

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

PAR

GABRIEL DIAB

CROISSANCE ET RECRUTEMENT LARVAIRE

DE L'ÉPERLAN ARC-EN-CIEL DANS LE FJORD DU SAGUENAY

AOÛT 2009



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

RÉSUMÉ

Le fjord du Saguenay constitue le plus important tributaire de l'estuaire du St-Laurent. Il abrite une faune ichthyologique diversifiée constituée d'espèces dulcicoles, diadromes et marines. Au cours des 20 dernières années, la pêche sportive hivernale sur le Saguenay a connu une popularité croissante devenant un attrait touristique important pour la région du Saguenay. L'espèce la plus exploitée par cette industrie, en terme de nombre de captures, est l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*). Cette espèce constitue une proie de prédilection pour bon nombre d'espèces de poisson, notamment des poissons de fond, également exploités lors de la pêche sportive hivernale. Avant les présents travaux, aucune étude n'avait été faite sur le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel dans le fjord du Saguenay. Face à ce constat, on a cherché à mieux définir les facteurs biotiques et abiotiques ayant une influence sur le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel, qui constitue une population propre au fjord du Saguenay. Deux campagnes d'échantillonnage terrain ont eu lieu à l'été 2004 et 2005. Six et cinq missions ont été effectuées respectivement en 2004 et 2005. Lors de ces missions, sept transects ont été échantillonnés sur trois stations pour un total de 21 stations. L'ichtyoplancton a été échantillonné avec un filet bongo et un chalut Tucker de 500 µm. Le zooplancton a été récolté, à l'aide d'un filet de 158 µm, ainsi que les paramètres physico-chimiques, à l'aide d'une sonde CTD, ont également été prélevés. L'ensemble des larves de poisson ont été dénombrées et identifiées et les otolithes sagittas ont été prélevés sur un total de 576 larves d'éperlan arc-en-ciel. Des calculs de densité, de croissance récente et de trajectoire de croissance ont été faits pour les larves des deux années. Les résultats de cette étude ont démontré que le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel serait principalement limité par deux facteurs. Premièrement, les fluctuations du débit d'eau douce de la rivière Saguenay auraient une influence sur la répartition des larves dans le fjord, les années de fort débit étant défavorables. Deuxièmement, la croissance larvaire de l'éperlan arc-en-ciel serait favorisée par de fortes concentrations du calanoïde *Eurytemora affinis*. Ces deux facteurs seraient intimement liés puisque les forts débits contribueraient à éloigner les larves d'éperlan des zones à forte concentration de *E. affinis* dont la Baie des Ha! Ha!. Par ailleurs, les conditions très variables dans le fjord du Saguenay auraient favorisé l'extension de la période d'éclosion qui s'échelonne sur près de deux mois.

AVANT-PROPOS ET REMERCIEMENTS

Le présent mémoire de maîtrise comporte trois différents chapitres. Les chapitres 1 et 3 constituent une introduction et une conclusion générale au projet. On y retrouve notamment une revue de littérature qui concerne des aspects liés au recrutement larvaire, aux fjords en général et au fjord du Saguenay de manière plus spécifique. Le chapitre 2 est rédigé sous la forme d'un article scientifique et constitue le corps de ce document. Le manuscrit qui s'intitule «Mesozooplankton species assemblages and fresh water discharge influence on rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae distribution and growth in the Saguenay Fjord, Canada» a été rédigé en anglais et sera soumis sous peu au périodique *Journal of Plankton Research*.

D'entrée de jeu, je tiens à remercier mon directeur de maîtrise Pascal Sirois ainsi que mon co-directeur Stéphane Plourde. Leur passion contagieuse pour l'écologie aquatique m'a procuré la motivation nécessaire pour mener à terme cette entreprise. L'atteinte de mes objectifs aurait été totalement utopique sans leur appui et leur support. Je voudrais adresser mes remerciements à toute la merveilleuse équipe du laboratoire des sciences aquatiques qui a su faire de mon passage à l'UQAC une expérience mémorable. D'une manière plus spécifique, j'adresse mes plus sincères remerciements à tous ceux et celles qui ont participé à l'échantillonnage terrain sur le fjord du Saguenay et au travail de laboratoire. Je pense notamment à Véronique Leclerc, Mylène Bourque, Julie Brassard et Chantale Girard sans oublier le capitaine du *Borealis*, Patrick Nadeau. Je tiens

particulièrement à adresser toute ma gratitude à deux personnes qui ont fait un travail colossal tant dans le labo que sur le terrain. D'abord, à Isabelle Poirier qui a fait un boulot remarquable dans le tri et l'analyse du méso-zooplancton. Ensuite, un merci entièrement mérité à Anne-Lise Fortin qui constitue en quelques sortes l'âme et la colonne vertébrale de ce laboratoire. Elle a su me transmettre une éthique de travail qui, bien qu'elle soit pour moi encore à améliorer, constitue un des gains majeurs de ma maîtrise. Merci à tous les autres joyeux lurons du laboratoire des sciences aquatiques de l'UQAC. Je tiens aussi à souligner l'appui de ma famille qui, malgré la distance qui nous sépare, m'apporte un soutien moral hors du commun. Un merci particulier à Sandra qui m'a accordé un support considérable dans le début de ma maîtrise. Je tiens à témoigner tout le respect, la reconnaissance et l'amour que j'ai pour celle qui endure mon lot quotidien de questionnements et d'angoisses existentielles et qui continue malgré tout à croire en moi. Merci Véro. Enfin, merci à tous ceux et celles qui ont croisé mon chemin au cours de ma maîtrise et qui m'ont aidé de quelque manière que ce soit.

Divers partenaires ont rendu possible ce projet que ce soit par leur appui financier ou technique. Merci au parc marin Saguenay-St-Laurent, à l'Institut Maurice-Lamontagne, dont Jacques A Gagné, et au Fond québécois de recherche sur la nature et les technologies.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	II
AVANT-PROPOS ET REMERCIEMENTS.....	III
LISTE DES TABLEAUX	VI
LISTE DES FIGURES	VI
1-INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 ÉTAT DES CONNAISSANCES SUR LE RECRUTEMENT LARVAIRE.....	3
1.2 LES FJORDS.....	9
1.3 LE FJORD DU SAGUENAY	12
1.4 OBJECTIFS.....	16
CHAPITRE II.....	18
2.1 INTRODUCTION.....	19
2.2 MATERIALS AND METHODS	22
2.2.1 <i>Study site</i>	22
2.2.2 <i>Field survey</i>	23
2.2.3 <i>Laboratory procedure</i>	25
2.2.4 <i>Computations and statistical analyses</i>	27
2.3 RESULTS.....	31
2.3.1 <i>Mesozooplankton assemblage and density</i>	31
2.3.2 <i>Physical characteristics</i>	36
2.3.3 <i>Larval rainbow smelt density and distribution</i>	38
2.3.4 <i>Larval rainbow smelt growth</i>	41
2.4 DISCUSSION.....	44
2.4.1 <i>Mesozooplankton assemblages</i>	44
2.4.2 <i>Physical conditions</i>	44

2.4.3	<i>Larval rainbow smelt density and distribution</i>	46
2.4.4	<i>Larval rainbow smelt growth</i>	47
2.4.5	<i>Recruitment</i>	48
3-CONCLUSION GÉNÉRALE		53
4-RÉFÉRENCES		56

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Results of three-way ANOVAs testing the effect of month, year and zone and their interactions on physical (surface salinity and temperature) and biological (mesozooplankton and <i>Eurytemora affinis</i> density, larval rainbow smelt density and recent growth) variables. Significant p-level are indicated in bold.....	34
Table 2. Main biological and physical characteristics of the three zones established in the Saguenay Fjord (Upstream, Ha! Ha! Bay, Downstream).....	46

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Saguenay Fjord location in eastern Canada (upper right) and location of the seven sampled transects.....	24
Fig. 2. Relationships between standard length and otolith radius of rainbow smelt larvae sampled in summer (a) 2004 and (b) 2005. Regression equations, R ² values and samples sizes (n) are indicated for each year.....	30
Fig. 3. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix calculated on fourth-root transformed data ($\sqrt[4]{x}$) for zooplankton samples collected along the Saguenay Fjord and grouped in zones for summer 2004 (a) and 2005 (b) (Upstream, Ha! Ha!, Downstream).....	32
Fig. 4. June, July and August 2004 and 2005 density of main mesozooplankton species (ind. L ⁻¹) in the three distinct zones. Y-axis scales are different between months. Error bars: ± SE.....	35

- Fig. 5. Average surface salinity (PSU) and average surface temperature (°C) recorded in the Saguenay Fjord for June, July and August 2004 (black) and 2005 (white) (a-c). Grey bars represent the three analyzed zones for both years together (b-d). Error bars: \pm SE. Different letters above bars indicate significant differences.....37
- Fig. 6. Density of smelt larvae *Osmerus mordax* (ind. 1000 m⁻³) by month for summer 2004 and 2005 in all three zones. Y-axis scales are different between months. Error bars: \pm SE..... 39
- Fig. 7. Hatch-date frequency distributions of rainbow smelt larvae collected in the Saguenay Fjord in 2004 (a) and 2005 (b). Each bar represents the percent frequency of aged larvae grouped in three-day cohorts.....40
- Fig. 8. Three days recent growth (mm d⁻¹) of larval rainbow smelt by month for summer 2004 and 2005 in all three zones. Vertical lines indicate the standard error..... 42
- Fig. 9. Mean back-calculated growth trajectories of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae collected in summer 2004 and 2005 for each zone. Trajectories were calculated on a 10-day basis for drifting larvae aged between 10 and 20 days (a-b-c) and on a 20-day basis for surviving larvae aged more than 20 days (d-e). Vertical lines represent the standard deviations.....43
- Fig 10. Mean June freshwater discharge in the Saguenay River (black dots) with three-years moving average (full line) and fishing success from 1995 to 2008 (white dots). The fishing success is expressed in number of smelt captured per hook per hour..... 50
- Fig. 11. Comparison of fishing success (catches hook⁻¹ hr⁻¹) between high (>1 800 m³ s⁻¹) and low (<1 800 m³ s⁻¹) mean fresh water discharge calculated on a three years sequence for June.....51

1-INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'exploitation des ressources halieutiques a permis à des peuples entiers de s'établir et de se développer dans des régions qui pouvaient à première vue sembler complètement inhospitalières. Au cours des siècles, la mer a ainsi grandement contribué à l'essor et à l'expansion de nombreuses civilisations, des peuples Inuits aux civilisations méditerranéennes, en passant par les peuples Scandinaves et Asiatiques de l'est. En conséquence de la récente explosion démographique qu'a connue l'humanité, la pression sur les stocks de poissons s'est considérablement accrue. Depuis le milieu du 20^e siècle, l'effort de pêche s'est notamment intensifié de manière importante dans l'Atlantique nord (Lear 1998). La pression s'exerçait alors sur les poissons de fond tels la morue franche (*Gadus morhua*), mais également sur certains poissons pélagiques dont le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) et le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) (Pinhorn & Halliday 1990). Le manque de connaissances sur les mécanismes de renouvellement des stocks a souvent mené à une gestion inadéquate des ressources. Un des exemples les plus percutants est sans contredit l'effondrement des stocks de poissons de fonds, notamment la morue franche, dans l'Atlantique nord-ouest. Suite à d'importantes baisses de taux de capture amorcées dans les années 1970, des moratoires avaient été imposés sur plusieurs pêcheries (Huchings & Myers 1995; Myers *et al.* 1996a, 1996b). Malgré des mesures aussi draconiennes, les signes de rétablissement des populations tardent à se faire sentir. La difficulté d'assurer une gestion adéquate et pérenne des ressources halieutiques repose sur diverses problématiques, certaines politiques, d'autres d'ordre scientifique (Robert 2008). En ce sens, l'accroissement du savoir scientifique représente une pierre angulaire dans

l'adoption de meilleurs plans de gestion des ressources. Dans cette optique, le manque de connaissances sur les facteurs influençant le recrutement larvaire de nombreuses espèces apparaît comme une des carences à laquelle il faudra impérativement pallier (Sissenwine 1984; Houde 1987; Leggett & Deblois 1994; Fuiman & Werner 2002). De fait, le recrutement constitue le seul intrant dans un stock de poissons et par conséquent, la seule possibilité de renouvellement d'une population. Il peut se définir de deux manières. Dans un premier temps, le recrutement larvaire se définit par les individus qui atteignent l'âge d'un an. Dans un second temps, le recrutement d'un stock est constitué des individus qui atteignent une dimension exploitable par la pêche commerciale. Les taux de mortalité étant très élevés dans la première année de vie des poissons (seulement 0,01 % atteignent l'âge d'un an), les fluctuations du recrutement larvaire d'une année à l'autre peuvent être considérables (Cushing 1975). Il est donc essentiel de bien connaître et comprendre les facteurs qui font varier la croissance et la survie larvaire afin de bien prédire le recrutement larvaire, qui influe directement sur la force d'une classe d'âge (Cushing 1996; Fuiman & Werner 2002). L'évaluation et la prédiction de la variabilité du recrutement à partir du stock reproducteur ont longtemps été employées comme outil de gestion. Bien qu'elle puisse à première vue paraître plus simple d'utilisation, cette méthode comporte certaines carences. En ce sens, il fut démontré que de fortes concentrations de géniteurs pouvaient mener à de faibles et à de fortes classes d'âge. De faibles concentrations de géniteurs mènent généralement à de faibles classes d'âge mais elles peuvent occasionnellement mener à de très fortes classes d'âge (Hjort 1926). L'utilisation du nombre de géniteurs comme méthode de prédiction des fluctuations des stocks est donc imprécise, ne pouvant

tenir compte de la grande variabilité du taux de survie larvaire. À l'opposé, l'étude de l'ichtyoplancton, qui est constitué des larves et œufs de poissons, permet d'anticiper avec quelques années d'avance quelles seront les variations à l'intérieur des classes d'âge et par le fait même, du stock exploitable. Elle permet donc d'agir de manière proactive et de mettre en place des plans de gestion plus adéquats.

1.1 État des connaissances sur le recrutement larvaire

Les connaissances scientifiques sur le recrutement larvaire se sont grandement accrues au cours des dernières décennies. Une des principales difficultés en ce qui a trait à la compréhension du recrutement larvaire est de connaître les facteurs qui ont une influence sur la croissance des larves. Ces facteurs sont souvent multiples et les interactions entre eux sont diverses. Celles-ci varient d'une espèce de poisson à une autre et d'un système à l'autre. Néanmoins, la force des classes d'âge et l'importance du recrutement semble être régis par quelques processus décisifs survenant lors des jeunes stades de vie (Cushing 1990; Leggett & DeBlois 1994). Certaines hypothèses sont largement admises et peuvent être appliquées à bon nombre d'espèces.

Parmi les premiers travaux menés sur la question, Hjort (1914, 1926) a proposé l'hypothèse de la «période critique». Cette hypothèse s'applique à la période durant laquelle les larves passent d'une alimentation endogène à une alimentation exogène. Face à l'épuisement des réserves comprises dans leur sac vitellin, les larves doivent parvenir à s'alimenter d'elles-mêmes en capturant des proies dans le milieu. Cette transition, ou «période critique», aurait une incidence directe sur les chances de survie des larves. Si la

nourriture est abondante lors du changement d'alimentation, le taux de survie larvaire sera élevé. À l'opposé, si la nourriture est peu abondante, le taux de mortalité sera élevé (voir revue dans Fuiman & Werner 2002). Selon Hjort (1914), la variabilité spatio-temporelle de la production de proies zooplanctoniques expliquerait les variations interannuelles de recrutement et par conséquent, les différences de force entre les classes d'âge.

Allant quelque peu dans le même sens que l'hypothèse de Hjort (1914, 1926) tout en apportant certains éléments nouveaux, l'hypothèse du «match/mismatch», émise par Cushing (1975, 1990), porte sur la relation prédateur/proie qui s'établit entre les larves de poisson et leurs proies zooplanctoniques. Pour que les taux de croissance et de survie des larves soient bons, ils doivent correspondre avec des fortes abondances de leurs proies zooplanctoniques préférentielles. Selon Cushing (1975), certaines espèces de poisson frayeraient à l'automne alors que d'autres frayeraient au printemps en fonction des plus fortes émergences de leurs proies préférentielles. Les périodes de fraye étant plus ou moins fixes et les épisodes de fortes abondances zooplanctoniques étant variables, les chances de rencontre des conditions optimales d'alimentation seraient variables d'une année à l'autre. Un «match» serait caractérisé par la rencontre de fortes abondances de larves avec de fortes concentrations de leurs proies zooplanctoniques. À l'opposé, un «mismatch» se traduirait par un décalage temporel entre ces deux pointes d'abondances. Comme pour l'hypothèse de la «période critique» (Hjort 1914, 1926), la famine serait encore le principal facteur de mortalité. Par contre, l'hypothèse du «match/mismatch» suggère que la période de

vulnérabilité des larves serait plus longue que la simple transition entre l'alimentation endogène vers l'alimentation exogène.

Partant une fois de plus des prémisses établies par les travaux de Hjort (1914, 1926), Lasker (1975, 1978) amène l'hypothèse de l'océan stable. Selon cette hypothèse, la nourriture serait en moyenne insuffisante dans le milieu pour assurer la survie des larves de poisson. Les travaux de Beers et Stewart (1967, 1969) concluent également que la densité moyenne de proies est trop faible pour assurer une bonne survie larvaire. Celle-ci dépendrait donc de la rencontre des larves avec des agrégats de proies zooplanctoniques. Selon Lasker (1975), la trop grande turbulence de l'eau engendrerait une dilution verticale des proies zooplanctoniques. Cette dilution se ferait au détriment des larves de poisson qui éprouveraient une plus grande difficulté à trouver une quantité suffisante de proies. Les larves présenteraient ainsi des taux de croissance plus faibles et des taux de mortalité plus élevés. Une eau trop agitée par de fréquentes tempêtes serait donc défavorable au recrutement larvaire (Lasker 1975).

Certains auteurs ont concentré leurs recherches sur les liens existants entre les zones de production et les zones d'alevinage (ou zones de croissance larvaire). Il fut démontré que celles-ci sont souvent distantes des zones de production et des habitats de vie adulte. Afin d'atteindre les zones d'alevinage au moment opportun, les larves de poisson requièrent des courants et des conditions d'alimentation de transition qui soient appropriés (Fuiman & Werner 2002). Selon l'hypothèse du «member/vagrant», ou membres/vagabonds, émise par Sinclair (1988), les zones de fraye présentent une certaine

constance spatiale d'année en année. Celles-ci seraient en partie déterminées par la présence de courants qui amèneraient les larves et œufs de poisson par transport passif vers les zones d'alevinage les plus favorables. La sélection par les géniteurs des mêmes lieux et périodes de fraye à travers les années permettrait d'éviter la dispersion en assurant la rétention dans les zones les plus appropriées. Les larves dites «vagabondes» seraient celles qui auraient échappé à la population principale. Cette situation s'opérerait en bonne partie par cause de surpopulation menant à des mécanismes dépendants de la densité («density-dependant») et conséquemment, à la fraye d'une partie des reproducteurs dans des zones moins favorables (Sinclair 1988). Dans ce cas précis, l'accroissement du stock reproducteur ne se traduirait pas par un meilleur recrutement.

De nombreuses études ont démontré l'importance d'une croissance larvaire rapide pour mieux éviter la prédation et assurer un plus fort taux de survie (Chambers & Leggett 1987; Miller *et al.* 1988; Anderson 1988; Sirois & Dodson 2000; Takasuka & Aoki 2006). À la base, la plupart de ces études partent du principe de croissance-mortalité proposé par Anderson (1988). Dans ce contexte, Miller *et al.* (1988) ont émis l'hypothèse «bigger is better». Dans le cadre de leurs travaux, ils ont réalisé des comparaisons de taux de croissance et de taux de survie intra et inter spécifiques utilisant 72 espèces de poissons. Ils concluent qu'à l'intérieur d'une même espèce, les larves plus grandes à l'éclosion auront une plus grande période de temps pour débiter leur alimentation exogène et conséquemment, une période critique (*sensu* Hjort) moins prononcée. Par ailleurs, il semble que les espèces produisant des larves plus grosses à l'éclosion soient moins touchées par la

mortalité larvaire que les espèces produisant des larves plus petites (Miller *et al.* 1988). Les larves plus petites seraient moins aptes à survivre à des périodes de disettes en raison des moins grandes réserves comprises dans leur sac vitellin (Hunter 1981). De plus, leurs moins grandes capacités natatoires limitent leurs déplacements et par conséquent, leur habilité à poursuivre et capturer des proies (Blaxter 1986; Webb & Weihs 1986). Enfin, les larves de plus petite taille sont souvent plus vulnérables à la prédation notamment parce que leur capacité de fuite sont réduites (Blaxter 1986; Zaret 1980). Bien que la croissance rapide des larves favorise très souvent la survie, il semble que l'inverse puisse parfois se produire. Dans certains cas, ce serait les larves à croissance lente qui présenteraient des meilleurs taux de survie (van der Veer *et al.* 1994; Gleason & Bengtson 1996; Good *et al.* 2001).

Plus récemment, Takasuka *et al.* (2003, 2004a, 2004b) ont amené des éléments importants à la compréhension du recrutement larvaire en émettant l'hypothèse du «growth-selective predation» ou prédation croissance-sélective. Dans le contexte de l'hypothèse de croissance-mortalité (Anderson 1988), l'hypothèse de prédation croissance-sélective propose que les prédateurs seraient sélectifs à des individus à taux de croissance inférieurs. Pour un groupe de larves de même taille, les prédateurs sélectionneraient les individus ayant une croissance plus lente parce que ceux-ci leur fourniraient un plus grand gain énergétique. Cette hypothèse corrobore l'hypothèse «bigger is better» (Miller *et al.* 1988) qui suggère que les larves à croissance rapide présentent de meilleures chance de survie.

Les facteurs limitant la croissance et le recrutement larvaire varient en fonction des espèces et des habitats (Miller *et al.* 1988). Certaines espèces sont plus sensibles à la famine (Lasker 1975, 1978) alors que d'autres seront plus affectées par la prédation ou par des facteurs abiotiques (Cushing 1975; Lett & Kohler 1976; Winters 1976; Hunter 1981; Bailey & Houde 1989). Au nombre des facteurs abiotiques ayant un impact important, l'accroissement de la température de l'eau, qui favorise un métabolisme plus rapide, serait positivement corrélé avec l'augmentation du taux de croissance journalière (Miller *et al.* 1988; Fuiman & Werner 2002). Les facteurs limitant peuvent également être nombreux et interagir entre eux. En ce sens, Crecco & Savoy (1983, 1984, 1985) ont établi que la croissance larvaire de l'alose savoureuse (*Alosa sapidissima*) dans la rivière Connecticut était fortement influencée par le débit, la température de l'eau et la densité du zooplancton. Quoi qu'il en soit, les fluctuations interannuelles du recrutement larvaire peuvent être colossales. Ces importantes variations d'ordre de grandeur entre les classes d'âge ne requièrent pas de conditions environnementales extrêmes (Houde 1987). De faibles fluctuations de paramètres biotiques ou abiotiques ayant une grande influence sur la croissance larvaire d'une espèce, peuvent être suffisantes pour faire varier la durée des stades et avoir une influence capitale sur les chances de survie des larves (Houde 1987, 1989). Dans l'ensemble, la compréhension des mécanismes régissant le recrutement larvaire demeure la clé à la prédiction des fluctuations des stocks de poissons tant marins que dulcicoles.

1.2 Les fjords

Situés dans des hautes latitudes, les fjords ont déjà été ou sont encore excavés par l'érosion glaciaire (Syvitski *et al.* 1987). De manière générale, les fjords sont étroits et encaissés et ils peuvent atteindre des profondeurs allant jusqu'à 1300 m (Brattegard 1980). Les parois qui les délimitent sont ordinairement en forme de «U» témoignant du passage relativement récent des glaciers. Les fjords ont également une longueur très variable qui peut atteindre jusqu'à 400 km. (Pickard & Stanton 1980). De manière générale, ils comportent un ou plusieurs seuils sous-marins de profondeur variée qui délimitent des bassins (Farmer & Freeland 1983). La présence de ces seuils à l'embouchure et à l'intérieur des fjords influence la circulation de l'eau. Ils affectent aussi les échanges au niveau de la faune entre les fjords et les eaux avoisinantes (Pickard & Stanton 1980). Affectés par des apports d'eau douce, la majorité des fjords présentent une circulation de surface de type estuarienne (Ozretich 1975). Leurs eaux sont caractérisées par une importante stratification. L'eau douce ou saumâtre en surface laisse place à une eau de mer plus salée et de circulation de marée en zone profonde (Pickard & Stanton 1980; Farmer & Freeland 1983). À la rencontre entre ces deux couches, on observe la présence d'une pycnocline qui se situe, pour la plupart des fjords, à une profondeur variant entre 10 et 20 mètres (Pickard et Stanton 1980). La plupart des fjords subissent des marées variant entre 1,5 et 5,5 mètres d'amplitude (Pickard et Stanton 1980), bien que certains ne soient pas affectés par ces variations de niveau d'eau. Les marées jouent d'ailleurs un rôle important dans le mélange des eaux douces et salées en plus de contribuer au renouvellement des eaux profondes.

La circulation océanique constitue un aspect important de la dynamique interne des fjords, affectant grandement la répartition spatiale de la faune aquatique présente (Farmer & Freeland 1983). En ce sens, les profondeurs des fjords constituent des zones où l'eau est difficilement renouvelée, notamment en raison de la présence de seuils externes (Farmer & Freeland 1983; Bélanger 2003). En conséquence du renouvellement limité des eaux, le pourcentage d'oxygène dissous est généralement moins élevé en profondeur qu'en surface (Anderson & Devol 1973). Le taux d'oxygène dissous des eaux profondes fluctue en fonction de leur taux de renouvellement qui est très variable d'un fjord à l'autre (Skreslet & Loeng 1977; Farmer & Freeland 1983). De manière générale, les conditions favorables au renouvellement des eaux de fond seraient plus fréquemment rencontrées en hiver qu'en été (Skreslet & Loeng 1977; Beyer 1976). En ce sens, la dilution attribuable à la plus forte décharge d'eau douce combinée au réchauffement de surface estival ferait décroître la densité de l'eau à la sortie du seuil externe. Cette conjoncture limiterait l'entrée de nouvelle eau dans les profondeurs (Ozretich 1975).

Les fjords sont également caractérisés par la présence de gradients d'un bon nombre de facteurs abiotiques. Ces gradients peuvent être verticaux et horizontaux et d'une grande amplitude sur un espace restreint (Brattegard 1980). En raison de cette grande variabilité, la diversité biologique et la distribution de plusieurs espèces peuvent différer considérablement entre deux fjords voisins. De manière générale, les espèces habitant ces écosystèmes sont diversifiées et appartiennent à différents types de distributions géographiques: cosmopolite, tempérée chaude, tempérée froide, sub-arctique et arctique

(Brattegard 1980). Les parties inférieures des fjords sont en quelques sortes des environnements de conservation, en raison de la résidence relativement longue des eaux qui sont peu affectées par les changements climatiques observés en surface (Brattegard 1980). Ces profondeurs agissent ainsi souvent comme des enclaves biogéographiques.

Bon nombre de fjords ont été pendant longtemps considérés comme des pouponnières pour de nombreuses espèces de poisson pêchées commercialement (Carmo Lopes 1979; Matthews & Heimdal 1980). Cette productivité est souvent favorisée par des apports provenant de la terre ferme qui augmentent le niveau de nutriments présents. Ces apports participent fortement à l'accroissement de la production primaire, qui constitue la base de la chaîne alimentaire (Aksnes *et al.* 1989). Les fjords peuvent ainsi présenter des conditions très favorables à la croissance larvaire de certaines espèces de poisson comme il fut démontré pour la goberge de l'Alaska (Müter & Norcross 1994; Skreslet 1978).

Dans un autre ordre d'idées, une partie du début de vie pélagique de plusieurs espèces de poisson, qu'il s'agisse de poissons de fond ou non, se déroule dans les 30 premiers mètres de la colonne d'eau (Sundby 1983, 1991; Ellertsen *et al.*, 1992; Asplin *et al.* 1999). Dans cette couche de surface, les mouvements de masse d'eau sont importants et sont la conséquence de plusieurs facteurs (vents, apports venant de la terre ferme, mouvements de convection, etc.). Par définition, les organismes planctoniques se dispersent en dérivant au gré des courants. Les échanges d'eau entre un fjord et la zone extérieure contiguë, constitueraient ainsi un des principaux agents responsables de la structure et de la dynamique des communautés ichtyoplanctoniques dans le fjord (Bailey 1981; Taggart &

Leggett, 1987; Svendsen *et al.* 1995; Knutsen *et al.* 2004). Il est toutefois difficile d'établir précisément à quelles échelles spatiales et temporelles s'exercerait cette influence. Tel que soulevé précédemment, les fjords constituent parfois des pouponnières pour certaines espèces de poisson lorsque les conditions sont favorables. Ils peuvent aussi représenter des zones productives qui vont permettre des apports d'ichtyoplancton significatifs et qui auront une importante influence sur les pêcheries dans des zones avoisinantes (Pihl & Ulmestrand 1993). En ce sens, il semble clair que certaines espèces de poisson à l'état larvaire, notamment des poissons de fond, ne possèdent pas les adaptations morphologiques pour résister au courant de décharge observé dans la couche de surface de plusieurs de fjords. Les larves sont alors transportées vers l'extérieur du fjord et l'espèce a recours à d'autres moyens, dont la migration d'adultes ou l'advection de juvéniles, pour assurer le maintien de sa population à l'intérieur du fjord. (Skreslet 1978). Toutefois, certaines espèces de poisson ont développé des comportements leur permettant de se maintenir dans des zones productives et d'éviter le transport passif par les courants (Ellertsen *et al.* 1992; Kaartvedt 1993; Brander 1994; Eiane *et al.* 1998). Conséquemment, la structure des communautés à l'intérieur d'un fjord diffère souvent de ce qui est observé à l'extérieur de celui-ci (Mc Kelvie 1985; Antezana 1999; Asplin *et al.* 1999).

1.3 Le fjord du Saguenay

Le fjord du Saguenay, qui constitue le seul fjord d'importance dans le sud du Québec, comporte une arrivée d'eau douce importante en la rivière Saguenay (Schafer *et al.* 1990). Il est situé dans une dépression tectonique qui a été façonnée par les glaciers au

cours des dernières glaciations (Drainville 1968). Son bassin versant est considérable, couvrant une superficie de plus de 88 000 km², et son débit annuel moyen près de l'embouchure est de 1770 m³/sec. (Maltais 1980). Comme la majorité des fjords, le Saguenay possède un seuil à sa sortie à une profondeur de 20 mètres et deux autres seuils internes, qui délimitent trois bassins distincts (Drainville 1968). Par ailleurs, les marées dans le fjord du Saguenay sont plus importantes à son entrée que dans la majorité des fjords, dépassant les six mètres d'amplitude au printemps (Bélanger 2003). Ces marées permettent le renouvellement de la portion inférieure par des eaux salées froides qui sont à l'origine de la présence d'une faune arctique. Contrairement à ce qu'on observe dans plusieurs autres fjords où le renouvellement est lent et occasionnel (Gade 1973; Long 1976; Stigebrandt 1976), le renouvellement des eaux profondes dans le Saguenay se ferait sur une base plus régulière. Bien que le bassin amont et principal soit moins souvent renouvelé, l'apport de nouvelle eau dans les bassins avals se ferait quotidiennement (Thériault & Lacroix 1976; Seibert *et al.* 1979; Thériault *et al.* 1980, 1984). Le renouvellement estival du bassin amont a également été démontré (Drainville 1968; Schafer *et al.* 1990; Bélanger 2003). Tel qu'évoqué précédemment, l'arrivée d'eau en provenance de l'estuaire apporterait une grande quantité de zooplancton dans le fjord (Strömngren 1974, 1976; Rainville 1979). Applicable pour le zooplancton, ces processus pourraient se répéter en partie pour l'ichtyoplancton qui est aussi soumis au mouvement des masses d'eau. Ainsi, l'advection de sébastes (*Sebastes sp.*) à de jeunes stades, pourrait constituer un facteur prépondérant pour le recrutement de cette espèce dans le fjord du Saguenay (Campana *et al.* 2007).

Sur le plan biologique, le fjord du Saguenay abrite une faune aquatique diversifiée qui comprend plus de 60 espèces de poisson regroupées en 21 familles. Ces espèces peuvent être classées en quatre groupes biogéographiques : arctique, subarctique, boréal-arctique et boréal (Drainville 1970). La présence d'espèces telles le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*), le sébaste (*Sebastes spp.*), la morue franche (*Gadus morhua*) et l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) a mené au développement récent de la pêche sportive hivernale sur le fjord (Lambert & Bérubé 2002). Ayant connu une expansion importante au cours des 20 dernières années, la pêche hivernale sur le Saguenay génère des retombées annuelles se chiffrant à près de quatre millions de dollars vers le début des années 2000 (MPO 2005). Depuis 1999, les taux de capture de plusieurs espèces ont fortement chuté (MPO 2005) forçant le Ministère de Pêches et Océans Canada à tenter de réduire la pression en raccourcissant la période de pêche hivernale. Cette situation a mis en lumière le manque de connaissances sur le recrutement larvaire de ces espèces.

Face à ce manque de connaissances, une première étude menée par Sirois *et al.* (2009) a permis d'apporter de nouveaux éléments de compréhension du recrutement de certaines espèces de poisson vivant dans le fjord. Cette étude a d'abord démontré qu'en ce qui concerne les poissons de fond, les diverses espèces de morue (*Gadus spp.*) et de sébastes (*Sebastes spp.*) auraient recours à la migration de juvéniles en provenance de l'estuaire pour assurer leur maintien. De fait, les quelques larves de ces espèces qui ont été capturées dans le Saguenay au cours des échantillonnages de 2004 et 2005 ne dépassaient pas 8,6 et 10 mm respectivement pour les sébastes et les morues. Des lectures d'otolithes

faites sur des larves de sébastes capturées en 2004 ont démontré qu'aucune larve ne dépassait quatre jours d'âge lors de la capture. Ceci suppose que le fjord du Saguenay constitue une zone de production mais non une zone de rétention larvaire efficace pour ces espèces (Sirois *et al.* 2009). Les larves seraient soit expulsées ou décimées en grand nombre (par un choc osmotique ou autre) ce qui expliquerait qu'aucune larve dépassant les quatre jours d'âge n'ait été récoltée. Le manque de connaissances générales sur la biologie du flétan du Groenland (*R. hippoglossoides*) n'a pas permis de tirer de conclusion sur le recrutement de cette espèce. En se basant sur des travaux antérieurs effectués dans le Saguenay (Arthur & Albert 1993; Sévigny 1994), il s'est avéré toutefois peu probable que la production de flétan origine de l'intérieur du fjord. Pour se maintenir, l'espèce aurait donc recours aux apports en provenance de l'estuaire du St-Laurent. L'irrégularité du renouvellement des eaux profondes du fjord à partir des eaux de l'estuaire, qui requièrent une longue période sans vent d'est et un faible débit d'eau douce (Bélanger 2003), laisse croire que les apports d'ichtyoplancton en provenance de l'estuaire pourraient aussi être hautement variable.

Par ailleurs, les travaux récents sur la génétique des populations et sur les éléments traces corroborent les hypothèses mises de l'avant par les inventaires ichtyoplanctoniques réalisés par Sirois *et al.* (2009). Notamment, les travaux de Campana *et al.* (2007) ont démontré que les sébastes de l'estuaire présentaient d'importantes différences avec les sébastes du Saguenay, au niveau des éléments traces présents dans les otolithes. Roques *et al.* (2002) ont pour leur part établi qu'il n'existait pas de différences génétiques entre les

deux populations de sébastes laissant croire en la présence d'une seule et même population. Plus récemment, Sévigny *et al.* (2009) ont également démontré, par l'analyse de marqueurs sur différentes espèces de poisson de fond et de crustacés, que les organismes du Saguenay et du St-Laurent appartiennent aux mêmes populations. En ce qui concerne l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) et le capelan (*Mallotus vilosus*), Sirois *et al.* (2009) ont clairement démontré que les populations présentes dans le Saguenay se reproduisaient de manière efficace en ses eaux. La présence de larves de tailles diverses sur une bonne partie de l'été et dans la portion amont du fjord, constitue la preuve tangible d'une reproduction efficace de ces deux espèces. Dans un autre ordre d'idées, la presque totalité (plus de 99%) des larves capturées lors des échantillonnages de 2004 et 2005 se trouvaient dans la strate supérieure saumâtre du fjord. Par contre, près de 12 % de l'ensemble des œufs capturés se trouvaient dans la couche profonde. Ceci laisse présumer qu'il y a production d'œufs dans la couche profonde ou encore, que l'advection d'œufs en provenance de l'estuaire du St-Laurent est non négligeable (Sirois *et al.* 2009).

1.4 Objectifs

L'éperlan arc-en-ciel constitue une espèce fourragère clé dans l'alimentation de plusieurs espèces de poisson présentes dans le fjord du Saguenay. C'est également une espèce très exploitée par la pêche sportive hivernale. Les travaux amorcés par Sirois *et al.* (2009) ont démontré que l'éperlan arc-en-ciel constituait l'une des seules espèces de poisson présentes dans le Saguenay, dont le recrutement repose sur la production locale. La présente étude s'inscrit dans le même contexte que celle de Sirois *et al.* (2009), se basant

notamment sur les mêmes échantillons et campagnes terrain. Dans cet optique, l'objectif général de ce second volet était d'apporter des éléments nouveaux à la compréhension du recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel dans le fjord du Saguenay. De manière plus précise, la présente étude visait à déterminer les facteurs biotiques et abiotiques influençant la croissance et le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel. On cherchait également à mieux définir les zones et périodes de reproduction de ce poisson dans le Saguenay.

CHAPITRE II

MESOOZOOPLANKTON SPECIES ASSEMBLAGES AND FRESH WATER
DISCHARGE INFLUENCE ON RAINBOW SMELT (*Osmerus mordax*) LARVAE
DISTRIBUTION AND GROWTH IN THE SAGUENAY FJORD, CANADA.

2.1 Introduction

Since Hjort's work (1914, 1926) and his hypothesis on the « critical period », the importance of understanding larval growth and survival to explain inter-annual recruitment fluctuations in fish stocks has been demonstrated (Anderson 1988, Cushing 1990, 1996, Leggett & Deblois 1994, Beaugrand *et al.* 2003). Depending on species, the most important part of the recruitment could be regulated during either the larval or juvenile stage (Houde, 1987), as starvation and dispersion are among the factors that greatly affect fish early life mortality (Sinclair 1988, Cushing 1990). Moreover, high mortality during larval and juvenile stages is often attributable to more than one factor (Leggett *et al.* 1994). Many paradigms have been put forth to explain larval recruitment in fish populations. According to the growth-predation hypothesis (Anderson 1988), fast growing larvae would experience a greater chance of surviving, as they would more easily escape from a predator than slow growing larvae. At a given age, slow growing larvae would be more easily eliminated by increased predation due to their smaller size, as proposed by the « bigger-is-better » hypothesis (Miller *et al.* 1988). Their prolonged larval stage would also expose them to high predation that prevails during early life, as explained by the stage duration hypothesis (Chambers and Leggett 1987). The growth-selective predation hypothesis of Takasuka *et al.* (2003, 2004a, 2004b) also suggested greater predation on slow growing larvae due to higher energetic gain for predators feeding on them. However, in some cases, slower-growing larvae could have the greatest surviving chances because of higher predation pressure on larger larvae from visual predators (Van der Veer *et al.* 1994,

Gleason & Bengtson 1996, Good *et al.* 2001). Nevertheless, understanding the factors influencing larval growth of a fish population remains the key to predicting its recruitment fluctuations (Hjort 1926, Crecco & Savoy 1985, Good *et al.* 2001, Takasuka & Aoki 2006).

Larval growth is influenced by environmental conditions. Therefore, abiotic conditions (e.g. temperature and turbulence) and biotic conditions (e.g. food availability) prevailing during the fish's first stages will have a considerable impact on its growth and, consequently, on larval recruitment (Anderson 1988, Mackenzie 2000, Houde 2002, Takasuka & Aoki 2006). Moreover, the variation of these parameters year after year will have a direct influence on the recruitment fluctuations and on year-class strength (Good *et al.* 2001, Ringuette *et al.* 2002, Robert *et al.* 2006).

Fjords can be highly productive systems and can represent a good nursery habitat for many fish species (Müter et Norcross, 1994). Spawning of diverse fish has been observed in many Norwegian fjords along with the migration of larvae inside and outside the fjords (Skreslet, 1978). Generally, fjords experience high variations in environmental conditions, both spatially and temporally (Farmer & Freeland 1983). Thus, in some fjords, the fresh water runoff, combined with the sea water influence, creates an important temperature and salinity gradient. Estuarine circulation that normally takes place in such systems is characterized by distinct water layers (Ozretich, 1975). The surface layer is usually composed of brackish water, where salinity increases from upstream to downstream. The bottom layer is ordinarily characterized by sea water.

The Saguenay Fjord, in eastern Canada, is a typical fjord from a geomorphologic and an oceanographic point of view (Syvitski *et al.* 1987, Schafer *et al.* 1990). The presence of three sills influences water circulation, creating important gradients of various abiotic and biotic conditions (e.g. temperature, salinity, zooplankton assemblage, etc.) (Drainville 1968, 1970, Côté & Lacroix 1979, De Ladurantaye *et al.* 1984). This space and time variability should create important fluctuations in larval feeding, growth and survival in the fjord.

Rainbow smelt (*Osmerus mordax*) is one of the most abundant fish species that lives and reproduces in the Saguenay Fjord (Sirois *et al.* 2009), constituting a genetically distinct population from the St. Lawrence Estuary rainbow smelt populations (Lecomte 2005). Previous studies made in the neighboring estuary showed that the highest density of larval rainbow smelt was found at salinities between 0 and 10 PSU, which corresponds to the estuarine turbidity maximum (ETM) (Sirois & Dodson 2000b). It was also demonstrated that food density and parasitism had an important impact on growth and survival of larval rainbow smelt (Sirois & Dodson 2000a). In the St. Lawrence Estuary ETM, the calanoid copepod *Eurytemora affinis* appeared to be the primary food source for fish larvae such as larval rainbow smelt (Winkler *et al.* 2003).

This study's main objective was to assess the influence of environmental conditions on the density, growth and survival of larval rainbow smelt in the Saguenay Fjord. To reach this objective, mesozooplankton and rainbow smelt larvae were sampled in 2004 and 2005. Mesozooplankton assemblages were first used to determine biologically different zones in

the Saguenay Fjord. Second, environmental conditions, such as mesozooplankton density, surface temperature and surface salinity, were compared between the three zones and related to density and growth of rainbow smelt larvae.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Study site

The Saguenay Fjord is located on the north shore of the St. Lawrence Estuary, approximately 180 km north of Quebec City, Canada (Fig. 1). It is about 120 km long and its width varies between 1 km and 6 km (Schafer *et al.* 1990). It is divided in three distinct basins (upper, mid, lower) separated by sills of variable depth. Its maximum depth reaches 275 m in the upper and main basin. A sill located at the fjord's entrance at about 20 m deep limits water exchanges between the fjord and the neighboring St. Lawrence Estuary. The fjord's waters in spring, summer and fall are characterized by a thermo-halocline that separates a thin (0-20 m), warm (5-20 °C) and brackish (2-25 PSU) surface layer from a thick (20-275 m), cold (0-2 °C) and salty (25-31 PSU) bottom layer. The surface layer is influenced by summer air warming and fresh water discharge of the Saguenay River (annual average: $1770 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). In winter, waters are more homogenous and more salty as fresh water discharge declines. The bottom layer is renewed by the cold, salty and well oxygenated water of the St. Lawrence Estuary. The upper fjord is divided in two channels, the « bras du Nord » and the « Baie des Ha! Ha! », which is less influenced by fresh water discharge.

From a biological point of view, the Saguenay Fjord is considered to be weakly productive (Côté & Lacroix 1979). More than 60 fish species, subdivided in 21 families, are encountered in the fjord (Drainville, 1968). The anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) is mostly found in the surface layer throughout the fjord at all life stages (Drainville 1970, Sirois *et al.* 2009).

2.2.2 Field survey

Sampling was made on seven transects along the fjord, with at least one transect in every basin. The upper basin comprised the transects Jaseux, Ha! Ha!, Sable, Eternite and Jean. The mid basin included the transect Marguerite and the lower basin, the transect Boule (Fig. 1). A total of 21 stations were sampled (two coastal stations and one central station for each transect). The sampling took place on six occasions in 2004 (May 18th and 20th; June 9th and 12th; June 29th and 30th; July 26th and 27th; August 30th and 31st; October 5th and 6th) and on five occasions in 2005 (June 8th; June 20th and 22nd; July 11th and 12th; August 10th and 11th; August 30th and September 4th). On June 8th 2005, the transects Jean, Marguerite and Boule were not sampled due to mechanical problems.

Mesozooplankton was sampled with a plankton net of 1 m diameter and mesh size of 158 μm deployed vertically. For central stations, the two layers were sampled separately, whereas in coastal stations, only the surface layer was sampled. Maximum depth was the same for central stations and ichthyoplankton sampling. All organisms captured were anesthetized in a carbon dioxide solution and kept in a 4 % buffered formaldehyde solution. The physical parameters (i.e. salinity, temperature, dissolved oxygen and conductivity)

were recorded with a CTD SEABIRD SBE 19 deployed vertically to a 120 m maximum depth. However, as rainbow smelt larvae were found in the first 15 m (Sirois et al. 2009), physical parameters were presented only for the surface layer, where estuarine circulation occurs (Drainville 1968, Ozretich 1975, Schaffer 1990).

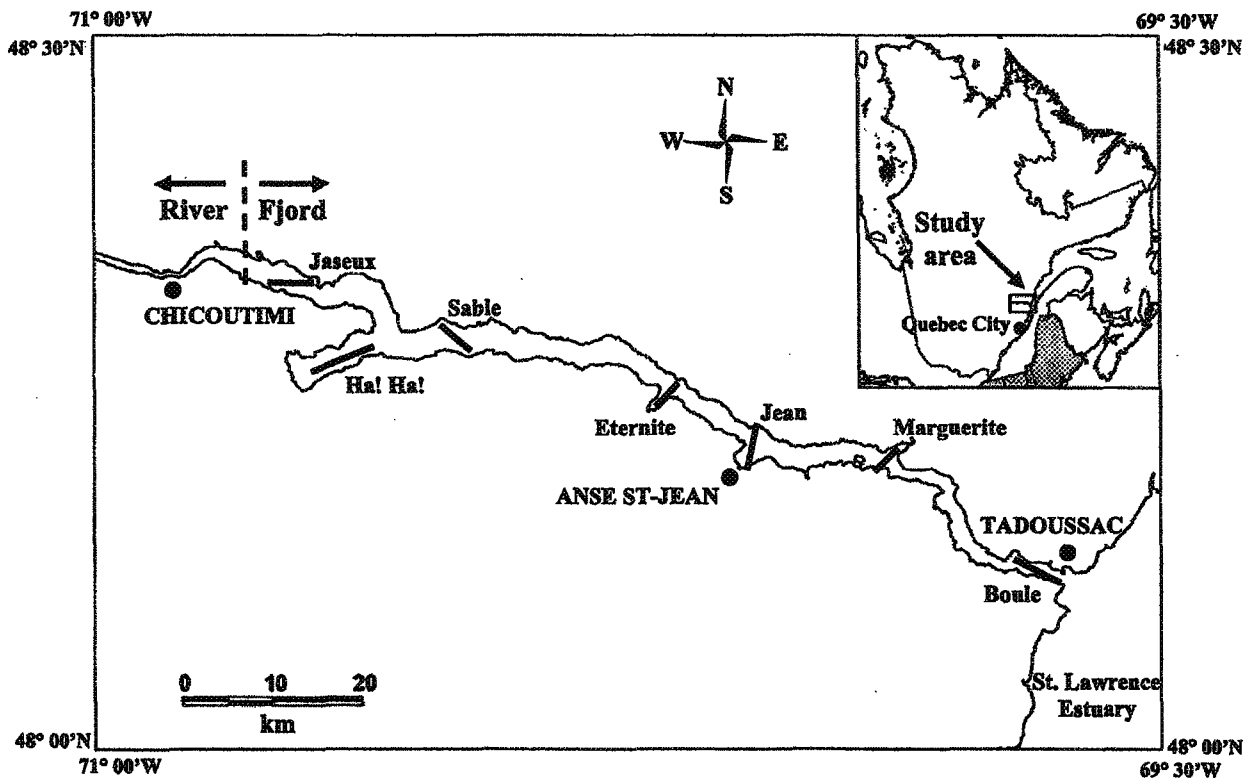


Fig. 1. Saguenay Fjord location in eastern Canada (upper right) and location of the seven sampled transects.

In 2004, ichthyoplankton was sampled using a bongo net of 50 cm opening and mesh size of 475 μm . In 2005, the same net was used for the first and the last surveys, whereas a Tucker trawl of 1 m opening and mesh size of 500 μm was used for the three other surveys. Both devices were deployed by double-oblique traits. All nets were equipped with

mechanical flow meters (General Oceanics, Model 2030) to measure filtration rate and with Minilog VEMCO thermograph to measure depth and water temperature. For central stations, the maximum sampling depth varied between 80 and 120 m, depending on the maximum depth encountered at each station. Sampling at central stations with the Bongo net was done using integrated water column, whereas the two layers were sampled separately when using the Tucker trawl. The sampling time varied between 10 and 15 minutes, and the volume of water filtered ranged from 150 to 980 m³. In coastal stations, only surface water (0-15 m) was sampled. Immediately after capture, the ichthyoplankton was anesthetized in a carbon dioxide solution and kept in 95 % ethanol. The ethanol was changed less than one day after sampling date to prevent the solution from becoming too acidic (Butler 1992) and to assure the proper ethanol concentration in the sample.

2.2.3 Laboratory procedure

The mesozooplankton was analyzed in the 68 stations where smelt larvae were caught out of the 222 stations sampled. For each sample, between 400 and 500 organisms were identified to species level and to developmental stage. Density was then calculated for each taxa and developmental stages. The number of individuals per liter was determined from the volume of filtered water. Surface salinity and temperature data (measured at 1 m depth) were also converted and compiled for further analyses.

All ichthyoplankton samples were analyzed and all rainbow smelt larvae were sorted and counted. For samples containing more than 200 fish larvae, partitioning was made using a Folsom splitter. The number of larvae per 1000 m³ was then calculated. Because

most of the larvae were caught in the surface layer (Sirois *et al.* 2009), density for the Bongo net was corrected using the water volume filtered above 15 m depth.

For otolith microstructure analyses, all larvae bigger than 9 mm were selected and four larvae smaller than 9 mm were randomly chosen in each station. Some rainbow smelt larvae were also taken from the mesozooplankton samples. As they were fixed in 4 % buffered formaldehyde solution, larvae coming from these samples were significantly shorter than those fixed in 95 % ethanol, as demonstrated by the analysis of variance (ANOVA). Consequently, the preserved standard length (L_t) of larvae fixed in a formaldehyde solution was corrected to obtain the live standard length (L_o) in mm using a formula provided by Hjörleifsson and MacPhee (1992):

$$L_o = 0.47 + 1.02 L_t$$

Length of smelt larvae less than 16 mm (which includes most of the larvae analyzed in this study) fixed in 95 % ethanol was not corrected, as shrinkage appeared to be negligible for individuals of this size (Sirois *et al.* 1998). In all, 327 rainbow smelt larvae were used in otoliths analyses for 2004 and 245 for 2005.

For all larvae analyzed, sagittal otoliths were extracted and mounted on a microscope slide with thermoplastic glue (Crystal Bond). Otoliths were then measured with an image-analysis system coupled to a microscope at 600x and 1000x magnification. On each otolith, every width increment was measured along the radius axis. The increments

number was then determined to obtain the age and hatching date following the method proposed by Stevenson and Campana (1992) and by Sirois *et al.* (1998). Otoliths were measured twice by the same reader at an interval of between two and four months. Overall, 23 otoliths out of 572 were discarded because of discrepancies (more than 10 %) between the two readings.

2.2.4 Computations and statistical analyses

Mesozooplankton assemblages were analyzed based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix (Bray and Curtis 1957, Clarke 1993). Twenty-seven mesozooplankton taxa, including mostly copepods, but also cladocerans and rotifers, were considered for the analysis that compared assemblages between each station, for each date and year. As suggested by Clarke & Warwick (2001), taxa showing a single occurrence were removed from the dataset before computing the Bray-Curtis dissimilarities, since the similarities between very rare species have little meaning and tend to confuse the matrix. The data were transformed on a fourth-root basis and the dissimilarity matrix was calculated using the statistical package PRIMER v.5 (Clarke and Warwick 1994, Clarke and Gorley 2001). Non-metric multidimensional scaling (nMDS) was used to represent each sampled station and to identify potentially different mesozooplankton assemblages. Analyses of similarity (ANOSIM) were performed to test for significant differences between species assemblages. The taxa discriminating species assemblages were identified by the SIMPER procedure (Clarke 1993, Clarke and Warwick 1994, Clarke and Gorley 2001). Three distinct zones (Upstream, Ha! Ha!, Downstream) were defined in the fjord based on mesozooplankton

assemblages for both years. This subdivision was used for all subsequent analyses. Surface salinity and temperature (measured at 1 m depth), larval smelt density and growth were compared between these three zones for both years using three-way analyses of variance (ANOVA). Tukey's tests were also used to locate the significant differences between zones.

Two approaches were used to evaluate larval growth. Firstly, recent growth (mm d^{-1}) was calculated based on the three days before capture for larvae more than three days of age. This allows considering relation between larval recent growth and the environmental conditions prevailing just before the larvae was capture. Secondly, growth trajectories were reconstructed for two groups of larvae at two-day intervals. This method gives information on the growing conditions for the larvae's entire life. Growth trajectories were first established on a 10-day basis for drifting larvae between 10 and 20 days of age. Growth trajectories were then reconstructed on a 20-day basis for surviving larvae more than 20 days of age. Multiple otolith increment measurements that constitute the longitudinal record are not independent within individuals (Chambers & Miller 1995). Therefore, repeated-measures multivariate analyses of variance (RM-MANOVA) were conducted for growth-trajectory comparisons between years and zones. Both methods used back-calculated length based on otolith readings. A growth effect was calculated by a linear regression using each larvae as an independent observation ($N = 549$). A value of negative growth effect was obtained ($R = 0.8072$). Consequently, growth trajectories were calculated using the time-varying growth (TVG) method, which weights each increment

contribution in the length calculation using this growth effect factor (Sirois *et al.* 1998).

The following formula was used for back-calculating lengths:

$$L_t = L_o + \Sigma (W_t + R(W_t - W))(L_c - L_o)(O_c - O_o)^{-1}$$

where the length at age « t » (L_t) in days is calculated with the average length at hatching ($L_o = 5.81$ mm) as calculated by Sirois *et al.* (1998). « W_t » is the increment width at age « t » and « W » is the mean increment width. « W » values were calculated for each larva at three different stages: yolk-sac stage (0-7 days), preflexion stage (8-30 days) and post-flexion stage (31 days and more). « L_c » is the length at capture, « O_c » is the otolith radius at capture and « O_o » is the otolith radius at hatching. As the relation between standard length (SL) and otolith radius showed an allometric trajectory (Fig. 2), all standard length and otolith measures were transformed using natural logarithm. Hatching date frequency distributions were also constructed for each year on a three-day cohort basis.

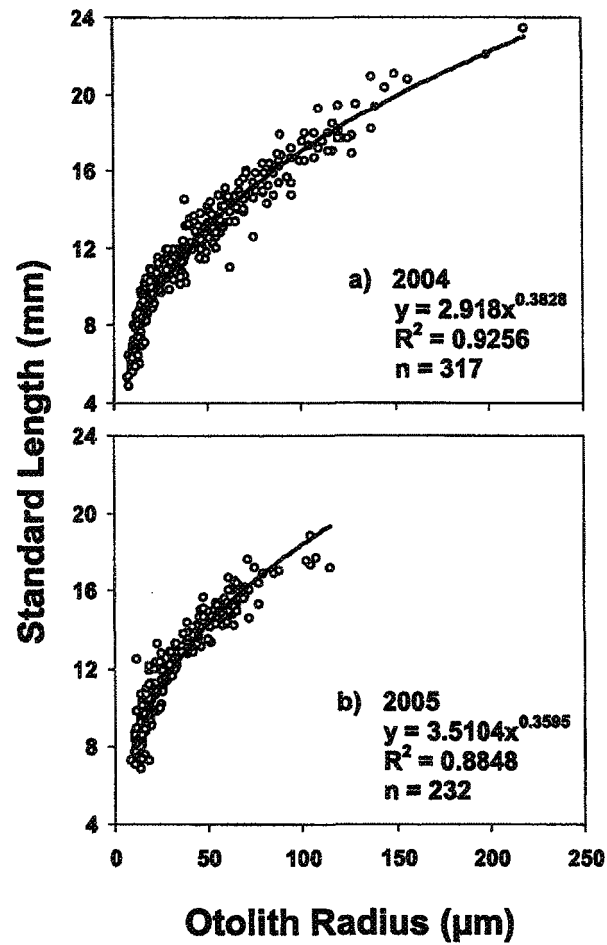


Fig. 2. Relationships between standard length and otolith radius of rainbow smelt larvae sampled in summer (a) 2004 and (b) 2005. Regression equations, R^2 values and samples sizes (n) are indicated for each year.

2.3 Results

2.3.1 Mesozooplankton assemblage and density

The relationships between mesozooplankton assemblages are illustrated by non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordinations based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix calculated on fourth-root transformed data ($\sqrt[4]{x}$) (Fig. 3). A stress value of 0.2 and 0.16 respectively for 2004 and 2005 indicates that this two-dimensional representation of the multivariate ordination is visually acceptable (Clarke & Warwick 1994). The mesozooplankton assemblages were significantly different among zones in 2004 and 2005 as indicated by the analyses of similarity (ANOSIM) (2004: $R=0.282$; $p=0.001$; 2005: $R=0.174$; $p=0.003$). Pairwise tests revealed that differences existed between all zones, excepted between Upstream and Ha! Ha! in 2005 ($p=0.09$). The Similarity Percentage analysis (SIMPER, Clarke and Warwick 1994) demonstrated that among the 27 taxa considered in the entire fjord, 5 species among our group explained between 35 % and 45 % of the dissimilarities between zones: *Eurytemora affinis*, freshwater species (*Daphnia* sp., *Bosmina* sp., *Rotifera* sp.), *Oncaea borealis*, *Acartia longiremis*, *Pseudocalanus* sp.

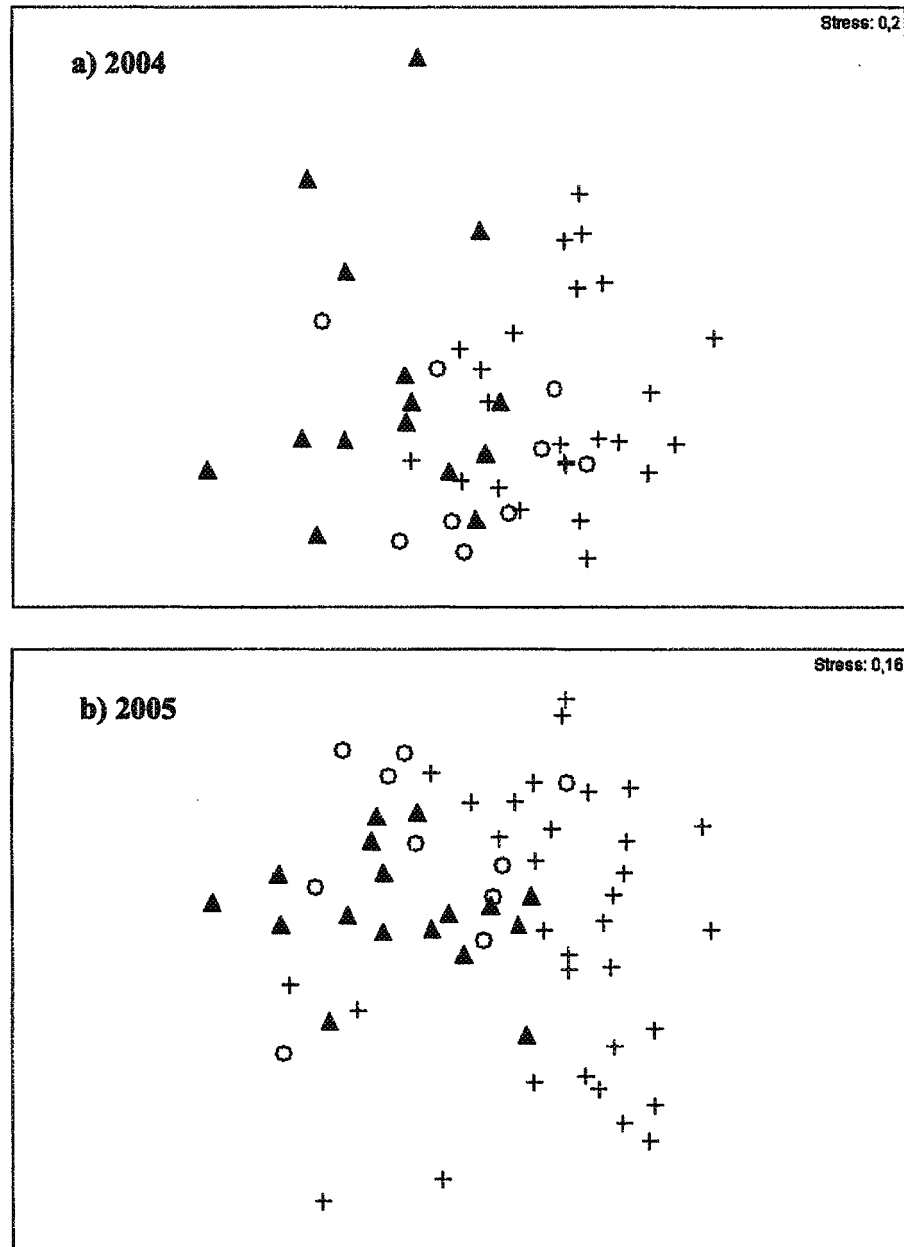


Fig. 3. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix calculated on fourth-root transformed data ($\sqrt[4]{x}$) for zooplankton samples collected along the Saguenay Fjord and grouped in zones for summer 2004 (a) and 2005 (b) (▲ = Upstream, ○ = Ha! Ha!, + = Downstream).

A three-way analysis of variance (ANOVA) testing the effect of month, year and zone on the total mesozooplankton density showed significant differences between months and zones (Table 1). The interaction between the three factors was also different, illustrating a large variation of the mesozooplankton community both on a spatial and a temporal scale. Density of the mesozooplankton community was largely influenced by the copepod *Eurytemora affinis*, which was the most abundant species, often representing more than 50 % of the mesozooplankton community. Significant variation in *E. affinis* density was noted between months and zones and was particularly high in Ha! Ha! Bay (Fig. 4). Thus, for both years, the *E. affinis* highest density was observed in Ha! Ha! Bay, whereas the highest density of total mesozooplankton was also observed in July 2004 in this zone, as revealed by a Tukey's test. However, considerable variations existed, as illustrated by the important standard error that reflected the zooplankton's patchy distribution.

Table 1. Results of three-way ANOVAs testing the effect of month, year and zone and their interactions on physical (surface salinity and temperature) and biological (mesozooplankton and *Eurytemora affinis* density, larval rainbow smelt density and recent growth) variables. Significant p-level are indicated in bold.

Source of variation	Variable	Mesozooplankton density (ind. L ⁻¹)			<i>Eurytemora affinis</i> density (ind. L ⁻¹)			Surface Salinity (PSU)			Surface temperature (°C)			Larval rainbow smelt density (ind. 1000 m ⁻³)			Larval rainbow smelt recent growth (mm d ⁻¹)		
		DF	MS	p-level	DF	MS	p-level	DF	MS	p-level	DF	MS	p-level	DF	MS	p-level	DF	MS	p-level
Month		2	40.39	<0.0001	2	41.72	<0.0001	2	589.31	<0.0001	2	315.06	<0.0001	2	7E+06	<0.0001	1	0.311	0.0041
Year		1	9.57	0.0860	1	10.06	0.0360	1	169.82	<0.0001	1	3.59	0.3739	1	1E+06	0.1461	1	0.041	<0.0001
Zone		2	42.43	<0.0001	2	41.67	<0.0001	2	224.60	<0.0001	2	22.81	0.0075	2	2E+06	0.0390	2	0.223	0.0067
Month * Year		2	3.64	0.3235	2	1.89	0.4317	2	49.24	0.0044	2	21.27	0.0104	2	355414	0.5277	1	0.057	0.2098
Month* Zone		4	8.06	0.0448	4	7.26	0.0147	4	16.45	0.1165	4	10.25	0.0642	4	3E+06	0.0015	1	0.05	0.0139
Year * Zone		2	3.85	0.3030	2	1.96	0.4180	2	0.89	0.903	2	3.47	0.4660	2	66703	0.8867	2	0.10	0.0854
Month* Zone*Year		4	10.42	0.0144	4	6.73	0.0212	4	3.81	0.7832	4	0.21	0.9959	4	264431	0.7526	1	0.001	0.3067
Residual (error)		102	3.18		102			157	8.75		157	8.75		213	554339		43	0.0079	

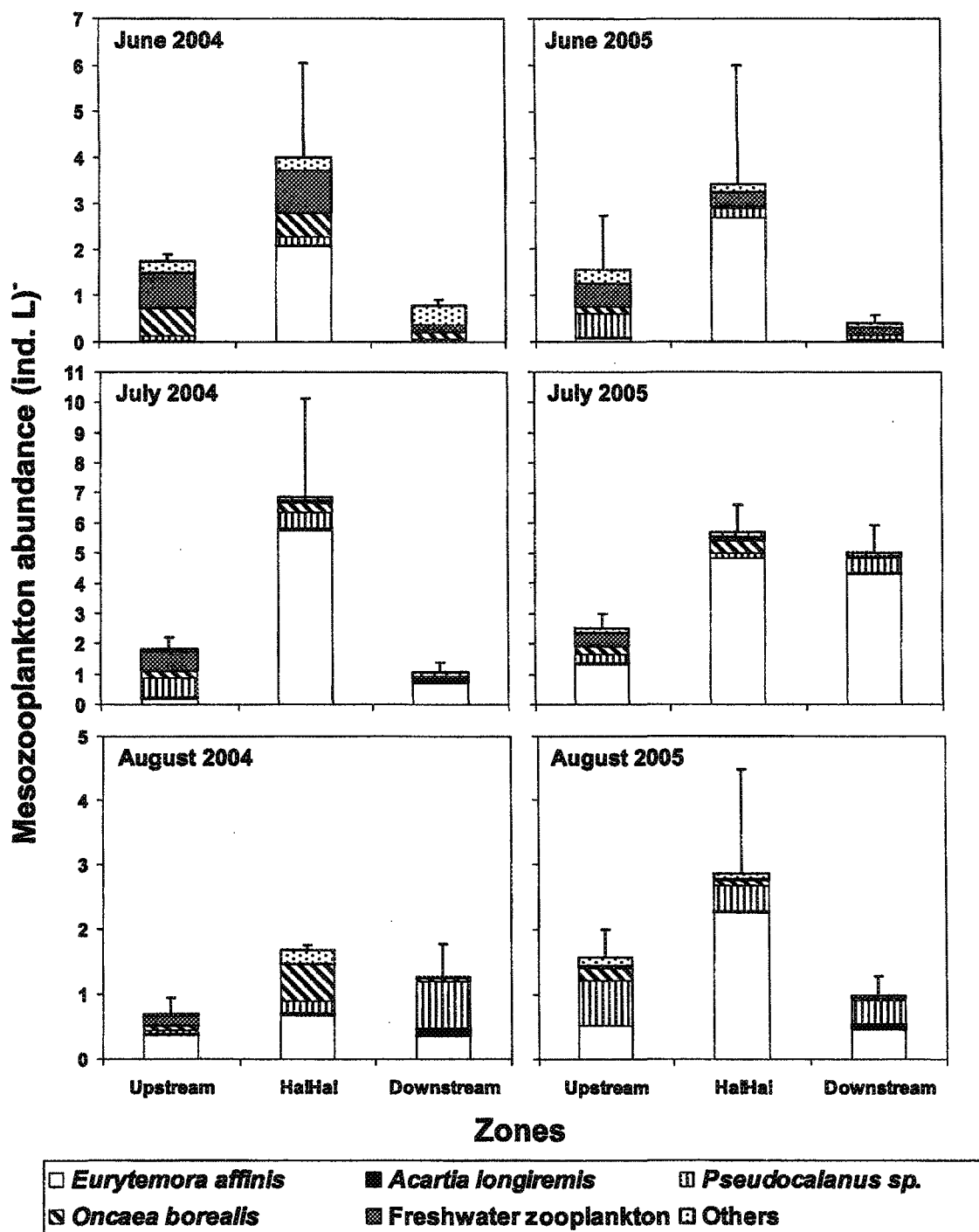


Fig. 4. June, July and August 2004 and 2005 density of main mesozooplankton species (ind. L⁻¹) in the three distinct zones. Y-axis scales are different between months. Error bars: ± SE.

2.3.2 Physical characteristics

Surface salinity and surface temperature (1m below surface) were compared between all three zones for June, July and August of both years. The three-way analysis of variance (ANOVA) revealed that significant differences existed, notably among zones and for the interaction between month and year (Table 1). Tukey's tests showed that the surface salinity was significantly lower for June 2004, July 2004 and June 2005 than it was for July 2005, August 2004 and August 2005 (Fig. 5). The surface salinity was also higher in the downstream zone. Surface temperature varied a lot both in time and in space. Tukey's tests indicated that it was warmer in the upstream zone than in the downstream zone, while Ha! Ha! Bay was intermediate (Table 1, Fig. 5). For both years, the highest temperatures were measured in July while the coolest water was observed in June.

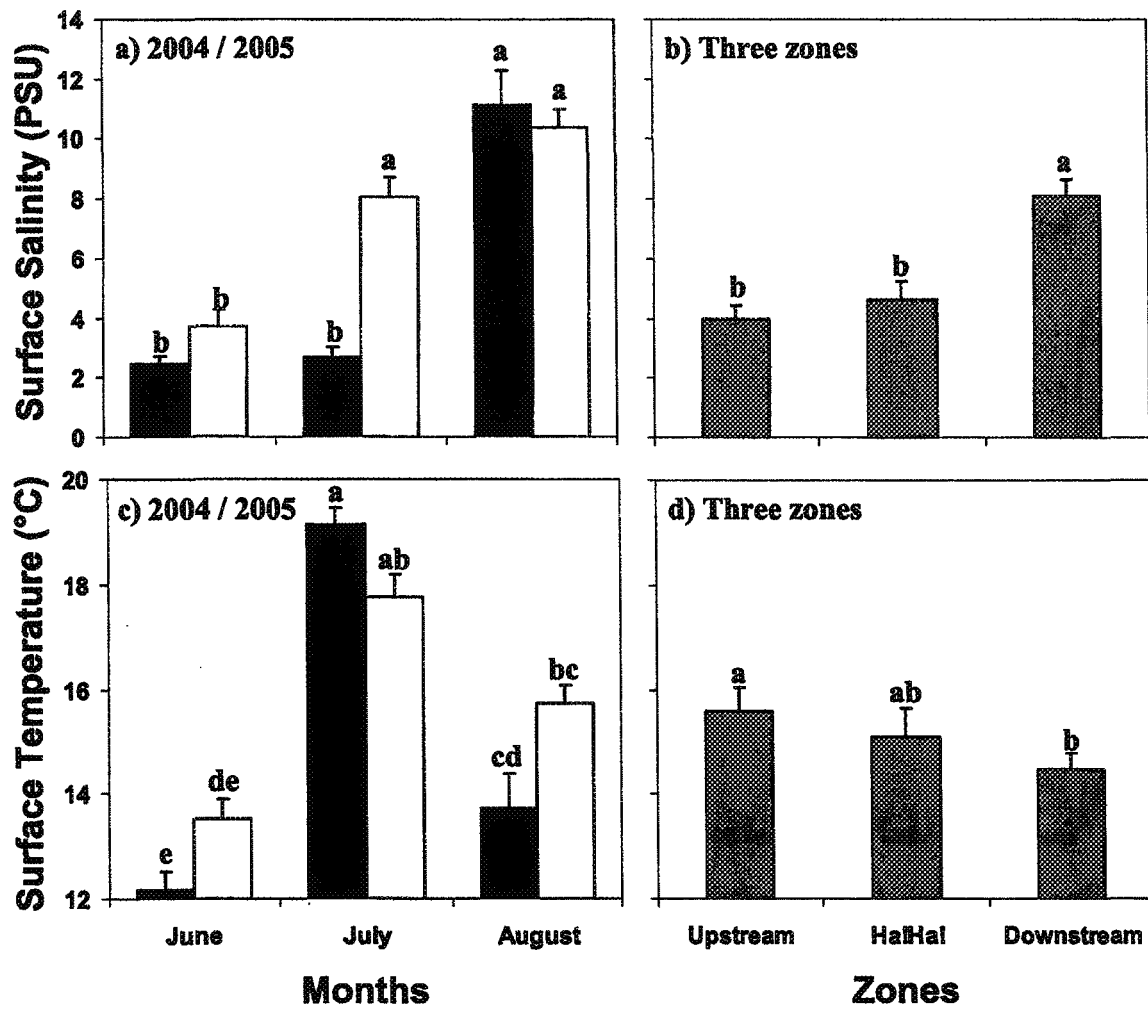


Fig. 5. Average surface salinity (PSU) and average surface temperature (°C) recorded in the Saguenay Fjord for June, July and August 2004 (black) and 2005 (white) (a-c). Grey bars represent the three analyzed zones for both years together (b-d). Error bars: \pm SE. Different letters above bars indicate significant differences.

2.3.3 Larval rainbow smelt density and distribution

The three-way analysis of variance (ANOVA) revealed that significant differences of larval rainbow smelt density existed between months and zones (Table 1). The interaction between these two factors also showed significant differences. Higher density was observed in June for both years, which corresponds to the newly hatched larvae (Fig. 6). The lowest density was found at the end of the summer (August). Tukey's test showed that for all summer 2005, density was higher in Ha! Ha! Bay than in the other two zones. For 2004, the difference among zones was not significant. However, the data suggested an important drift from the two upper zones (upstream and Ha! Ha! Bay) toward the downstream zone from June to July 2004 (Fig. 6.).

Newly hatched rainbow smelt larvae were caught during most of the summer. Thus, the rainbow smelt hatching appeared to extend over a two-month period, from the end of May to the end of July for both years, as revealed by the back-calculated hatching date based on otolith readings (Fig. 7). The figure 7 illustrates the hatch-date frequency distribution for aged larvae only, even if the contribution was calculated considering the total number of larvae caught at each station. Hatching peak appeared to have occurred a little earlier in 2005 than in 2004.

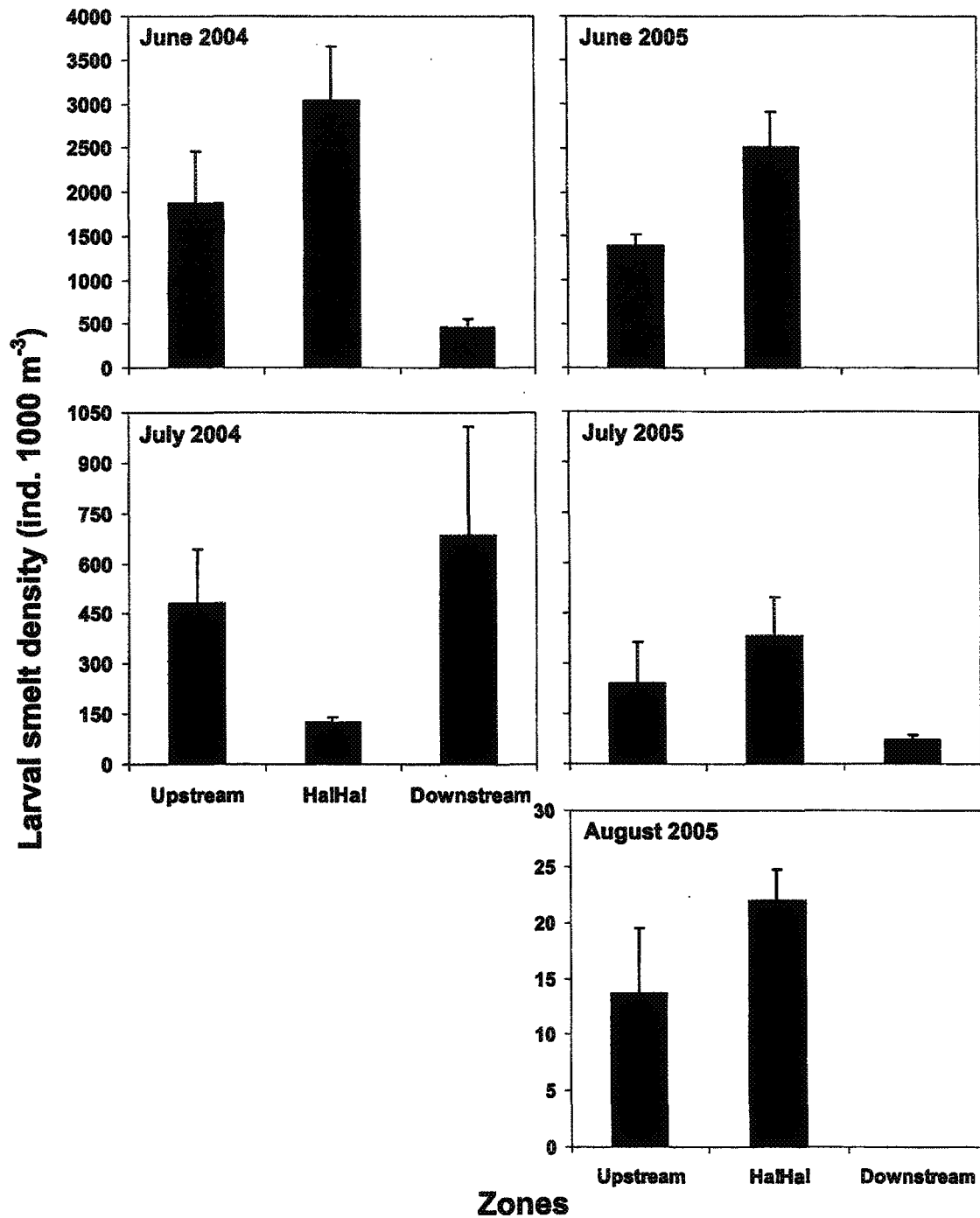


Fig. 6. Density of smelt larvae *Osmerus mordax* (ind. 1000 m⁻³) by month for summer 2004 and 2005 in all three zones. Y-axis scales are different between months. Error bars: \pm SE.

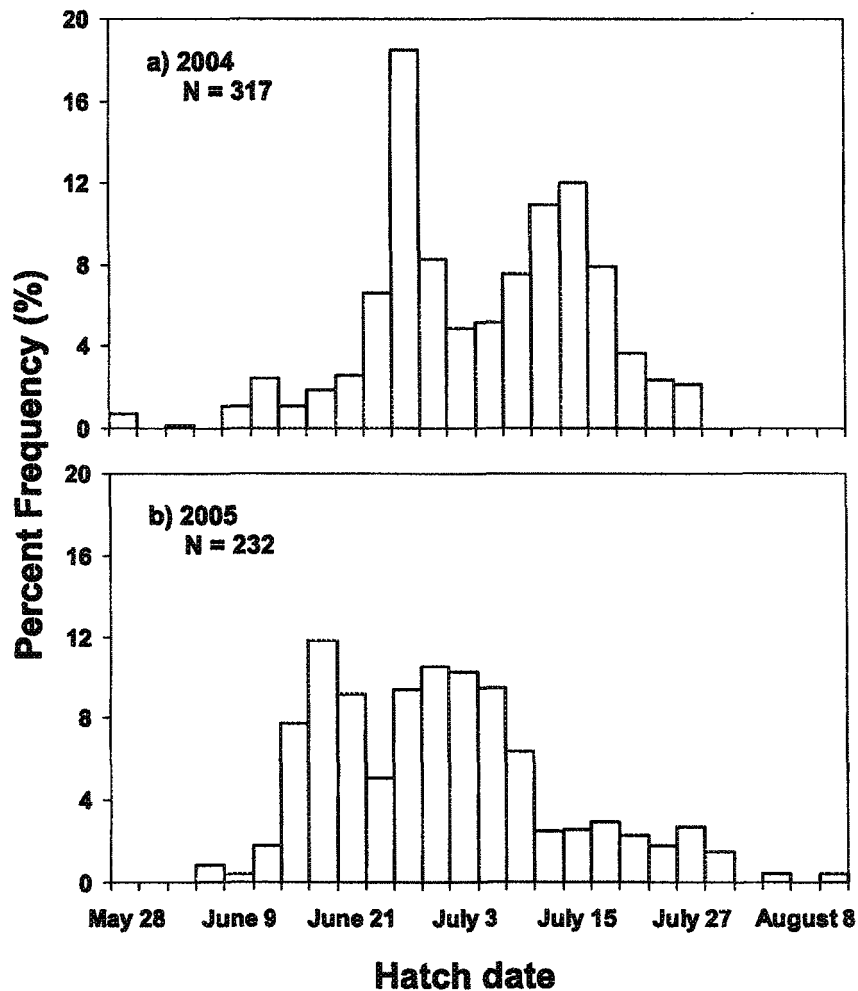


Fig. 7. Hatch-date frequency distributions of rainbow smelt larvae collected in the Saguenay Fjord in 2004 (a) and 2005 (b). Each bar represents the percent frequency of aged larvae grouped in three-day cohorts.

2.3.4 Larval rainbow smelt growth

Recent growth of larval rainbow smelt varied significantly between months, years and zones. The month and zone interaction was also different (Table 1). Globally, recent growth was higher in Ha! Ha! Bay than in the other two zones. Growth was also greater in June than in the other two summer months. The lowest growth rates were observed in July 2004 for all zones and in August 2005 in the upstream zone (Fig. 8). High growth rate was often associated with high density of calanoid *E. affinis*, especially in Ha! Ha! Bay and in the downstream zone for July 2005 (Fig. 4 & 8).

Growth trajectories were compared for larvae between 0 and 10 days and between 0 and 20 days (Fig. 9). Larvae from 2004 were compared to those from 2005 for all three zones separately. Growth trajectories for 0 to 10 days were higher in 2005 than in 2004 for all zones. For larvae more than 20 days of age, comparisons were only possible for the upstream and Ha! Ha! Bay zones, as no surviving larvae were captured in the downstream zone in 2004. No significant differences were observed for the growth trajectories for 0 to 20 days (Fig. 9).

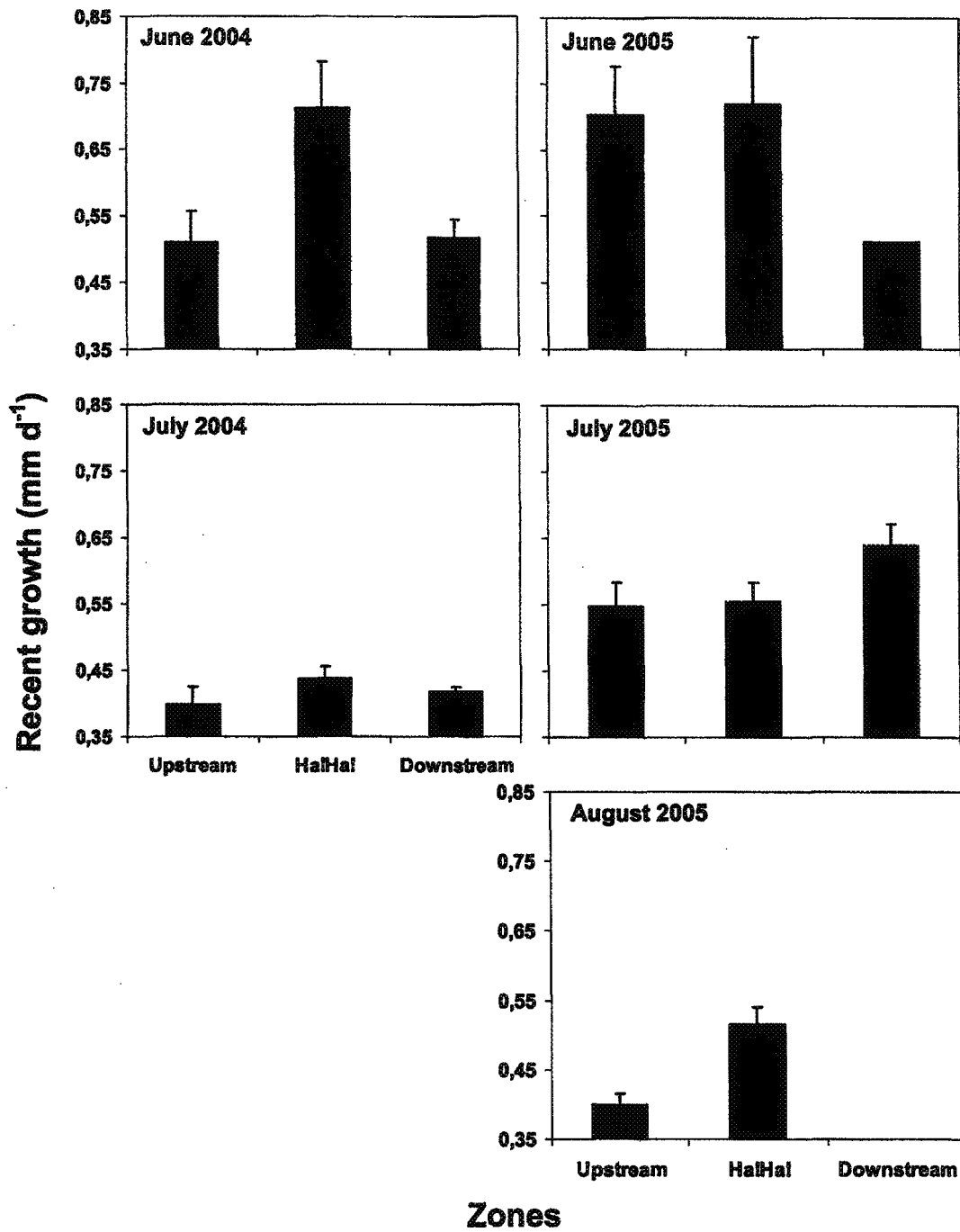


Fig. 8. Three days recent growth (mm d⁻¹) of larval rainbow smelt by month for summer 2004 and 2005 in all three zones. Vertical lines indicate the standard error.

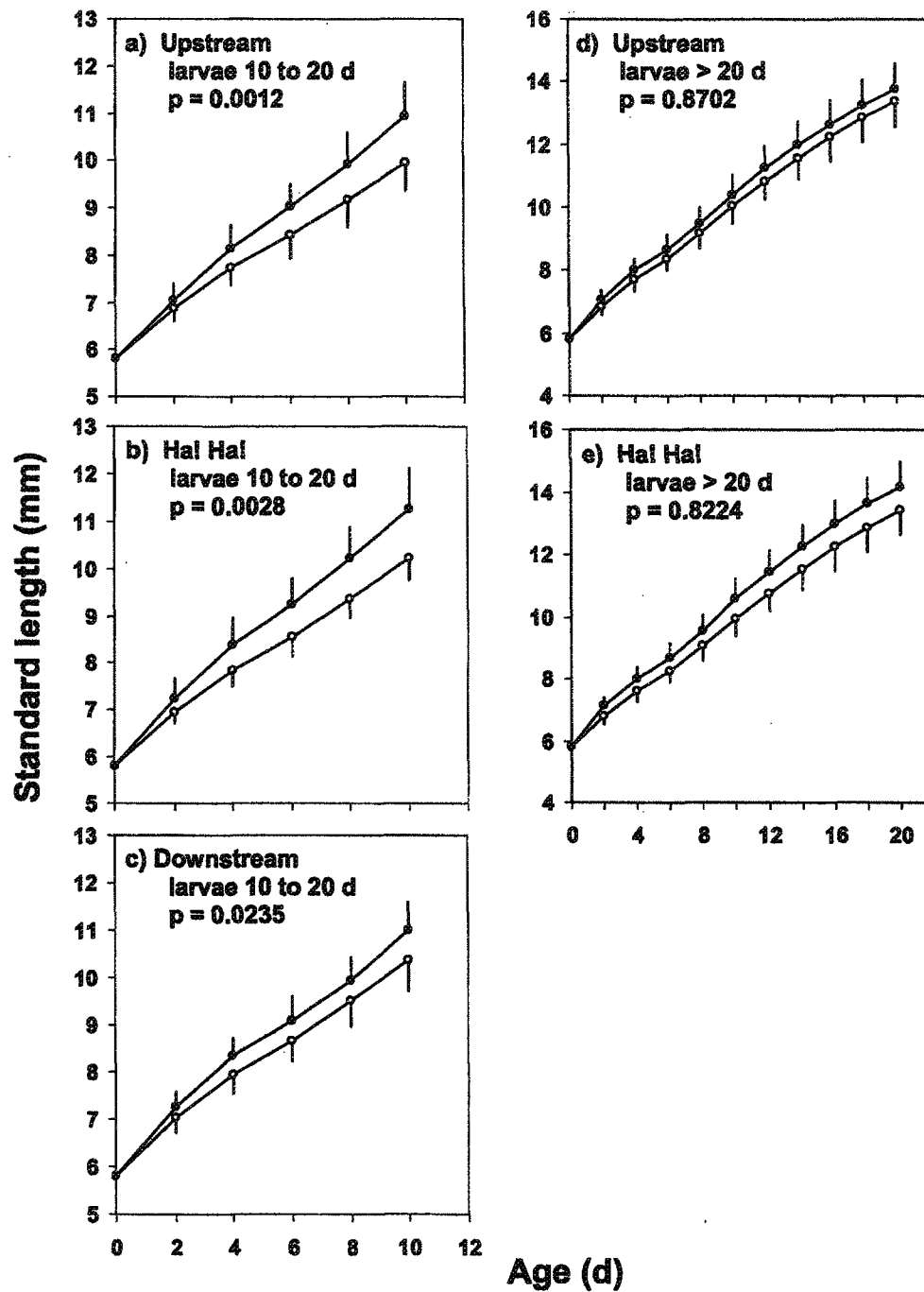


Fig. 9. Mean back-calculated growth trajectories of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae collected in summer 2004 (○) and 2005 (●) for each zone. Trajectories were calculated on a 10-day basis for drifting larvae aged between 10 and 20 days (a-b-c) and on a 20-day basis for surviving larvae aged more than 20 days (d-e). Vertical lines represent the standard deviations.

2.4 Discussion

2.4.1 Mesozooplankton assemblages

Mesozooplankton assemblages revealed the presence of a wide range of species, from fresh water rotifers and cladocerans to marine copepods. The copepod *Oncaea borealis* was quite important, especially in the upper part of the fjord. These mesozooplankton assemblages generally agree with previous studies made in the fjord, except for the high density of *Eurytemora affinis* (De Ladurantaye *et al.* 1984, Rainville 1979). This calanoid copepod was the most abundant species of the surface layer, especially in Ha! Ha! Bay, where typical estuarine conditions were found. *E. affinis* is known to be mostly found where salinity averages 2 PSU (Jassby *et al.* 1995, Kimmerer *et al.* 1998, Roman *et al.* 2001). As observed in the St. Lawrence Estuary (Laprise & Dodson 1994, Vincent & Dodson 1999, Winkler *et al.* 2003), the highest concentrations of mesozooplankton organisms were found in warmer and brackish water. On average, concentrations of mesozooplankton organisms observed in the Saguenay Fjord were lower than those observed in the St. Lawrence middle Estuary (Sirois & Dodson 2000a, Winkler *et al.* 2003).

2.4.2 Physical conditions

The physical conditions observed in the fjord in 2004 and 2005 were also consistent with the results of previous studies (Drainville 1968, Côté & Lacroix 1978, Bélanger 2003). An abrupt temperature decrease, coupled by a sharp salinity increase with depth, clearly identified the thermo-halocline located between 8 and 15 m depth. In 2004, surface salinity

remained low in June and July. In July 2005, surface salinity was much higher than it was in July 2004. This could be linked to a much more important fresh water runoff in 2004. The pronounced increase in surface salinity in August 2004 could be associated with a decrease of fresh water runoff coupled with an important deep water renewal. Those renewal events occur in the summer, when wind conditions in the St. Lawrence Estuary are favorable (Bélanger 2003). They are accompanied by an important vertical mixing above sills that increases surface salinity. Moreover, the water was warmer in the upstream than in the downstream zone for both years. This temperature difference can be explained by the greater influence of cold water from the St. Lawrence Estuary on the downstream zone (Côté & Lacroix 1978). Warmer water is known to enhance growth rate and, therefore, survival probability (Bailey 1981, Crecco & Savoy 1985, Robert 2008).

The differences in the mesozooplankton assemblages (Fig. 3 & 4) and the physical characteristics (Fig. 5) revealed a subdivision involving three distinct zones across the fjord (Table 2.). This classification was then used to compare smelt larvae, as we hypothesized that some of these biological and physical characteristics could negatively or positively influence rainbow smelt larval growth and density.

Table 2. Main biological and physical characteristics of the three zones established in the Saguenay Fjord (Upstream, Ha! Ha! Bay, Downstream)

	Upstream	Ha! Ha! Bay	Downstream
Surface salinity	Low: High influence of the fresh water runoff from the Saguenay River	Intermediate: Low influence of the fresh water runoff from the Saguenay River	High: Important influence of marine water coming from the St. Lawrence Estuary
Surface temperature	High	Intermediate	Low
Mesozooplankton assemblages species	- <i>Oncaea borealis</i> , - Freshwater zooplankton (<i>Rotifera</i> sp., <i>Bosmina</i> sp., <i>Daphnia</i> sp., <i>Leptodiaptomus</i> spp.) - <i>Eurytemora affinis</i> , - <i>Pseudocalanus</i> ,	- <i>Eurytemora affinis</i> , - <i>Oncaea borealis</i> , - <i>Pseudocalanus</i> spp.	- <i>Eurytemora affinis</i> , - <i>Pseudocalanus</i> spp., - <i>Acartia longiremis</i>
Mesozooplankton total density	Low	High	Low
Other features	Presence of known spawning grounds of rainbow smelt (<i>Osmerus mordax</i>) All stations included in the upper basin of the fjord	All stations included in the Ha! Ha! Bay, in the upper basin of the fjord	Stations included in all three basins of the fjord (upper, mid, lower)

2.4.3 Larval rainbow smelt density and distribution

The high density of young larvae, mainly in the upstream and Ha! Ha! Bay zones, suggests that most of the production comes from the upper Saguenay Fjord. We propose that it mainly originates from the known spawning ground, located upstream of Chicoutimi city, in the Saguenay River (Lesueur 2004). The high density observed in the downstream zone for July 2004 coincides with a higher fresh water discharge in that year. Moreover, the

absence of rainbow smelt larvae in August 2004, representing little or no survival, could be explained by an important degree of flushing. This flushing would be associated with the much higher fresh water flow of the Saguenay River in the summer of 2004. In June 2004, the average fresh water outflow was around $3000 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$, whereas it was around $1500 \text{ m}^3 \text{ sec}^{-1}$ in June 2005. Therefore, the important water flow of the Saguenay River in summer 2004 could have induced a considerable drift of rainbow smelt larvae from the spawning site, located upstream, to the downstream part of the fjord. A large larvae number would also have drifted out of the fjord, towards the St. Lawrence Estuary. Therefore, the low density of survivors observed at the end of the summer indicates a low survivorship and a weak year-class for 2004. In 2005, a greater number of larvae were maintained in the upper fjord, especially in the Ha! Ha! Bay, which may have resulted in a greater recruitment. Fresh water discharge has already been identified as one of the key factors affecting larval distribution, growth and recruitment for American shad, *Alosa sapidissima* (Crecco & Savoy 1985). On the other hand, in some cases, high discharge and wind forcing could enhance larval drift from productive nursery areas (Bailey 1981, Fortier & Leggett 1982, Dame & Allen 1996).

2.4.4 Larval rainbow smelt growth

Lengths-at-age of drifting larvae were higher in 2005 than in 2004, as revealed by growth trajectories between 0 and 10 days. This observation suggested that intense fresh water discharge of the Saguenay River could be unfavorable to larval growth and recruitment. In fact, the results suggest that larval growth would be favored by a high

concentration of the calanoid copepod *Eurytemora affinis*, which is often an important part of the diet of larval rainbow smelt (Dauvin & Dodson 1990, Laprise 1991, Sirois & Dodson 2000a). We hypothesized that intense fresh water discharge would carry larvae away from the Ha! Ha! Bay. This zone, with higher concentration of *E. affinis*, would allow a greater growth rate, as indicated by the recent growth value. Hence, the high recent growth values observed downstream in July 2005 coincide with the highest *E. affinis* concentration observed in this area.

Moreover, hatching periods observed for the two years were much longer than what is normally observed for rainbow smelt in other ecosystems where it usually lasts from three to four weeks (Sirois & Dodson 2000, Bradbury *et al.* 2006). As environmental conditions are very variable in the fjord on a spatial and temporal basis (Côté & Lacroix 1978), we propose that the species may have extended its spawning period to increase the chances that a part of the cohort would meet favorable growing conditions. Since the fresh water discharge of the Saguenay River is very strong during June in some years, the extended hatching period could enhance the chances for a certain portion of the cohort to reach and maintain itself in the productive zone of the Ha! Ha! Bay. The differences of fresh water discharge are so important between years that it appears quite improbable that the dams on the Saguenay River have a big impact on these fluctuations.

2.4.5 Recruitment

As mentioned earlier, the fresh water discharge and other environmental factors are highly inconsistent year over year (Côté & Lacroix 1978) and consequently, larval

recruitment of rainbow smelt in the Saguenay Fjord is expected to be very variable. Therefore, fluctuations in the exploitable populations should be important. Years with favorable conditions, i.e. weak fresh water discharge in June, would lead to increases in the exploitable stock, whereas years with unfavorable conditions, i.e. high fresh water discharge, would induce low recruitment and as a result, declines in the exploitable stock. In the Saguenay winter sport fishery, rainbow smelts captured by fishermen are between two and four years old. Thus, low larval survival should result in poor fishing success from two to four years after it occurs. To illustrate this phenomenon, Figure 10 shows June fresh water discharge fluctuations in the Saguenay River, along with fishing success from 1995 to 2008 (MRNF¹, unpublished data, 2009). Good fishing success is often preceded by low fresh water discharge (between two and four years before date). For example, good fishing success was observed from 2001 to 2003, whereas relatively weak fresh water discharge was recorded in June 1998, 2000 and 2001. On the other hand, high Saguenay River discharge would lead to poor fishing success from two to four years after it occurs. Indeed, the June 2004 exceptionally high fresh water outflow would have brought bad fishing success in 2006 and 2007. Furthermore, in consequence of the low fresh water discharge from 2005 to 2007, we expect increasing fishing success from 2008 to 2010. Figure 11 illustrates the relation between fresh water outflow and fishing success. For the period between 1995 and 2008, fishing success was two times greater (1.19 vs 0.58 catches hook⁻¹ hr⁻¹) when averages of fresh water discharge in June on a three year sequence was low

¹ Ministry of Natural Resources and Wildlife, Quebec, Canada

(under $1800 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), than when it was high (over $1800 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). This variation was significant as revealed by the t-test ($p=0.0157$).

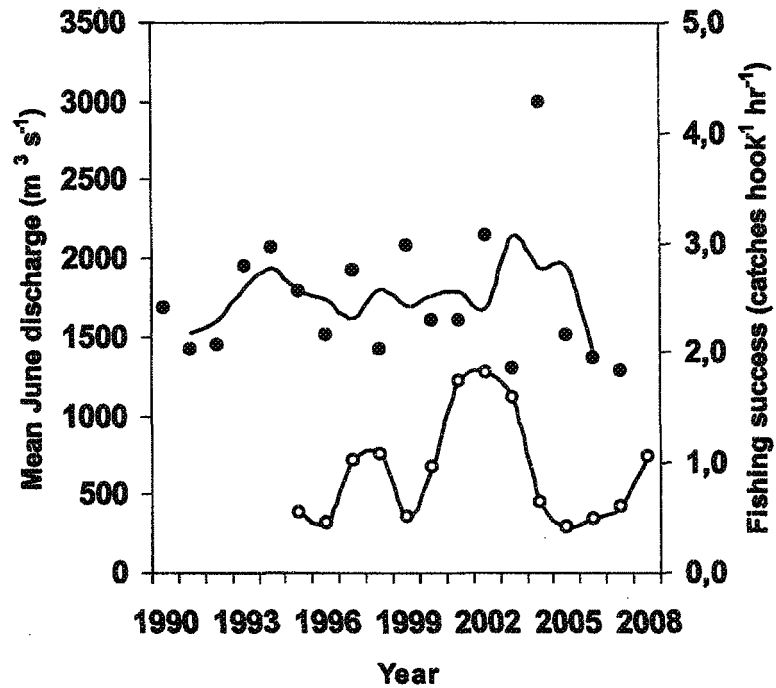


Fig 10. Mean June freshwater discharge in the Saguenay River (black dots) with three-years moving average (full line) and fishing success from 1995 to 2008 (white dots). The fishing success is expressed in number of smelt captured per hook per hour.

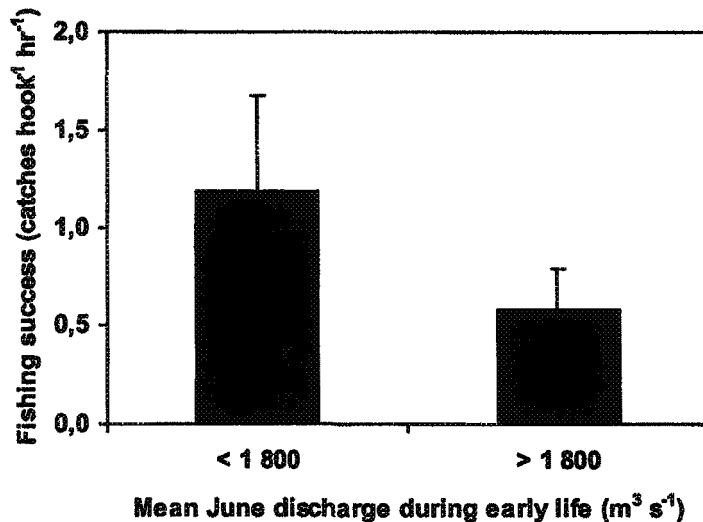


Fig. 11. Comparison of fishing success (catches $\text{hook}^{-1} \text{hr}^{-1}$) between high ($>1\,800 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) and low ($<1\,800 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) mean fresh water discharge calculated on a three years sequence for June.

In short, we consider that larval recruitment of rainbow smelt in the Saguenay Fjord is mainly driven by two environmental factors. First, fresh water discharge of the Saguenay River has an important influence on the larval rainbow smelt distribution in the entire fjord. As the production appears to mainly originate from the upstream zone, important discharge from the Saguenay River would result in an intense drifting toward the downstream zone. This important flushing would carry larvae away from the best nursery areas, such as the Ha! Ha! Bay. Second, rainbow smelt larval recruitment would be influenced by the density of calanoid *Eurytemora affinis*. Since we know that the highest larval smelt growing rates are associated with high densities of *E. affinis*, we believe that it is a key factor for recruitment success of this species. These two factors are related, as the high flushing of larval rainbow smelt would carry them away from the highest *Eurytemora affinis* concentration found in the Ha! Ha! Bay. In fact, high fresh water discharge of the Saguenay River would not allow newly hatched larvae to enter the Ha! Ha! Bay, which is less influenced by this strong river outflow and would constitute a retention zone. In the event

of strong fresh water discharge, the larvae would simply drift to the downstream area, bypassing the Ha! Ha! Bay without being able to reach it in large numbers. Therefore, fresh water discharge has a direct impact on the feeding success, on larval growth and, ultimately, on the rainbow smelt survival chances and recruitment. As the fishing success fluctuations do not always coincide with previous variations in fresh water discharge, we believe that other secondary factors must influence rainbow smelt larval growth. These factors still have to be identified. Moreover, it appears that the high variability of the fresh water discharge conditions and the generally low fjord productivity would have favored an extended hatching period, which increases chances of rainbow smelt larvae to meet suitable survival conditions.

3-CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce travail de recherche avait pour objectif d'apporter de nouveaux éléments de connaissance sur le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) dans le fjord du Saguenay. Suite à la pression croissante sur la ressource liée à la pêche sportive hivernale dans le fjord, plusieurs espèces avaient connu des baisses considérables de leur taux de capture annuel. Le stock d'éperlans arc-en-ciel pour sa part, expérimente d'importantes fluctuations interannuelles de ses taux de capture, particulièrement dans le secteur de la Baie des Ha! Ha!. Ces variations laissent présager d'importantes fluctuations au niveau du recrutement larvaire. Dans ce contexte, l'absence de connaissances sur les facteurs régissant le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel, espèce fourragère d'une grande importance pour l'écosystème du fjord du Saguenay, apparaissait comme une carence majeure.

Dans la foulée des travaux de Sirois *et al.* (2009), qui ont porté sur le recrutement larvaire des principales espèces de poisson exploitées dans le fjord, ce travail visait à apporter certains éléments de compréhension des facteurs biotiques et abiotiques qui influencent le recrutement de l'éperlan arc-en-ciel. On cherchait également à avoir une meilleure idée sur les zones de production et de rétention larvaire. Les résultats des deux campagnes d'échantillonnage, qui ont eu lieu en 2004 et 2005, ont fourni des explications probantes sur la croissance et la survie larvaire de cette espèce.

L'analyse des facteurs influençant le recrutement larvaire de l'éperlan arc-en-ciel dans le fjord du Saguenay, a démontré que celui-ci était principalement affecté par deux variables. D'abord, l'important débit d'eau douce de la rivière Saguenay aurait un impact sur la dérive des larves qui, lors d'épisodes de fortes crues printanières, seraient déportées vers la partie aval du fjord. De plus, les fortes concentrations du calanoïde *Eurytemora affinis* contribueraient à accroître le taux de croissance des larves d'éperlans arc-en-ciel. Les analyses de croissance se sont basées sur des lectures réalisées sur des otolithes sagittae. Les abondances par classe d'âge ont pour leur part révélé que la majorité de la production (larves de 0 à 5 jours) provenait de la portion amont du fjord, où se trouvent les frayères connues. Par ailleurs, l'analyse des trajectoires de croissances a démontré que la croissance était significativement meilleure pour les larves de 10-20 jours en 2005 par rapport à 2004. Cette réalité s'observe dans tous les secteurs du fjord. Rappelons que le débit de la rivière Saguenay était environ deux fois plus important au printemps 2004 qu'en 2005. Les valeurs de croissance récente, calculées sur les trois jours précédents la capture, indiquent que les plus forts taux de croissance étaient souvent associés aux plus fortes concentrations de *E. affinis*. C'est le cas notamment pour la baie des Ha! Ha! où se trouvent les plus fortes densités de ce calanoïde pour l'ensemble des deux campagnes. En résumé, le fort débit printanier de la rivière Saguenay aurait pour conséquence d'entraîner les larves loin des zones les plus productives, notamment la baie des Ha! Ha!, où se retrouvent de fortes abondances de *E. affinis*. De faibles débits printaniers donneraient davantage de temps pour les larves d'atteindre la baie des Ha! Ha! qui, étant moins influencée par la décharge de la rivière Saguenay, constituerait une zone de rétention. Par ailleurs, les années

de faible recrutement associées aux forts débits auraient une incidence négative sur les succès de pêche entre deux et quatre ans après leur avènement. En ce sens, les données de pêche fournies par le Ministère des Pêches et Océans Canada (MPO) constituent la seule vraie mesure de recrutement disponible. Enfin, la longue période de fraye observée pour l'éperlan dans le fjord constitue un caractère propre à la population du Saguenay (Sirois & Dodson 2000a; Bradbury *et al.* 2006). Nous croyons que ce comportement a été développé pour pallier aux conditions environnementales hautement variables dans le fjord, afin d'accroître les chances qu'une certaine proportion des larves rencontrent les conditions optimales de croissance.

Pour conclure, le Saguenay est un écosystème complexe où les interactions entre les masses d'eau, le milieu aquatique et le milieu terrestre sont nombreuses et variées (Schafer 1990; Bélanger 2003). La prédiction et la compréhension des facteurs influençant le recrutement larvaire constituent par le fait même une tâche ardue. Il sera par conséquent primordial de poursuivre les études ichtyoplanctoniques, afin de mieux comprendre et prédire les fluctuations du recrutement larvaire à l'intérieur de la population d'éperlans arc-en-ciel du fjord du Saguenay.

4-RÉFÉRENCES

- Aksnes DL, Aure J, Kaartvedt S, Magnesen T & Richard J (1989) Significance of advection for the carrying capacities of fjord populations. *Mar Ecol Prog Ser* 50:263-274
- Anderson JT (1988) A review of size dependant survival during the pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J Northwest Atl Fish Sci* 8:55-66
- Anderson JJ & Devol AH (1973) Deep water Renewal in Saanich Inlet, an Intermittently Anoxic Bassin. *Estuar Coast Mar Sci* 1:1-10
- Antezana T (1999) Plankton of Southern Chilean fjords: trends and linkages. *Sci Mar* 63:69-80
- Arthur JR & Albert E (1993) Use of parasites for separating stocks of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Northwest Atlantic. *Can J Fish Aquat Sci* 50:2175-2181
- Asplin L, Salvanes AGV & Kristoffersen JB (1999) Nonlocal wind-driven fjord-coast advection and its potential effect on plankton and fish recruitment. *Fish Oceanogr* 8(4):255-263
- Bailey KM (1981) Larval transport and recruitment of Pacific hake *Merluccius productus*. *Mar Ecol Prog Ser* 6:1-9
- Bailey KM & Houde ED (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv Mar Biol* 25:1-83
- Beaugrand G, Brander KM, Lindley JA, Souissi S & Reid PC (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426:661-664
- Bélanger C (2003) Observation and modelling of a renewal event in the Saguenay fjord. PhD thesis, Université du Québec à Rimouski, Canada
- Beers JP & Stewart GL (1967) Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current. *J Fish Res Board Can* 24:2053-2068
- Beers JP & Stewart GL (1969) Micro-zooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. *Mar Biol* 4:182-189
- Beyer F (1976) Influence of fresh water outflow on the hydrography of the Dramsfjord in the southern Norway. In: Skreslet S, Leineb R, Matthews JBL & Sakshaug (Editors), *Fresh Water on the Sea*. Ass Nor Oceanogr, Oslo, p 159-164

- Blaxter JHS (1986) Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *T Am Fish Soc* 115:98-114
- Bourgeois A (1993) Évaluation de l'exploitation du sébaste Atlantique (*Sebastes mentella*) par la pêche sportive hivernale sur le Saguenay, saison 1990-91. Master thesis, Université du Québec à Chicoutimi, Canada
- Bradbury IR, Gardiner K, Snelgrove PVR, Campana SE, Bentzen P & Guan L (2006) Larval transport, vertical distribution, and localized recruitment in anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can J Fish Aquat Sci* 63:2822-2836
- Brander K (1994) Spawning and life history information for North Atlantic cod stocks. ICES Coop Res Rep 205:64-83 International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen
- Brattegard T (1980) Why biologists are interested in fjords. In: Freeland HJ, Farmer DM & Levings CD (eds) *Fjord oceanography*. Plenum Publ Corp, New York, p 53-66
- Bray JR & Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol Monogr* 27:325-349
- Butler JL (1992) Collection and preservation of material for otolith analysis. In : Otolith microstructure examination and analysis. Stevenson DK & Campana SE *Can. Spec Pub. Fish Aquat Sci* 117:13-17 Chap. 2
- Campana SE (1990) How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can J Fish Aquat Sci* 47:2219-2227
- Campana SE & Jones CM (1992) Analysis of otolith microstructure data. In: Stevenson DK & Campana SE (eds) *Otolith microstructure examination and analysis*. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 117:73-100
- Campana SE, Valentin A, Sévigny M & Power D (2007) Tracking seasonal migrations of redbfish (*Sebastes spp.*) in and around the Gulf of St. Lawrence using otolith elemental fingerprints. *Can J Fish Aquat Sci* 64:6-18
- Carmo Lopes P (1979) Eggs and larvae of *Maurolicus muelleri* (Gonostomatidae) and other fish eggs and larvae from two fjords in western Norway. *Sarsia* 64:199-210
- Chambers RC & Leggett WC (1987) Size and age at metamorphosis in marine fishes – an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes Americanus*) with a review of variation in other species. *Can J Fish Aquat Sci* 44:1936-1947

- Chambers RC, & Miller TJ (1995) Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: special properties on individual-level longitudinal data. In: Secor DH, Dean JM & Campana SE (Editors) Recent developments in fish otolith research. University of South Carolina Press, Colombia, p 155-175
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18:117-143
- Clarke KR & Warwick RM (1994) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Vol. Plymouth marine laboratory, Bournemouth
- Clarke KR & Gorley RN (2001) PRIMER v5: User Manual / Tutorial, Vol. PRIMER-E Ltd, Plymouth
- Côté R & Lacroix G (1978) Variabilité à court terme des propriétés physiques, chimiques et biologiques du Saguenay, fjord subarctique du Québec (Canada). *Internat Rev Gesamten Hydrobiol* 63:25-39
- Côté R & Lacroix G (1979) Influence de débits élevés et variables d'eau douce sur le régime saisonnier de production primaire d'un fjord subarctique. *Oceanol Acta* 2:299-306
- Crecco VA, Savoy TF, Gunn L (1983) Daily mortality rates of larval and juvenile american shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut river with changes in year-class strength. *Can J Fish Aquat Sci* 40:1719-1728
- Crecco VA & Savoy TF (1984) Effects of fluctuations in hydrographic conditions on year-class strength of American shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut river. *Can J Fish Aquat Sci* 41:1216-1223
- Crecco VA, Savoy TF (1985) Effects of biotic and abiotic factors on growth and relative survival of young american shad, *Alosa sapidissima*, in the Connecticut river. *Can J Fish Aquat Sci* 42:1640-1648
- Cushing DH (1975) Growth and death in the sea. In: Marine ecology and fisheries. Syndics of the Cambridge University Press, New York, p 109-132
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match-mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol* 26:249-293
- Cushing DH (1996) Towards a science of recruitment in fish populations. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, 200 p

- Dame RF & Allen DM (1996) Between estuaries and the sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 200:169-185
- Dauvin JC & Dodson JJ (1990) Relationship between feeding incidence and vertical and longitudinal distribution of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in a turbid, well-mixed estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 60:1-12
- DeLadurantaye R, Terriault JC, Lacroix G & Côté R (1984) Processus advectifs et répartition du zooplancton dans un fjord. *Mar Biol* 82(1):21-29
- De Lafontaine Y. (1980) First record of Greenland halibut larvae [*Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum)] in the lower St. Lawrence estuary. *Nat Can* 107:285-287
- Departement of fisheries and ocean (DFO) (2007) La pêche sportive hivernale dans le fjord du Saguenay en 2006. Secr can de consult sci du MPO, Avis scientifique 2007/001
- Drainville G (1968) Le fjord du Saguenay : I. Contribution à l'océanographie. *Nat Can* 95:809-855
- Drainville G (1970) Le fjord du Saguenay : II. La faune ichtyologique et les conditions écologiques. *Nat Can* 97:623-666
- Eiane K, Aksnes DL & Ohman MD (1998) Advection and zooplankton fitness. *Sarsia* 83:87-93
- Ellertsen B, Fossum P, Solemdal P, Sundby S & Tilseth S (1992) Environmental influence on recruitment and biomass yields in Norwegian Sea ecosystem. *Large Marine Ecosystems: Patterns, Processes and Yields: The American Association for the advancement of Science*:19-35
- Fahay MP (1983) Guide to the early stages of marine fishes occurring in the Western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the Southern Scotian shelf. *J Northw Atl Fish Sci* 4:1-423
- Farmer DM & Freeland HJ (1983) The physical oceanography of fjords. *Prog oceanogr* 12:147-220.
- Fortier L, Leggett WC (1982) Fiskian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Can J Fish Aquat Sci* 39:1150-1163
- Fréchet A, Dodson JJ & Powles H (1983a) Use of variation in biological characters for the classification of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) groups. *Can J Fish Aquat Sci* 40 :718-727

- Fréchet A, Dodson JJ & Powles H (1983b) Les parasites de l'éperlan d'Amérique (*Osmerus mordax*) anadrome du Québec et leur utilité comme étiquettes biologiques. *Can J Zool* 62:1-626
- Fuiman LA & Werner RG (2002) *Fishery science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, Malden, MA, USA, 336 p
- Gade HG (1973) Deep water exchanges in a sill fjord: a stochastic process. *J Phys Oceanogr* 3:213-219
- Gleason TR & Bengtson DA (1996) Size-selective mortality of inland silversides: evidence from otolith microstructure. *T Am Fish Soc* 125:860-873
- Good SP, Dodson JJ, Meekan MG & Ryan DAJ (2001) Annual variation in size-selective mortality of atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Can J Fish Aquat Sci* 58:1187-1195
- Hjörleifsson E & Klein-MacPhee G (1992) Estimation of live standard length of winter flounder *Pleuronectes americanus* larvae from formalin-preserved, ethanol-preserved and frozen specimens. *Mar Ecol Prog Ser* 82:13-19
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe reviewed in the light of biological research. *Rapp P-V Reun Const Int Explor Mer* 20:1-228
- Hjort J (1926) Fluctuation in the year classe of important food fishes. *Const Int Explor Mer* 1:5-38
- Houde ED (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am Fish Soc Symp* 2:17-29
- Houde ED (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: Temperature and implied latitudinal effects. *Fish Bull* 87:471-495
- Houde ED (2002) Mortality. In: Fuiman LA & Werner RG (Editors) *Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, Syracuse, New York, USA, p 64-87
- Hunter JR (1981) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R (Editor) *Marine fish larvae: morphology, ecology, and relation to fisheries*. University of Washington Press, Washington, p 33-79
- Jacquaz B, Able KW & Leggett WC (1977) Seasonal distribution, abundance and growth of larval capelin (*Mallotus villosus*) in the St. Lawrence estuary and northwestern Gulf of St. Lawrence. *J Fish Res Bd Canada*, 34:2015-2029

- Jassby AD, Kimmerer WJ, Monismith SG, Armor C, Cloern JE, Powell TM, Schubel JR, Vendlinski TJ (1995) Isohaline position as a habitat indicator for estuarine populations. *Ecol Appl* 5:272-289
- Kaartvedt S (1993) Drifting and resident plankton. *B Mar Sci* 53(1):154-159
- Kenchington TJ (1991) Vertical distribution and movements of larval redfishes (*Sebastes* spp.) in the southern Gulf of St. Lawrence. *J Northw Atl Fish Sci* 11 :43-49
- Kimmerer WJ, Burau JR & Bennet WA (1998) Tidally oriented vertical migration and position maintenance of zooplankton in a temperate estuary. *Limnol Oceanogr* 43(7):1697-1709
- Knutsen H, André C, Jorde PE, Skogen MD, Thuroczy E & Stenseth NC (2004) Transport of North Sea cod larvae into the Skagerrak coastal populations. *T Roy Soc* 271:1337-1344
- Lalancette LM (1984) Croissance, reproduction et régime alimentaire de la morue, *Gadus morhua*, vivant dans le fjord du Saguenay, au Québec. *Can Field Nat* 98:305-314
- Lambert JD & Bérubé S (2002) La pêche sportive hivernale dans le fjord du Saguenay. Report No. 2445, Pêches et Océans Canada, Mont-Joli
- Laprise R (1991) La rétention des larves d'éperlan (*Osmerus mordax*) et poulamon (*Microgadus tomcod*) dans le bouchon de turbidité de l'estuaire moyen du St. Laurent. PhD thesis, Université Laval, Canada
- Laprise R & Dodson JJ (1989) Ontogeny and importance of tidal vertical migrations in the retention of larval smelt *Osmerus mordax* in a well-mixed estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 55 :101-111
- Laprise R & Dodson JJ (1994) Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 107:67-81
- Lasker R (1975) Field criteria for survival of Anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish Bull* 73:453-462
- Lasker R (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp P-V Reun Const Int Explor Mer* 173:212-230
- Lear WH (1988) History of fisheries in the Northwest Atlantic: the 500-year perspective. *J Northwest Atl Fish Sci* 23:41-73

- Lecomte F (2005) Déterminisme écologique de la ségrégation génétique des populations sympatriques d'éperlans arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) de l'estuaire moyen du Saint-Laurent. PhD thesis, Université Laval, Québec, Canada
- Leggett WC & DeBlois E (1994) Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth J Sea Res* 32:119-134
- Lesueur C & Bouchard L (1995) Rapport des opérations de recherche des frayères à éperlans de la rivière Saguenay en 1995. Rapport de l'association de pêche blanche de l'Anse-aux-foins de St-Fulgence au Ministère Pêche et Océans Canada et au Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec
- Long RR (1976) Mass and salt transfers and halocline depths in an estuary. *Tellus* 28:460-472
- MacKenzie BR (2000) Turbulence, larval fish ecology and fisheries recruitment: a review of field studies. *Oceanologia Acta* 23:357-375
- Maltais B (1980) Fjord du Saguenay. *Didactique géographique* 16:12-14
- Matthews JBL & Heimdal BR (1980) Pelagic productivity and food chains in fjord systems. In: Freeland HJ, Farmer DM & Levings CD (eds) *Fjord oceanography*. Plenum Publ Corp, New York, p 377-398
- Mc Kelvie DS (1985) Discreteness of pelagical faunal regions. *Mar Biol* 88:125-133
- Meekan MG & Fortier L (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian Shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 137 :25-37
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA & Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci* 45:1657-1670
- Müter FJ & Norcross BL (1994) Distribution, abundance and growth of larval walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in an Alaskan fjord. *Fish Bull* 92(3):579-590
- Myers RA, Barrowman NJ, Hoenig JM & Qu Z (1996a) The collapse of cod in Eastern Canada: the evidence from tagging data. *ICES J Mar Sci* 53:629-640
- Myers RA, Hutchings JA & Barrowman NJ (1996b) Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser* 138:293-308
- Ozretich RJ (1975) Mechanisms for deep water renewal in Lake Nitinat, a permanently Anoxic Fjord. *Estuar Coast Mar Sci* 3:189-200

- Parent S & Brunel P (1977) Aires et périodes de fraye du capelan (*Mallotus villosus*) dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Ministère de l'industrie et du commerce du Québec, Travaux sur les pêcheries du Québec, 45, 46 p
- Penney RW & Evans GT (1985) Growth histories of larval redfish (*Sebastes* spp.) on an offshore Atlantic fishing bank determined by otolith increment analysis. *Can J Fish Aquat Sci* 42 :1452-1464
- Pepin P, Helbig JA, Laprise R, Colbourne E & Shears TH (1995) Variations in the contribution of transport to changes in planktonic animal abundance : a study of the flux of fish larvae in Conception Bay, Newfoundland. *Can J Fish Aquat Sci* 52(7):1475-1486
- Pickard GL & Stanton BR (1980) Pacific fjords. A review of their water characteristics. In: Freeland HJ, Farmer DM & Levings CD (Editors) *Fjord oceanography*. Plenum Publ Corp, New York, p 1-51
- Pinhorn AT & Halliday RG (1990) Canadian versus international regulation of Northwest Atlantic fisheries: management practices, fishery yields, and resource trends, 1960-1986. *N Am J Fish Manag* 10:154-174
- Pihl L & Ulmestrand M (1993) Migration pattern of juvenile cod (*Gadus morhua*) on the Swedish west coast. *ICES J Mar Sci* 50:63-70
- PMSSL (2007) Rapport sur l'état du parc marin du Saguenay – Saint-Laurent 2007. Parc marin du Saguenay – Saint-Laurent, Tadoussac, Canada, 78 p
- Rainville L (1979) Étude comparative de la distribution verticale et de la composition des populations de zooplancton du fjord du Saguenay et de l'estuaire maritime du St-Laurent. PhD thesis, Université Laval, Canada
- Richard F (1997) Étude comparative de la condition et de l'état reproducteur de morues (*Gadus morhua*) du fjord du Saguenay et du Golfe Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Canada
- Ringuette M, Castonguay M, Runge JA & Gregoire F (2002) Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) recruitment fluctuations in relation to copepod production and juvenile growth. *Can J Fish Aquat Sci* 59:646-656
- Robert D (2008) Croissance larvaire et force du recrutement chez le maquereau bleu du sud du Golfe du Saint-Laurent. PhD thesis, Université Laval, Canada
- Robert D, Castonguay M & Fortier L (2007) Early growth and recruitment in Atlantic mackerel *Scomber scombrus*: discriminating the effects of fast growth and selection for fast growth. *Mar Ecol Prog Ser* 337:209-219

- Robert D, Castonguay M & Fortier L (2008 (in press)) Effects of intra- and inter-annual variability in prey field on the feeding selectivity of larval Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). *J Plankton Res*
- Roman MR, Holliday DV & Sanford LP (2001) Temporal and spatial patterns of zooplankton in the Chesapeake Bay turbidity maximum. *Mar Ecol Prog Ser* 213:215-227
- Roques S, Sévigny JM & Bernatchez L (2002) Genetic structure of deep-water redbfish, *Sebastes mentella*, populations across the North Atlantic. *Mar Biol* 140:297-307
- Rutherford ES, Houde ED (1995) The influence of temperature on cohort-specific growth, survival, and recruitment of striped bass, *Morone saxatilis*, larvae in Chesapeake bay. *Fish Bull* 93:315-332
- Schafer CT, Smith JN & Côté R (1990). The Saguenay fjord: a major tributary to the St. Lawrence estuary. In: *Oceanography of a large-scale estuarine system: the St. Lawrence*. El-Sabh MI & N Silverberg (Editors), Coastal and estuarine studies 39, Springer-Verlag, New York, 17: p 378-420
- Scott WB & Scott MG (1988) Atlantic fishes of Canada. *Can Bul. Fis. Aquat Sci* 279:731 p
- Seibert GH, Trites RW & Reid SJ (1979) Deepwater exchange processes in the Saguenay Fjord. *J Fish Res Board Can* 36:42-53
- Sévigny J-M (1994) Variation génétique chez le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) et la crevette nordique (*Pandalus borealis*) du fjord du Saguenay. In : *Le fjord du Saguenay: un milieu exceptionnel de recherche*. Sévigny JM & Couillard CM, Rapp. Manus. *Can Sci Halieut Aquat* 2270 :50-62
- Sévigny J-M, Valentin A, Talbot A & Ménard N (2009) Connectivité entre les populations du fjord du Saguenay et celles du golfe du Saint-Laurent. *Rev Sci de l'eau* 22(2):315-339
- Sinclair M (1988) *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. University of Washington Press, Seattle, WA
- Sirois P, Lecomte F, Dodson JJ (1998) An otolith-based backcalculation method to account for time-varying growth rate in rainbow smelt larvae (*Osmerus mordax*). *Can J Fish Aquat Sci* 55:2662-2671
- Sirois P & Dodson JJ (2000a) Influence of turbidity, food density and parasites on the ingestion and growth of larval rainbow smelt *Osmerus mordax* in an estuarine turbidity maximum. *Mar Ecol Prog Ser* 193:167-179

- Sirois P, Dodson JJ (2000b) Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Mar Ecol Prog Ser* 203:233-245
- Sirois P, Diab G, Fortin A-L, Plourde S, Gagné JA & Ménard N (2009) Recrutement des poissons dans le fjord du Saguenay. *Rev Sci de l'eau* 22(2): 341-352
- Sissenwine MP (1984) Why do fish population vary ? In: May RM (Editor) *Exploitation of marine communities*. Springer-Verlag, New York, p 59-94
- Skreslet S (1978) The fish fauna of Skjomen, a fjord of North Norway. *Astarte* 11:67-77
- Skreslet S & Loeng H (1977) Deep water renewal and associated processes in Skjomen, a fjord in North Norway. *Estuar Coast Mar Sci* 5:383-398
- Stacey MW & Gratton Y (2001) The energetics and tidally induced reverse renewal in a twosilled fjord. *J Phys Oceanogr* 31:1599-1615
- Stevenson DK & Campana SE (1992). Otolith microstructure examination and analysis. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 117:126 p
- Stigebrandt A (1976) Vertical diffusion driven by internal waves in a sill fjord. *J Phys Oceanogr* 6:486-495
- Strömngren T (1974) Some investigations in Skjomen. *Astarte* 7:1-15
- Strömngren T (1976) Relationship between freshwater supply and standing crop of *Calanus finmarchicus* in a Norwegian fjord. In: Skreslet S, Leineb R, Matthews JBL & Sakshaug (Editors), *Fresh Water on the Sea*. Ass Nor Oceanogr, Oslo, p 173-177
- Sundby S (1983) A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. *Deep-Sea Res* 30(6A):645-661
- Sundby S (1991) Factors affecting the vertical distribution of eggs. *ICES Mar Sci Symp* 192:33-38
- Svendsen E, Fossum P, Skogen MD, Eriksrod G, Bjorke H, Nedreaas K & Johannesen A (1995) Variability of the drift patterns of spring-spawned herring larvae and the transport of water along the Norwegian shelf. *ICES CM* 1995/Q 25:29 p
- Syvitski JPM, Burrell DC & Skei JM (1987) *Fjords : Processes and Products*. Springer, Berlin New-York, 379 p
- Taggart CT & Leggett WC (1987) Wind-forced hydrodynamics and their interaction with larval fish and plankton abundance: A time-series analysis of physical-biological data. *Can J Fish Aquat Sci* 44 (2):438-451

- Takasuka A & Aoki I (2006) Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fish Oceanogr* 15:139-149
- Takasuka A, Aoki I & Mitani I (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 252:223-238
- Takasuka A, Aoki I & Mitani I (2004a) Three synergetic growth-related mechanisms in the short-term survival of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 270:217-228
- Takasuka A, Oozeki Y, Kimura R, Kubota H & Aoki I (2004b) Growth-selective predation hypothesis revisited for larval anchovy in offshore waters: cannibalism by juveniles versus predation by skipjack tunas. *Mar Ecol Prog Ser* 278:297-302
- Talbot A, Bourgeois A & Sévigny JM (1994) Biologie du sébaste Atlantique (*Sebastes* sp.) dans le fjord du Saguenay. In : Le fjord du Saguenay: un milieu exceptionnel de recherche. Sévigny JM & Couillard CM, Rapp. Manus. *Can Sci Halieut Aquat* 2270 :77-82
- Talbot A, Sévigny JM (1994) Caractéristiques de la population de flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) du fjord du Saguenay. In : Le fjord du Saguenay: un milieu exceptionnel de recherche. Sévigny JM & Couillard CM, Rapp. Manus. *Can Sci Halieut Aquat* 2270 :65-76
- Therriault JC, DeLarurantaye R & Ingram RG (1980) Particulate matter exchange processes between the St. Lawrence estuary and the Saguenay fjord. In: Freeland HJ, Farmer DM & Levings CD (Editors) *Fjord oceanography*. Plenum Publ Corp, New York, p 363-366
- Therriault JC, Lacroix G (1976) Nutrients, Chlorophyll, and internal tides in the St. Lawrence estuary. *J Fisheries Res Board Can* 33(12):2747-2757
- Therriault JC, DeLadurantaye R & Ingram RG (1984) Particulate matter exchange across the Saguenay fjord sill. *Estuar Coast Shelf S* 18:51-64
- Van der Veer HW, Bergham R & Rijnsdorp AD (1994) Impact of juvenile growth on recruitment in flatfish. *Neth J Sea Res* 32:153-173
- Vincent WF & Dodson JJ (1999) The St. Lawrence River, Canada-USA: the need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Jpn J Limnol* 60:29-50
- Webb PW, D. Weihs (1986) Functional locomotor morphology of early life history stages of fishes. *T Am Fish Soc* 115:115-127

Winkler G, Dodson JJ, Bertrand N, Thivierge D & Vincent WF (2003) Trophic coupling across the St. Lawrence River estuarine transition zone. *Mar Ecol Prog Ser* 251:59-73

Zaret TM (1980) *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, CT 187 p