler la présence de structures périodiques significatives. Le degré de signification de l'autocorrélation fut évalué par la formule de Cox et Lewis (1966), telle qu'on la retrouve dans le travail de Fortier *et al.* (1978). Un test de normalité (test de Kolmogorov-Smirnov) fut appliqué à chacune des séries, avant de procéder à l'analyse numérique, et les données ont été normalisées au moyen des transformations $\log(x+1)$ ou $\sqrt{x+1}$ selon le cas.

Enfin, les dénombrements cellulaires non transformés ainsi que les données de température, tous deux provenant des trois profondeurs échantillonnées, ont été regroupés en cinq classes dans un tableau de contingence (tableau 4), afin d'obtenir une image globale de la distribution de ces deux paramètres. L'existence d'une relation entre les deux variables fut vérifiée au moyen d'un test du χ^2 , en prenant comme hypothèse nulle (H_0) l'indépendance des deux facteurs. S'il s'avère que la distribution des concentrations cellulaires n'est pas indépendante de celle de la température, on peut alors préciser la relation qui unit les deux variables en tirant du tableau de contingence une matrice de probabilités conditionnelles (tableau 4). La probabilité d'observer un échantillon appartenant à chaque classe de concentrations de Diatomées, compte tenu de la fréquence de la classe correspondante de températures (*probabilité conditionnelle*), est évaluée en divisant chaque élément du tableau de contingence par la somme des observations de la colonne où il se trouve. On compare alors cette probabilité à celle de tirer au hasard un échantillon de dénombrements cellulaires, indépendamment de la fréquence observée pour la température (*probabilité inconditionnelle*), qui se calcule en divisant la somme de chaque ligne par le nombre total d'observations contenues dans le tableau. Dans l'hypothèse d'une distribution indépendante des deux facteurs, les probabilités conditionnelles seraient toutes à peu près égales aux probabilités inconditionnelles. Lorsque l'hypothèse contraire est satisfaite, la répartition, à l'intérieur du tableau, des probabilités conditionnelles supérieures aux inconditionnelles permet de préciser le type de relation qui existe entre les concentrations cellulaires et la température.

RÉSULTATS

Au cours de la période d'échantillonnage, la température et la salinité présentent une corrélation linéaire hautement significative ($r = -0,85$, $p < 0,001$), de telle sorte que l'un ou l'autre de ces paramètres suffit à décrire adéquatement la structure physique du milieu. Par

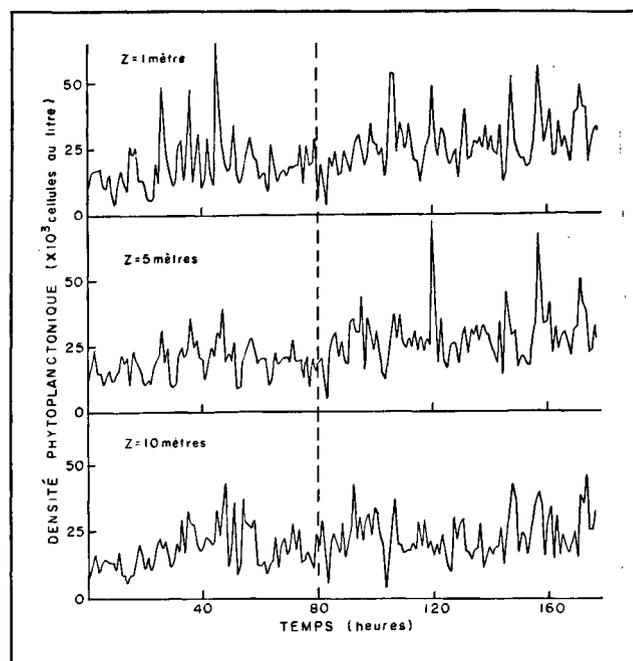


Figure 2

Séries temporelles des concentrations de Diatomées à 1, 5 et 10 m. La ligne pointillée indique l'endroit où fut effectuée la coupure des séries.

Time series of Diatoms, at 1, 5 and 10 m. Dashed line shows where the series were divided.

conséquent, un indice de stratification de la couche de surface peut être défini à partir des températures à 1 et à 10 m : $(T_{1m} - T_{10m}) \times 0,1 \text{ m}^{-1}$.

Les séries de données illustrant l'évolution des concentrations de Diatomées (fig. 2) recèlent une grande variabilité, avec des coefficients de variation toujours supérieurs à 35%. Les concentrations obtenues sont généralement faibles, les valeurs moyennes pour toute la série se situant autour de 21 000 à 24 000 cellules au litre, à l'intérieur d'une étendue de densités s'échelonnant de 4 000 à 72 000 cellules au litre. La Diatomée centrale *Thalassiosira pacifica* domine les 35 taxons retrouvés dans les échantillons avec en moyenne 41% des concentrations observées (tableau 1).

L'examen global des séries révèle un patron relativement semblable aux trois profondeurs échantillonnées. On remarque en effet que la concentration moyenne des Diatomées augmente de façon significative ($p < 0,001$) à partir des environs de la 80^e heure, pour se maintenir à un niveau plus élevé jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage. La température moyenne (tableau 2), de même que le degré de stratification de la colonne d'eau subissent simultanément une diminution marquée, le degré moyen de stratification passant de $0,60^\circ\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$ avant la 80^e heure à $0,32^\circ\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$ après. On note de plus que l'abondance relative des espèces dulcicoles s'accroît de façon remarquable durant la seconde tranche des séries d'observations (tableau 1). Ces considérations ont amené à couper les séries au niveau de la 80^e heure et à en traiter individuellement chacune des deux parties, afin de respecter le mieux possible le principe de stationnarité, qu'exige l'analyse des séries de données.

Tableau 1

Diatomées planctoniques de surface échantillonnées à la station ECOVARIATE-1975. Taxons reconnus; proportion des échantillons où se retrouvent les divers taxons, durant les marées de morte-eau (ME) et de vive-eau (VE), et abondance relative des 11 taxons dominants.

Surface plankton Diatoms sampled at the ECOVARIATE-1975 station. Observed taxa; proportion of samples where the taxa were present, during neap tides (ME) and spring tides (VE), and relative abundance of the 11 dominant taxa.

Taxons	ME	VE
CHRYSOPHYTA		
Chrysophyceae		
<i>Ebria tripartita</i> (Schum.) Lemm.	14	47
Coccolithophoracées non identifiées	5	-
Bacillariophyceae		
Centrales		
<i>Biddulphia aurita</i> (Lyngb.) Bréb. & Codey	1	-
<i>Coscinodiscus lacustris</i> Grun.	9	29
<i>Cyclotella striata</i> (Kutz.) Grun.	100 (7)	100 (22)
<i>Melosira binderana</i> Kutz.	49 (3)	73 (4)
<i>Melosira distans</i> (Ehr.) Kutz.	79 (4)	83 (6)
<i>Melosira islandica</i> (Bréb.) Cleve	3	4
<i>Melosira</i> spp.	3	10
<i>Rhabdonema arcuatum</i> (Ag.) Kutz.	1	-
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve	56 (16)	24 (1)
<i>Thalassiosira pacifica</i> Gran & Angst	100 (46)	100 (37)
Pennales		
<i>Amphora ovalis</i> Kutz.	-	1
<i>Asterionella formosa</i> Hasall	21	-
<i>Cocconeis</i> spp.	91 (3)	100 (4)
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.	25	48
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	-	2
<i>Diploneis interrupta</i> (Kutz.) Clave	3	4
<i>Epithemia argus</i> Kutz.	1	2
<i>Eunotia pectinalis</i> (Kutz.) Rab.	3	7
<i>Fragilaria capucina</i> Desm.	54 (5)	84 (10)
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	30 (1)	62 (4)
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	18	39
<i>Grammatophora serpentina</i> (Ralfs.) Ehr.	1	-
<i>Gyrosigma</i> sp.	-	1
<i>Licmophora</i> sp.	18	22
<i>Navicula</i> spp.	88 (3)	81 (2)
<i>Nitzschia</i> spp.	10	13
<i>Pinnularia</i> sp.	-	1
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kutz.) Grun.	13	42
<i>Surirella ovata</i> Kutz.	8	28
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	23	25
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kutz.	38 (2)	88 (5)
Pennales non identifiées	100 (4)	100 (4)
CHLOROPHYTA		
Chlorophyceae		
<i>Arthrodesmus incus</i> (Bréb.) Hass.	-	1
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turb.) Bréb. & Godey	30	25

Tableau 2

Moyenne (écart type) des concentrations de Diatomées, de l'abondance relative des espèces marines et dulcicoles, du nombre moyen d'espèces par échantillon et de la température, observés à 1, 5 et 10 m pendant les marées de morte-eau (ME) et de vive-eau (VE).

Mean (standard deviation) of Diatoms, relative abundance of marine and fresh water species, mean number of species per sample, and temperature, observed at 1, 5 and 10 m during neap tides (ME) and spring tides (VE).

Variable	1 m		5 m		10 m	
	ME	VE	ME	VE	ME	VE
Concentration de Diatomées (cellules au litre)	18 965 (9 963)	26 924 (9 667)	19 141 (6 000)	28 179 (9 831)	18 888 (7 859)	24 013 (9 085)
Abondance relative des espèces marines et dulcicoles (%)	67 : 33	42 : 58	63 : 37	38 : 62	61 : 39	46 : 54
Nombre moyen d'espèces par échantillon	12,4 (3,4)	13,8 (2,6)	13,4 (3,5)	14,0 (2,8)	13,8 (3,2)	13,6 (2,6)
Température (°C)	10,4 (1,9)	7,0 (1,0)	7,4 (2,5)	5,4 (1,1)	4,4 (2,8)	3,8 (1,6)

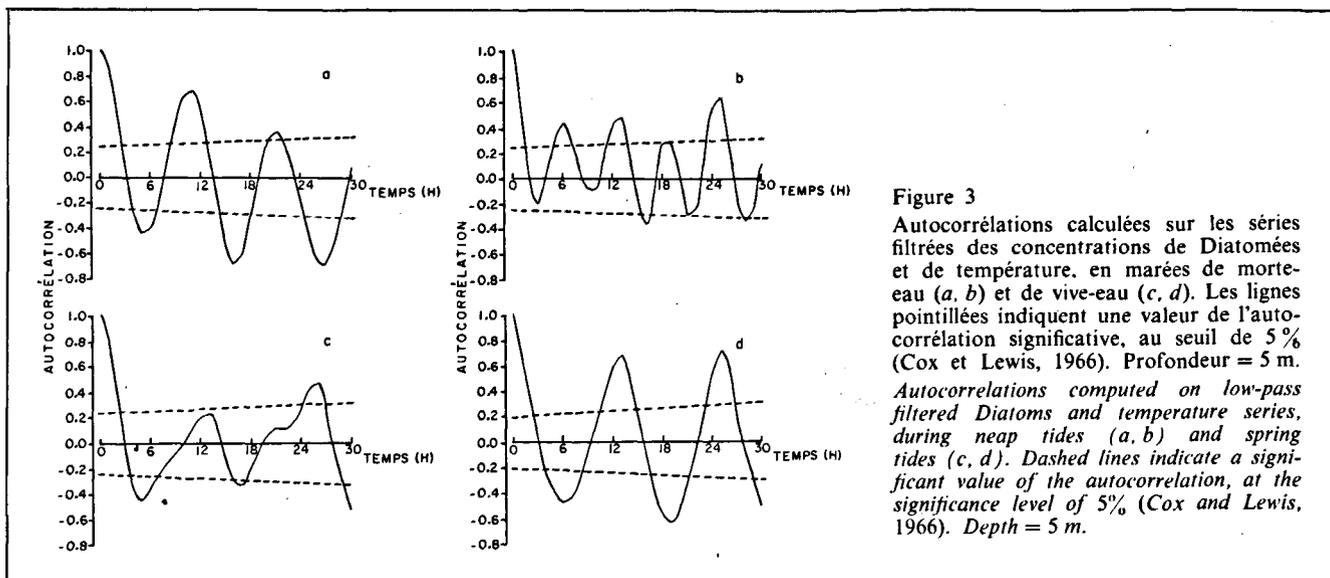


Figure 3
Autocorrélations calculées sur les séries filtrées des concentrations de Diatomées et de température, en marées de morte-eau (a, b) et de vive-eau (c, d). Les lignes pointillées indiquent une valeur de l'autocorrélation significative, au seuil de 5% (Cox et Lewis, 1966). Profondeur = 5 m.
Autocorrelations computed on low-pass filtered Diatoms and temperature series, during neap tides (a, b) and spring tides (c, d). Dashed lines indicate a significant value of the autocorrelation, at the significance level of 5% (Cox and Lewis, 1966). Depth = 5 m.

Les autocorrélations, effectuées sur chaque tranche des séries de dénombrements cellulaires, révèlent que la première partie présente une périodicité de 0,10 cycle.h⁻¹, tandis que la seconde montre une oscillation d'environ 0,08 cycle.h⁻¹ (fig. 3 a, 3 c). Des corrélations linéaires paramétriques furent calculées, pour chaque tronçon des séries aux trois profondeurs, entre les dénombrements cellulaires et les paramètres décrivant la structure physique du milieu (température et degré de stratification de la couche de surface). Ces résultats sont consignés au tableau 3.

L'analyse du tableau de contingence montre que la distribution des dénombrements cellulaires n'est pas indépendante ($p < 0,001$) de celle de la température. De plus, l'examen de la matrice des probabilités conditionnelles révèle une relation d'allure parabolique entre les dénombrements cellulaires et les valeurs de température (tableau 4). Il semble donc que les fortes concentrations de Diatomées soient surtout rassemblées dans une bande étroite de températures intermédiaires, tandis que les concentrations plus faibles apparaissent associées aux valeurs de températures extrêmes observées.

Tableau 3
Corrélations linéaires entre le nombre total de cellules et les facteurs décrivant la structure physique du milieu.
Linear correlations between total cell number and physical parameters.

Corrélation avec le nombre total de cellules					
1 m		5 m		10 m	
ME	VE	ME	VE	ME	VE
Variable : température					
,038	,407 (**)	,103	,610 (**)	,281 (*)	,274 (*)
Variable : stratification					
,181	-,270 (*)	-,078	-,333 (**)	-,283 (*)	-,274 (*)

(*) .01 < p < .05.
(**) p > .01.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Variations à long terme

Les faibles concentrations de cellules observées lors de la réalisation de cet échantillonnage indiquent, à l'instar des résultats de Fortier *et al.* (1978), que cette région de l'estuaire moyen du Saint-Laurent constitue une zone de transition entre deux aires plus productives. Des concentrations supérieures à 10⁶ cellules au litre sont rapportées, pour le mois de juillet, par Cardinal et Bérard-Therriault (1976) en amont, et par Cardinal et Lafleur (1977) en aval de la région où se situe la station ECOVARIATE-1975. L'étude de la composition spécifique des échantillons semble de plus indiquer que cette partie de l'estuaire se trouve au centre d'un

Tableau 4
Tableau de contingence et probabilités conditionnelles des concentrations de Diatomées pour les différentes classes de température. A chaque classe de Diatomées, à laquelle correspond une classe de température, on retrouve le nombre d'observations (en bas) et sa probabilité (conditionnelle). Les probabilités conditionnelles supérieures aux inconditionnelles sont en caractère gras.
Contingency table and conditional probabilities of Diatom concentrations for different temperature classes. For each class of Diatoms, to which corresponds a class of temperature, the number of observations (below) and its corresponding (conditional) probability are presented. Conditional probabilities greater than unconditional ones are written with bold type.

Diatomées (cellules)	Température (°C)					Total
	0-4.0	4.0-6.2	6.2-7.5	7.5-8.8	8.8-16.0	
0-15 000	,25 22	,09 11	,17 19	,16 10	,40 36	,20 98
15 000-20 000	,30 26	,23 28	,13 14	,34 22	,24 22	,24 113
20 000-24 000	,23 20	,21 27	,19 21	,25 16	,12 11	,12 95
24 000-30 500	,14 12	,26 33	,26 31	,11 7	,13 12	,20 95
30 500-72 000	,09 8	,22 28	,23 25	,14 9	,10 9	,16 79
Total	88	128	110	64	90	480

gradient relié à la composition en espèces du phytoplancton avec, en aval, un contingent plus franchement marin et, en amont, plus dulcicole.

L'examen des conditions hydrographiques (Service hydrographique du Canada, 1975) révèle que la tranche des séries qui s'étend jusqu'aux environs de la 80^e heure correspond à la période des marées de morte-eau, ainsi qu'à la transition entre les phases de morte-eau et de vive-eau alors que, à partir de ce moment et jusqu'à la fin des séries, l'échantillonnage s'est réalisé pendant les marées de vive-eau. La première partie des séries de prélèvements montre de plus faibles concentrations cellulaires que la seconde; les espèces plus franchement marines y sont également en plus grande abondance. Les plus fortes concentrations observées durant la seconde tranche des séries semblent, quant à elles, reliées à l'arrivée massive, au niveau de la station, d'espèces d'eau douce et saumâtre, qui présentent à ce moment de plus importantes concentrations. A titre d'exemple, *Cyclotella striata* voit son abondance relative s'accroître du triple pendant les marées de vive-eau (tableau 1). Une augmentation du même type, quoique moins spectaculaire, prévaut également pour tout un groupe d'espèces d'eau douce, constitué surtout de *Fragilaria capucina*, *F. crotonensis*, *Melosira binderana*, *M. distans* et *Tabellaria fenestrata*. Les résultats de Cardinal et Bérard-Therriault (1976) ont d'ailleurs révélé que ces espèces pouvaient montrer, en juillet, de fortes concentrations à des stations situées plus en amont dans l'estuaire moyen. Des phénomènes advectifs, liés aux plus forts courants des marées de vive-eau, auront donc permis le transport, jusqu'à la station, d'importants contingents de Diatomées issus de l'amont. Le transport net moyen vers l'aval des eaux superficielles, exprimé en kilomètres par cycle de marée, est en effet plus important en marées de vive-eau, avec des valeurs atteignant une vingtaine de kilomètres (Marc Gagnon, comm. pers.), qu'en marées de morte-eau, où les résultats indiquent que les distances parcourues excèdent rarement 5 ou 6 km. Il convient cependant de noter que le nombre moyen d'espèces par échantillon demeure à peu près le même dans chacune des tranches des séries de prélèvements (tableau 2). Ainsi, avec le début des marées de vive-eau, on n'assiste pas à un changement radical de la qualité des populations de Diatomées, ce que confirme l'examen de la composition en espèces des échantillons (tableau 1), mais plutôt à une nouvelle répartition de l'abondance relative des divers taxons.

Dans le système estuarien du Saint-Laurent, le passage des marées de morte-eau aux marées de vive-eau amène un changement important de la structure verticale de la colonne d'eau. Les corrélations, calculées entre les densités cellulaires et les paramètres qui décrivent la structure physique du milieu (tableau 3), illustrent cette situation. L'absence, dans la première tranche des séries, d'une corrélation significative entre les concentrations de Diatomées et la structure physique du milieu, à 1 et à 5 m, couplée aux corrélations significatives obtenues entre ces paramètres à 10 m, indique qu'il existe, en marées de morte-eau, une hétérogénéité verticale marquée, alors que des gradients verticaux rela-

tivement prononcés sont en place. La colonne d'eau présente donc, en moyenne, une certaine stabilité. En marée de vive-eau, les corrélations significatives obtenues, aux trois profondeurs, entre ces mêmes facteurs illustrent le caractère relativement bien mélangé et l'absence, pendant cette période, d'une hétérogénéité verticale importante. Ces résultats sont en accord avec les observations effectuées dans la région de Pointe-au-Pic par Muir (1979), qui y a constaté une nette différence entre les structures verticales de densité obtenues en marées de morte-eau et en marées de vive-eau. La stratification est moins prononcée en marées de vive-eau, alors qu'une plus grande quantité d'énergie cinétique est disponible pour induire des phénomènes de mélange. L'alternance des marées de morte-eau et de vive-eau, en amenant des modifications sensibles de la structure physique du milieu, entraîne également d'importantes répercussions biologiques : la diminution de la stabilité moyenne de la colonne d'eau, observée en marées de vive-eau, s'accompagne d'une chute radicale de la concentration de chlorophylle *a* et de la production primaire (Demers *et al.*, 1979). Les résultats obtenus par ces auteurs indiquent en effet que l'action d'un mélange vertical plus intensif entraîne une diminution de la capacité photosynthétique du phytoplancton étant donné qu'il n'arrive plus à se maintenir suffisamment longtemps dans la couche photique. Par conséquent, l'état physiologique de la population phytoplanctonique s'en trouve considérablement altéré.

Fluctuations à court terme

L'étude de l'oscillation d'une série de données permet, contrairement à l'examen de la tendance, d'en caractériser les variations à plus court terme. Ainsi, les séries de dénombrements cellulaires présentent, en marées de morte-eau, une périodicité moyenne d'environ 0,10 cycles.h⁻¹ (fig. 3 a), alors que l'oscillation de la structure physique du milieu affiche un patron de variation de l'ordre de 0,17 cycles.h⁻¹ (fig. 3 b). L'examen des séries de Diatomées recueillies en marées de morte-eau, particulièrement à la profondeur de 1 m, montre quelques très fortes concentrations de cellules (notamment aux 26^e, 36^e et 45^e heures) qui représentent des événements isolés à l'intérieur des séries de prélèvements. La présence, dans les séries de données, de ces pics solitaires séparés en moyenne d'une dizaine d'heures aura exercé une influence marquante sur l'allure de la fonction d'autocorrélation et ce, même après la transformation logarithmique préalable des données. La structure périodique particulière obtenue pour les séries de dénombrements cellulaires échantillonnées en marées de morte-eau peut donc, du moins en partie, s'expliquer par l'apparition récurrente d'événements isolés qui recèlent une fraction importante de la variance de l'ensemble de la série. Les variations de la structure physique du milieu paraissent, quant à elles, sous l'influence de la composante semi-diurne de l'onde de marée, à laquelle se superpose une oscillation de 0,17 cycles.h⁻¹. Cette périodicité de plus haute fréquence serait liée à la présence d'une onde interne générée au moment où les masses d'eau, en mouvement vers l'aval pendant

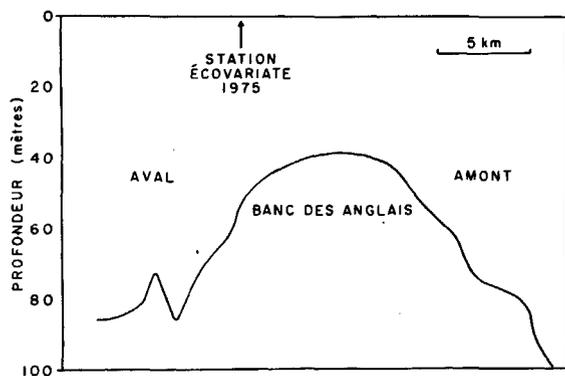


Figure 4

Profil topographique longitudinal de la région à l'étude. L'échelle verticale est fortement amplifiée (185 fois) par rapport à l'échelle horizontale (adapté de Deguise, 1977).

Longitudinal topographic section of the study area. Vertical scale is exaggerated (185 times) compared with horizontal scale (adapted from Deguise, 1977).

la période du jusant, heurtent le seuil du bassin où se situe la station (fig. 4). Defant (1961) et Lafond (1962) ont en effet démontré qu'une irrégularité locale de la topographie représente, dans une région donnée, un agent générateur d'ondes internes. Dans le secteur de l'estuaire moyen où ce travail fut réalisé, le haut fond du banc des Anglais constitue un obstacle important à partir duquel peuvent se propager des ondes internes (Deguise, 1977; Muir, 1979); ce dernier a notamment souligné la grande importance que revêtent, en termes énergétiques, les ondes internes dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent.

En marées de vive-eau, un schéma plus classique est obtenu, alors que l'oscillation des séries de dénombrements cellulaires montre une périodicité d'environ $0,08 \text{ cycles} \cdot \text{h}^{-1}$, qui est essentiellement celle du cycle semi-diurne des marées (fig. 3 c). Les facteurs physiques du milieu présentent la même périodicité que les dénombrements cellulaires, mais il convient de noter que l'oscillation de $0,17 \text{ cycles} \cdot \text{h}^{-1}$, observée en marées de morte-eau, n'apparaît plus dans le corrélogramme (fig. 3 d). Les gradients verticaux étant relativement réduits en marées de vive-eau, il est permis de penser que la structure verticale plus homogène de la colonne d'eau n'offre peut-être plus le support nécessaire à la propagation d'ondes internes. Toutefois, Muir (1979) a montré qu'un phénomène périodique, associé au mouvement cyclique des masses d'eau pendant un cycle de marée, peut effectivement consister en la superposition, à l'onde de marée, d'ondes internes, progressives et réfléchies. De telles considérations incitent donc à interpréter ces résultats avec beaucoup de prudence.

Par ailleurs, la composition en espèces des Diatomées ne change pas de façon significative à l'intérieur d'un cycle semi-diurne de marée. L'oscillation des taxons dulcicoles ne présente en effet aucun déphasage par rapport à celle du contingent plus franchement marin, laissant ainsi supposer que la distribution à court terme des Diatomées n'est caractérisé que par des changements du nombre de cellules, sans modification importante de la composition spécifique au sein de la population.

Dynamique d'ensemble

Le regroupement des données à l'intérieur d'un tableau de contingence permet d'obtenir une image globale, intégrée sur les trois profondeurs échantillonnées, de la distribution des concentrations de Diatomées en fonction de la température. Ainsi, l'analyse du tableau des probabilités conditionnelles révèle que les fortes concentrations cellulaires sont associées aux valeurs intermédiaires de température : en effet, 67 % des échantillons contenant plus de 24 000 cellules au litre se retrouvent dans une étendue de températures comprises entre $4,0^\circ\text{C}$ et $7,5^\circ\text{C}$. En marées de morte-eau, cette gamme de températures est associée à des masses d'eau relativement froides par rapport à la température moyenne de $7,4^\circ\text{C}$, tandis qu'en marées de vive-eau, ces mêmes conditions reflètent les masses d'eau dont la température est relativement élevée (température moyenne : $5,4^\circ\text{C}$). Suivant la dynamique estuarienne classique, à chaque cycle de marée, les masses d'eau les plus froides sont observées au flot, tandis qu'au jusant on remarque des eaux dont la température est plus élevée. Par conséquent, les grandes concentrations cellulaires sont généralement observées au flot, en marées de morte-eau, alors qu'on les retrouve pendant la période du jusant, en marées de vive-eau. Cette situation semble indiquer qu'avec le début des marées de vive-eau, un changement de sens se soit opéré au niveau des gradients d'abondance des populations de Diatomées planctoniques.

Selon le schéma général de la distribution du phytoplancton dans la région centrale de l'estuaire moyen, des concentrations relativement importantes d'espèces marines sont présentes en aval de la station d'échantillonnage, tandis qu'en amont, se retrouve un fort contingent d'espèces d'eau douce. En marées de morte-eau, la population de Diatomées observée à la station ECOVARIATE-1975 est dominée par un groupe d'espèces plus franchement marines, laissant ainsi supposer que, à ce moment, les fortes densités de taxons marins étaient plus près de la station d'échantillonnage que celles à caractère plus dulcicole. A chaque cycle de marée, les plus grandes concentrations se présentaient au cours du flot, associées à des températures relativement froides, dans le sens d'un gradient de l'aval vers l'amont. Le début des marées de vive-eau coïncide avec l'action de phénomènes advectifs plus marqués en direction de l'aval. L'apport jusqu'à la station, des masses d'eau porteuses d'une plus grande quantité de formes d'eau douce a donc entraîné l'évacuation graduelle, vers le bas estuaire moyen, du bloc d'espèces marines, pour ainsi rapprocher de la station d'échantillonnage la population dulcicole sise en amont. En conséquence, les fluctuations à court terme des concentrations cellulaires se produisent maintenant suivant un gradient de l'amont vers l'aval, avec de plus fortes concentrations observées au jusant, au moment où la température est relativement élevée. Ainsi, les températures intermédiaires associées aux grandes concentrations de cellules constituent un reflet de la dynamique des gradients liés à la distribution des populations de Diatomées planctoniques dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent.

Dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent, l'alternance des marées de morte-eau et de vive-eau semble donc agir comme un oscillateur de basse fréquence dont les variations d'énergie, en étant transmises aux fréquences plus hautes de la variabilité estuarienne, ont un impact majeur sur les fluctuations à court terme des propriétés physiques et biologiques de cet écosystème. En milieu estuarien, le contrôle physique de la distribution des biomasses phytoplanctoniques s'observe donc sur des échelles plus étendues qu'en milieu côtier et océanique, où les conditions sont nettement plus stables.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier sincèrement le Dr Clifford Trump, ainsi que M. Yvon Roy pour l'aide précieuse qu'ils ont apportée lors de l'analyse numérique des données. Nous remercions également M^{me} Lise Roy pour la réalisation des figures. Ce travail fut réalisé grâce aux subventions accordées au GIROQ par le Conseil National de Recherches du Canada et par le Ministère de l'Éducation du Québec. Les subventions individuelles accordées à L. Legendre et A. Cardinal par le Conseil national de Recherches du Canada ont également été utilisées aux présentes fins.

RÉFÉRENCES

- Bainbridge R., 1957. The size, shape, and density of marine phytoplankton concentrations, *Biol. Rev.*, **32**, 91-115.
- Bendat J. S., Piersol A. G., 1971. *Random data: analysis and measurement procedures*, John Wiley and Sons, New York, 407 p.
- Cameron W. M., Pritchard D. W., 1963. Estuaries, in: *The Sea*, II, edited by H. N. Hill, Inter-Sciences Publishers, 554 p.
- Canada Service hydrographique, 1975. Table des marées et des courants du Canada, Direction générale des sciences de la Mer, Ministère de l'Environnement, 3, 1-55.
- Cardinal A., Bérard-Therriault L., 1976. Le phytoplancton de l'estuaire moyen du Saint-Laurent en amont de l'Île-aux-Coudres (Québec), *Int. Revue Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.*, **61**, 639-648.
- Cardinal A., Laffeur P. E., 1977. Le phytoplancton estival de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, *Bull. Soc. Phycol. Fr.*, **22**, 150-160.
- Cerceau J., 1974. Modèle mathématique pour l'étude de la variation cyclique de la salinité dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent, *thèse de Maîtrise*, Université Laval, 112 p.
- Cox D. R., Lewis P. A. W., 1966. *The statistical analysis of series of events*, John Wiley and Sons, 285 p.
- Defant A., 1961. *Physical oceanography*, II, Pergamon Press New York, 598 p.
- Deguise J. C., 1977. High-frequency internal waves in the Saint-Lawrence Estuary, *M. Sci. thesis*, McGill University, 93 p.
- Demers S., Laffeur P. E., Legendre L., Trump C. L., sous presse. Short-term covariability of chlorophyll and temperature in the Saint-Lawrence Estuary, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **36**, 568-573.
- Denman K. L., Platt T., 1975. Coherences in the horizontal distribution of phytoplankton and temperature in the Saint-Lawrence Estuary, *Mém. Soc. R. Sci. Liège.*, Collect. 6, 7, 19-30.
- Denman K. L., 1976. Covariability of chlorophyll and temperature in the sea, *Deep-Sea Res.*, **23**, 539-544.
- Denman K. L., 1977. Short-term variability in vertical chlorophyll structure, *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 434-441.
- Fasham M. J. R., Pugh P. R., 1976. Observations on the horizontal coherence of chlorophyll *a* and temperature, *Deep-Sea Res.*, **23**, 527-538.
- Fortier L., Legendre L., Cardinal A., Trump C. L., 1978. Variabilité à court terme du phytoplancton de l'estuaire du Saint-Laurent, *Mar. Biol.*, **46**, 349-354.
- Hasle G. R., 1950. Phototactic vertical migration in marine dinoflagellates, *Oikos*, **2**, 162-175.
- Hasle G. R., 1954. More on phototactic diurnal migration in marine dinoflagellates, *Nytt. Mag. Bot.*, **2**, 139-147.
- Lafond E. C., 1962. Internal waves, in: *The Sea*, I, edited by M. N. Hill, Inter-Sciences Publishers, New York, 864 p.
- Lekan J. F., Wilson R. E., 1978. Spatial variability of phytoplankton biomass in the surface waters of Long Island Sound, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **6**, 239-251.
- Lin Y. H., 1972. An annual cycle of phytoplankton, with special reference to the Diatoms and armored dinoflagellates, at Logg and Robin Hood Bays, Avalon Peninsula, Newfoundland, February 1970-January 1971, *M. Sci. thesis*, Memorial University, 142 p.
- Manzi J. J., Stofan P. E., Dupuy J. L., 1977. Spatial heterogeneity of phytoplankton populations in estuarine surface microlayers, *Mar. Biol.*, **41**, 29-38.
- Margalef R., 1962. Succession on marine populations, *Front. Plant Sci.*, **2**, 137-188.
- Muir L. R., 1979. Internal tides in the Middle Estuary of the Saint-Lawrence, *Nat. Can.*, **106**.
- Neu H. J. A., 1970. A study on mixing and circulation in the Saint-Lawrence Estuary up to 1964, AOL Rep., 1970-9, 31 p. Atlantic oceanogr. lab., Bedford Inst. Oceanogr., Dartmouth, Nova Scotia, Canada.
- Platt T., Dickie L. M., Trites R. W., 1970. Spatial heterogeneity of phytoplankton in a near-shore environment, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 1453-1473.
- Platt T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence, *Deep-Sea Res.*, **19**, 183-187.
- Powell T. M., Richerson P. J., Dillon T. M., Agee B. A., Dozier B. J., Godden D. A., Myrup L. O., 1975. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe, *Science*, **189**, 1088-1090.
- Ragotzkie R. A., Pomeroy L. R., 1957. Life history of a dinoflagellate bloom, *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 62-69.
- Smayda T. J., 1963. Succession of phytoplankton and the ocean as an holocoenotic environment, in: *Symposium on Marine Microbiology*, edited by C. H. Oppenheimer, Springfield, Illinois, 260-274.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R., 1972. A practical handbook of seawater analysis, *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **167**, 310 p.
- Venrick E. L., 1972. Small-scale distributions of oceanic diatoms, *Fish. Bull.*, **70**, 363-372.
- Wheeler B., 1966. Phototactic vertical migration in *Exuviella baltica*, *Botanica Mar.*, **9**, 15-17.

Cahiers de l'Indo-Pacifique

Cahiers de l'Indo-Pacifique (a quarterly review edited by the Singer-Polignac Foundation) deals with studies concerning the Pacific and Indian Oceans, which have many geographical and biological features in common.

The review publishes original articles on oceanological subjects (including Flora and Fauna). Articles related to the ecology of coasts, mangroves and atolls will also be considered for publication, as well as papers on applied aspects of Oceanology (aquaculture). An international scientific Editorial Board will only accept first-rate contributions.

Manuscripts intended for publication, written in French, English or German, should be addressed to Madame la Secrétaire générale de la Fondation Singer-Polignac, 43, avenue Georges-Mandel, 75016 Paris.

Annual subscription (4 issues per year) : F 300, France; F 350, Foreign countries.

Les *Cahiers de l'Indo-Pacifique* (publication trimestrielle de la Fondation Singer-Polignac) sont consacrés à l'étude du Pacifique et de l'Océan Indien, qui ont entre eux d'importants rapports tant géographiques que biologiques.

La Revue publie des mémoires originaux concernant l'océanologie (faunistique et floristique incluses). L'écologie des côtes, des mangroves et des atolls ne sera pas négligée.

Les aspects appliqués de l'océanologie seront également pris en compte (aquaculture). Un Comité scientifique international ne retiendra que les travaux de premier ordre.

Les notes et mémoires proposés, rédigés en français ou en anglais, devront être adressés à Madame la Secrétaire générale de la Fondation Singer-Polignac, 43, avenue Georges-Mandel, 75016 Paris.

Abonnement annuel (4 numéros) : 300 F pour la France; 350 F pour l'étranger.

Third International Congress on the History of Oceanography

The Third International Congress on the History of Oceanography will be held at Woods Hole, Massachusetts, USA, September 22-26, 1980. As part of the celebration of the 50th Anniversary of the Woods Hole Oceanographic Institution, the Congress will be followed the next week (September 29 - October 4) by an Assembly on current and future oceanography.

Expressions of interest in this Congress, particularly from those who plan to contribute papers on any aspect of the History of Oceanography, will be most welcome as soon as possible. Daniel Merriman, Professor Emeritus of Biology, Yale University, has accepted the Chairmanship and all communications should be addressed to him at 298, Sperry Road, Bethany, Connecticut 06525, U.S.A.

Troisième Congrès International sur l'Histoire de l'Océanographie

Le Troisième Congrès International sur l'Histoire de l'Océanographie se tiendra à Woods Hole, Massachusetts, U.S.A. du 22 au 26 septembre 1980. Ce congrès qui s'inscrit dans le cadre de la célébration du 50^e anniversaire de la Woods Hole Oceanographic Institution sera suivi du 29 septembre au 4 octobre d'une réunion sur la situation actuelle et les perspectives de l'océanographie.

Toutes les personnes intéressées par ce Congrès ou par la possibilité de présenter une communication doivent s'adresser à Daniel Merriman, Professeur honoraire de Biologie à l'Université de Yale (correspondance à envoyer au 298, Sperry Road, Bethany, Connecticut 06525, U.S.A.).