

NICHES ET ASSOCIATIONS DE POISSONS DES LACS

DE LA RADISSONIE QUÉBÉCOISE¹

Pierre LEGENDRE et Annette BEAUVAIS

*Centre de recherche en sciences de l'environnement
Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Montréal H3C 3P8.*

Résumé

Les données de pêche à 378 stations de lacs, dans le nord-ouest du Québec, ont été comparées aux descripteurs du milieu, à l'aide de tableaux de contingence et de corrélations partielles. Ceci a permis d'établir la répartition et la niche des principales espèces de poissons des lacs de ce territoire. D'autre part, une mesure probabiliste de la cooccurrence des espèces, suivie d'un groupement à liens complets, a permis de déterminer cinq associations d'espèces. Quatre d'entre elles peuvent être interprétées écologiquement. Enfin, les mesures de régularité de la distribution de fréquence des espèces à chaque station montrent un gradient entre les basses terres près de la baie de James, où l'activité biologique est plus élevée, et les plateaux de l'intérieur qui représentent un milieu plus stable et moins productif.

Abstract

Fishing data from 378 sites, from lakes in northwestern Québec, were compared to environmental descriptors through contingency table analyses and partial correlation coefficients, in order to establish the distribution and the niche of the main fish species in those lakes. On the other hand, a probabilistic measure of species co-occurrence, followed by complete linkage clustering, made it possible to describe five associations of species, four of which are amenable to ecological interpretation. Finally, measures of evenness (equitability) of the frequency distribution of species at the various sites show a gradient between the low land area nearer James Bay, where biological activity is higher, and the inland plateaus which represent a more stable and less productive environment.

Introduction

Des projets hydroélectriques de grande envergure, réalisés par la Société d'Énergie de la Baie James (SEBJ), sont en voie de modifier de façon importante la physionomie de la Radissonie québécoise, dans le nord-ouest du Québec. Ce territoire de 410 000 km² (fig. 1) comprend l'ensemble des terres qui, du côté québécois, appartiennent (ou appartiendront, à la suite des tra-

voux) au bassin de drainage de la baie de James (Laverdière, 1969). La baie de James forme l'extrémité sud de la baie ou mer d'Hudson. En particulier, des aménagements de diverses natures toucheront les lacs de ce territoire: aménagements en vue de les intégrer au réseau hydroélectrique ou dans le but de les rendre accessibles à des fins récréatives.

Une masse importante de données ont été recueillies sur ce territoire depuis 1973 afin d'arriver à définir l'écologie particulière de cette région. Entre autres, une quantité appréciable d'infor-

¹ Cette étude a été financée par et réalisée pour le compte de la Société d'Énergie de la Baie James.

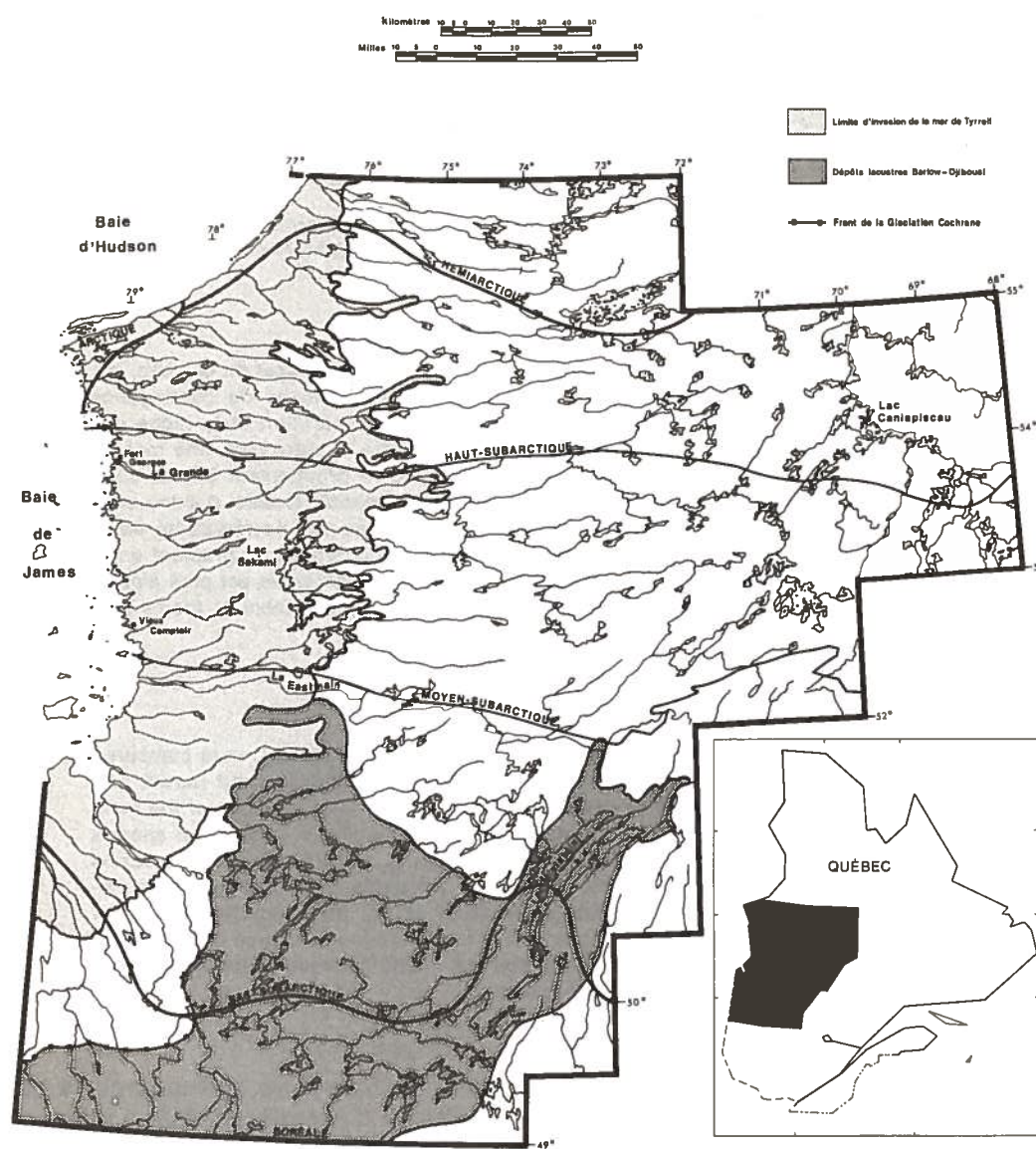


Figure 1. Carte de la Radissonie québécoise montrant les zones bioclimatiques (Zarnovican et al., 1976) et les limites post-glaciaires de la mer de Tyrrell et du lac Barlow-Ojibouai.

mation est maintenant disponible sur les poissons de ce territoire et le milieu où ils vivent. Cette information a déjà été colligée par Magnin (1977) sous la forme de cartes de distribution des différentes espèces du territoire. La présente étude cherche plutôt à déterminer certains facteurs écologiques qui expli-

quent la répartition de quelques-unes des 29 espèces de poissons capturées depuis 1973 par les équipes d'inventaire écologique de la SEBJ dans les lacs de la Radissonie québécoise, afin de fournir au planificateur des données synthétiques de base qui lui serviront dans l'aménagement et la gestion du

territoire. Elle est basée sur les données disponibles à la SEBJ ainsi qu'à la Société de Développement de la Baie James (SDBJ): données de pêche de poissons, données physico-chimiques des lacs, descripteurs du milieu tirés de la carte écologique du territoire. Cette étude s'attache en particulier à décrire la niche des différentes espèces ainsi que les associations qu'elles forment entre elles. Certains facteurs géographiques contrôlant leur répartition seront aussi étudiés. La régularité de la distribution des espèces sert enfin, en tant que paramètre biotique synthétique, à qualifier le gradient principal de ce territoire.

Le présent travail tente donc d'employer des données d'inventaire écologique général, récoltées dans des buts divers mais autres que celui poursuivi ici, pour cerner l'écologie des poissons d'un territoire. Quoiqu'il soit toujours plus intéressant d'analyser des données récoltées aux fins de l'analyse proposée, l'écologiste ne doit pas négliger le fait que les problèmes d'aménagement du territoire doivent souvent être résolus rapidement, ce qui oblige le planificateur à avoir recours à des données déjà accumulées dans ces banques de données écologiques générales qui ont été mises sur pied, au cours des dernières années, entre autres en Amérique du Nord et en Europe: il est temps de développer des méthodes d'analyse de ces banques de données, sous peine de voir l'écologiste exclu des prises de décision d'aménagement, alors qu'il lui est possible d'utiliser une fraction importante de ces données, récoltées à grands frais, aux fins de l'analyse écologique multidimensionnelle, sans pour autant avoir à en surestimer la qualité. Le présent article se veut donc aussi une contribution méthodologique à l'analyse conjointe de données tirées de fichiers disparates.

Matériel

De 1973 à 1976, un grand nombre de stations de lac ont été échantillonnées par les équipes de la SEBJ, dans différents bassins hydrographiques de la Radissonie québécoise. Les bassins touchés par le présent travail sont présentés au tableau I et à la figure 2. Pour 378 des stations de lac échantillonnées, on retrouve, dans la banque de données

TABLÉAU I

Régions (descripteur 1) où des lacs ont été échantillonnés pour les poissons par la SEBJ, de 1973 à 1976.

Code de la région (ou bassin hydrographique) dans la banque.	Nom du bassin	Nombre de stations d'échantillonnage
BL	Rivière Bell	1
CA	Lac Caniapiscau	54
CE	Canyon Eaton	1
C2	Nouveau-Comptoir	23
C4	Manitouneuk	1
EM	Rivière Eastmain (embouchure)	26
ES	Rivière Eastmain (tête)	3
GB	Grande Rivière de la Baleine	3
G1	Réservoir LG1	1
G2	Réservoir LG2	88
G3	Réservoir LG3	60
G4	Réservoir LG4	23
KA	Rivière Kanaapscow	3
LA	Rivière Laforge	14
MA	Lac Matagami	6
MI	Lac Mistassini	11
NI	Lac Nichicun	3
PB	Petite Rivière de la Baleine	1
PO	Rivière de Pontois	4
RP	Rupert-La Martre	3
RU	Rivière Rupert (embouchure)	2
SB	Secteur de base (Lac Nathalie)	29
SK	Lac Sakami	15
XM	Exutoire de Mistassini	3
24	(total)	378

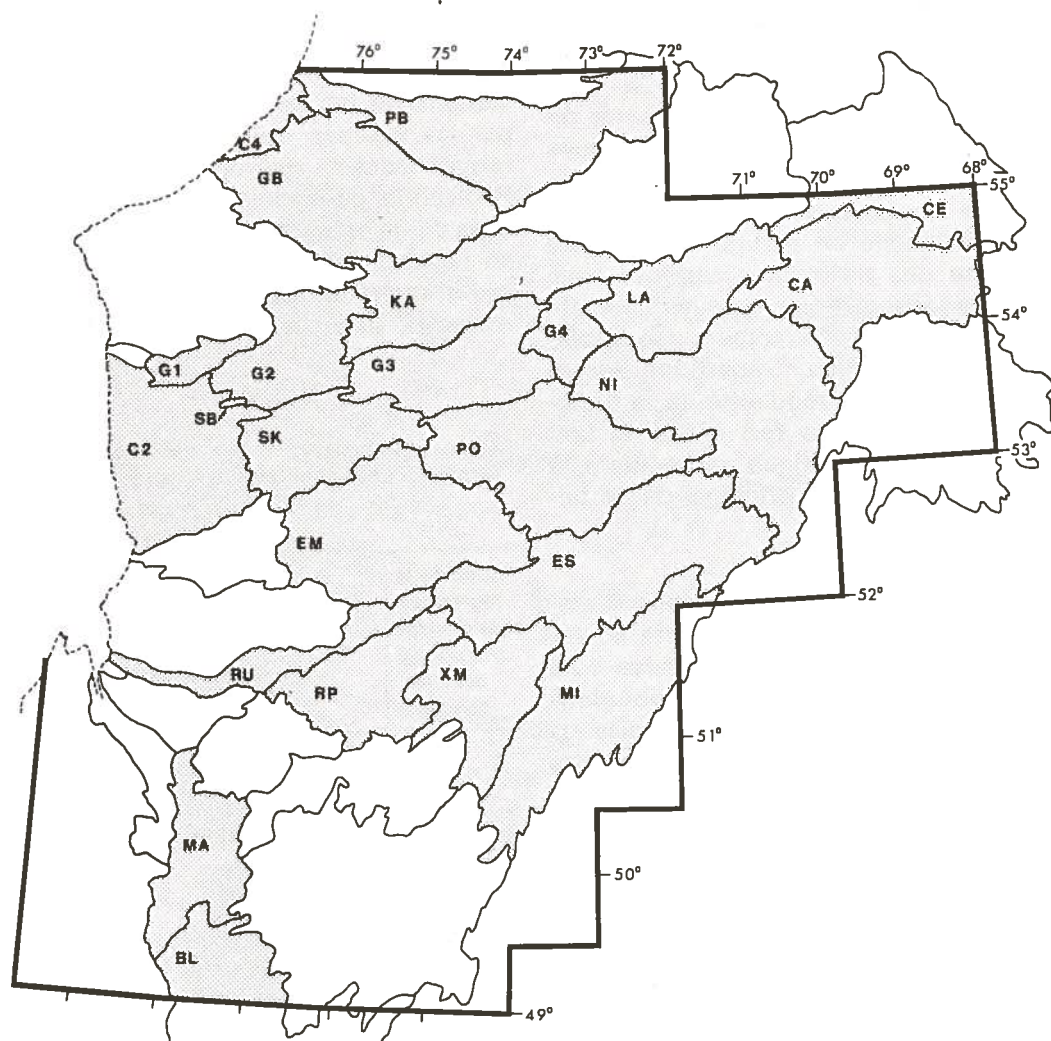


Figure 2. Carte de la Radissonne québécoise montrant les régions ou bassins hydrographiques, identifiés par leur code (voir tableau I). Les régions ombrées sont celles d'où proviennent les pêches de la présente étude.

informatisée de la SEBJ, des données de capture des poissons qualifiées par le type d'engin de pêche, l'heure et la durée de la pêche. Pour ces 378 stations (totalisant 299 lacs) la banque a aussi fourni les descripteurs du milieu physique énumérés dans la première partie du tableau II, tableau qui mentionne aussi le pourcentage des stations pour lesquelles l'information est disponible. Tous ces descripteurs, sauf la superficie du lac, ont été mesurés à la station elle-même et ne sont donc pas néces-

sairement représentatifs du lac au complet. Quand des profondeurs moyennes et maxima différentes correspondaient à différentes stations d'un même lac, les plus grandes valeurs étaient retenues comme profondeurs moyenne et maximum du lac pour toutes les stations de ce lac.

Le territoire de la Radissonne québécoise a été inventorié au complet, depuis 1973, par les équipes d'écologistes de la Section des Études Écolo-

TABLEAU II

Descripteurs du milieu physique (partie supérieure) et des systèmes écologiques (partie inférieure) tirés des banques de données de la SEBJ et de la SDBJ, respectivement. Ces descripteurs sont détaillés au tableau III.

Descripteurs	Pourcentage des stations pour lesquelles l'information est disponible.
Coordonnées Mercator	100
1) Altitude (m)	100
2) Profondeur moyenne (m)	67
3) Profondeur maximum (m)	67
4) Superficie du lac (km ²)	67
5) Transparence de l'eau (Secchi: m)	51
6) Conductance spécifique (μS)	50
7) pH de l'eau	49
8) Oxygène dissous (1 m sous la surface: mg/l)	41
9) Relief	95
10) Épaisseur des matériaux meubles	95
11 et 12) Nature des matériaux géologiques du système (dominant et sous-dominant)	95
13) Catégorie d'écosystème aquatique	95
14) Abondance de ruisseaux	95
15) Abondance d'habitats ripicoles	87
16) Système de drainage	85
17) Découpage de la rive	85
18) Pente de la berge	85
19) Pente des rives	85
20 et 21) Nature des matériaux géologiques des rives (dominant et sous-dominant)	85

giques Régionales (SEER) d'Environnement Canada. Le territoire a été divisé en environ 40,000 unités de territoire ou «cellules écologiques», chaque cellule formant l'intersection d'un écosystème terrestre et d'un écosystème aquatique (Legendre et Gagnon, 1977), de telle sorte qu'à chaque cellule correspondent les descripteurs de son écosystème terrestre et les descripteurs de son écosystème aquatique

(tableau II, partie du bas). Ces données sont réunies dans la banque de données informatisée de la SDBJ qui a permis d'en retirer, au moyen d'une requête, un fichier de données des cellules écologiques qui correspondait à la liste des stations de lac de la présente étude. La cellule écologique à laquelle appartient chaque station de lac avait été déterminée au préalable au moyen du mercator de la station.

Toutes les données du milieu ont été réunies en un seul fichier, dans lequel les 378 stations de lac étaient décrites par 24 descripteurs (les 21 descripteurs numérotés du tableau II et les trois descripteurs du tableau IV). Le tableau III présente les codes utilisés au cours de l'analyse pour les descripteurs 9 à 21, afin de rendre explicites les descriptions de la niche des différentes espèces aux tableaux V à VIII.

Pour la plupart des 299 lacs de la présente étude, on ne trouve dans la banque de données de la SEBJ que les résultats d'une seule pêche. Seulement 25 de ces lacs ont été échantillonnés à plus d'une station, alors que le lac Sakami, qui compte le plus grand nombre de stations d'échantillonnage, en a 10. Par contre, certaines stations de lacs ont servi à des études détaillées, l'une d'elles ayant connu 50 pêches dans la période sous étude.

La plupart des résultats ci-dessous ont été obtenus à partir d'un fichier de données de présence de 29 espèces de poissons, dont on trouvera les noms français et latins à la section des résultats intitulée «Associations d'espèces». Ce fichier a été assemblé en relevant les espèces rencontrées à une station, sans tenir compte du nombre d'individus capturés, ni de l'engin de pêche utilisé, ni du nombre de pêches effectuées. 16 de ces espèces ont été capturées à plus de 15 stations de lacs. Aux stations où il y avait eu plus d'une

pêche, les mêmes espèces réapparaissent avec beaucoup de régularité, ce qui a permis de croire que le fichier de données, colligé de cette façon, était analysable.

Le fichier des données d'abondance des espèces de poissons n'a pu être constitué aussi facilement. En effet, une quarantaine d'engins de pêche différents ont été utilisés par la SEBJ entre 1973 et 1976, du tramail jusqu'au filet troubleau en passant par la canne à pêche. Pour établir les abondances relatives des différentes espèces dans les différents lacs du territoire, il fallait d'abord sélectionner un de ces engins de pêche: c'est le filet multifilament expérimental à mailles (étirées) de 2,5 à 10,2 cm qui a été retenu, car c'est celui qui a été utilisé le plus souvent (environ 40% des pêches) et qui a

fourni de loin le plus grand nombre de captures pour la majorité des espèces, et ce dans le plus grand nombre de stations. Ce filet d'une hauteur de 1,8 m, composé de 6 filets de 30 m attachés bout à bout, était tendu au fond du lac, la plupart du temps à partir de la rive. Le fichier de données d'abondance des poissons a donc porté sur 238 stations et 14 espèces, soit celles qui avaient été capturées au moins deux fois par ce filet. Les données consistaient en des rendements de pêche, soit le nombre de spécimens qui auraient été capturés si le filet avait pêché 24 heures ($R = 24n/h$ où n est le nombre de spécimens capturés et h le nombre d'heures de pêche). Dans les cas de pêches multiples à une même station, c'est la moyenne des rendements R des différentes pêches qui constitue la donnée au fichier pour chaque espèce.

TABLEAU III Descriptions des descripteurs 9 à 21 du tableau II.

9) Relief F — plat U — ondulé R — moutonné H — montueux M — montagneux	10) Épaisseur des matériaux meubles (dominants et sous-dominants) 1 — épais 2 — épais et mince 3 — épais et affleurements 4 — mince et épais 5 — mince 6 — mince et affleurements 7 — affleurements et épais	7 — sédiments organiques 8 — dépôts de versants 9 — matériaux éoliens 14) Abondance de ruisseaux 15) Abondance d'habitats ripicoles 1 — absent ou très peu 2 — peu 3 — moyen 4 — beaucoup 17) Découpage de la rive 1 — régulier 2 — irrégulier 3 — très irrégulier	25 km ² R — lacs > 25 km ² I — bord de grande rivière 16) Système de drainage 1 — ouvert, profond 2 — ouvert, peu profond 3 — ouvert, tourbeux 4 — restreint, profond 5 — restreint, peu profond 6 — restreint, tourbeux 7 — fermé, profond 8 — fermé, peu profond 9 — fermé, tourbeux 18) Pente de la baine 1 — douce 2 — modérée 3 — abrupte
11) Nature des matériaux géologiques de surface (dominants) 12) Matériaux de surface (sous-dominants) 20) Matériaux des rives (dominants) 21) Matériaux des rives (sous-dominants) 0 — roche en place 1 — till 2 — sédiments fluviaux-glaciaires 3 — sédiments deltaïques 4 — sédiments fluviaux ou glacio-lacustres 5 — sédiments marins ou littoraux 6 — sédiments littoraux	8 — affleurements et mince 9 — affleurements 13) Catégorie d'écosystème aquatique A — moins de 5% d'eau B — 5 à 15% d'eau C — plus de 15% d'eau F — 2.5 km ² < lacs < 5 km ² G — 5 km ² < lacs < 10 km ² N — 10 km ² < lacs <	19) Pente des rives (dominance, sous-dominance) 1 — douce 2 — douce, modérée 3 — douce, abrupte 4 — modérée, douce 5 — modérée 6 — modérée, abrupte 7 — abrupte, douce 8 — abrupte, modérée 9 — abrupte	

Une étude de ces données d'abondance (Beauvais et Legendre, 1977) a cependant démontré que le rendement du filet n'était pas une fonction linéaire du temps de pêche. Ce phénomène semble être lié à plusieurs causes, dont les deux suivantes: 1) il semble que les principales espèces étudiées soient plutôt territoriales dans les lacs, de sorte qu'aussitôt le filet posé, on capture les spécimens qui se trouvent sur les lieux, si bien que dans les heures qui suivent, il n'y a presque rien d'autre à pêcher; 2) de plus, il est probable que les premiers spécimens capturés, surtout lorsqu'ils sont de taille importante, rendent très vite le filet inopérant en le faisant s'enrouler sur lui-même. Le résultat en est donc que les données d'abondance calculées tel que décrit ci-haut ont une valeur absolue très limitée. Elles ne seront donc utilisées ci-dessous que pour calculer la régularité de la distribution des espèces.

Méthodes

ÉTUDE DE LA RÉGULARITÉ

La diversité des espèces d'une communauté est un paramètre biotique synthétique qui peut être mis en relation avec d'autres propriétés de ces communautés ainsi qu'avec divers descripteurs du milieu auquel chaque communauté est exposée. La diversité, ainsi que ses composantes, peuvent être mesurées de diverses façons. Ces mesures ont été revues entre autres par Pielou (1969), Hendrickson et Ehrlich (1971), Hurlbert (1971) et plus récemment par Legendre et Legendre (1978b).

La diversité peut être mesurée par la formule de Shannon (1948):

$$H = -\sum p_i \log p_i$$

où les p_i sont les fréquences relatives, ou probabilités, des différentes espèces i rencontrées dans l'échantillon dont on désire connaître la diversité, pour un groupe d'espèces ou taxon donné (ici:

les poissons). Cette mesure de la diversité n'est influencée ni par le nombre de pêches, ni par la durée de la pêche, puisqu'elle est calculée à partir des fréquences relatives des différentes espèces. Elle varie cependant en fonction du nombre d'espèces, une donnée plutôt incertaine dans le fichier des abondances, qui ne contient que les données de pêche au filet expérimental multifilament. Ce filet pêchait assez mal les plus petites espèces, ainsi que des espèces de taille plus grande comme la lotte. (Ce problème est grandement atténué dans le fichier des présences-absences, puisque le filet expérimental multifilament ne compte que pour 40% environ des données qui y sont rassemblées). Par conséquent, il convient de comparer plutôt les stations d'échantillonnage de la présente analyse à l'aide d'une mesure indépendante du nombre d'espèces.

Tel que suggéré d'abord par Margalef (1958), Lloyd et Ghelardi ont proposé en 1964 une mesure de la *régularité* de la distribution de fréquence des espèces, qui ne rend compte que de la forme de la courbe décroissante des abondances des espèces, en éliminant l'effet du nombre d'espèces. Cette mesure, entre 0 et 1, se calcule par la formule

$$R = H/H_{\max} = H/\log n$$

où $H_{\max} = \log n$ représente la diversité maximum que l'on pourrait obtenir avec un échantillon de n espèces équiprobables. Cette mesure, mieux adaptée aux présentes données d'abondance relative, a été employée comme base de comparaison des échantillons afin de dégager le gradient principal de l'ensemble des stations de lac sous étude.

ÉTUDE DES RÉPARTITIONS ET DES NICHES

Le concept de niche auquel réfère le présent travail est la niche fondamentale d'Hutchinson (1957). Celle-ci est définie comme l'hypercube où l'on

rencontre des individus d'une espèce dans l'espace multidimensionnel des conditions du milieu, mais à l'exclusion des axes géographiques qui décrivent, eux, la répartition de l'espèce.

La méthode d'analyse suivante rend opérationnel ce concept de niche: elle consiste à déterminer, pour chaque descripteur du milieu que l'on désire considérer dans la définition de la niche, quel est l'intervalle ou le sous-ensemble de ses descriptions qui «favorise» la présence de l'espèce. La présence ou l'absence de chaque espèce est comparée à chaque descripteur du milieu, tour à tour, dans des tableaux de contingence. Les lignes de ces tableaux rectangulaires correspondent aux différentes descriptions du descripteur à analyser et ils comportent deux colonnes, l'une pour les présences et l'autre pour les absences de l'espèce. Chaque case du tableau correspond donc à une description pour le descripteur de présence-absence et à une description pour le descripteur de la niche, et on y écrit le nombre d'échantillons qui présentent simultanément ces deux descriptions. On dit qu'une description «favorise» la présence d'une espèce lorsque cette espèce y est présente plus souvent que l'on pourrait s'y attendre si l'espèce était distribuée au hasard dans les différentes descriptions de ce descripteur. La méthode d'analyse de tableaux de contingence en termes de probabilités conditionnelles est explicitée plus en détail dans Legendre & Legendre (1978b), de même que les statistiques que l'on peut calculer sur les tableaux de contingence.

Comme analyse complémentaire, des corrélations partielles non paramétriques ont été calculées entre, d'une part les présences-absences de chaque espèce, d'autre part l'ensemble des descripteurs ordonnés du milieu. Les corrélations partielles permettent de dégager la rela-

tion qui existe entre deux descripteurs donnés (ici, l'espèce d'une part et l'un des descripteurs du milieu d'autre part), tout en retranchant l'influence que pourraient avoir les autres descripteurs du milieu sur cette corrélation. Les corrélations non-paramétriques de Kendall permettent de mesurer les relations entre des descripteurs qui, tout en étant ordonnés, ne sont pas nécessairement métriques ou en relation linéaire. Elles peuvent aussi être combinées dans un calcul de corrélations partielles; ces corrélations partielles ne peuvent malheureusement pas être testées pour leur significativité (Kendall, 1948). 10 descripteurs continus, divisés en classes ordonnées, ont été inclus dans ce calcul et comparés à la présence ou l'absence de chaque espèce.

ÉTUDE DES ASSOCIATIONS D'ESPÈCES

Différents concepts d'associations d'espèces ont cours dans la littérature écologique. Plusieurs de ces concepts ont été revus par Southwood (1966) dans le cadre des études sur les insectes ainsi que par Legendre et Legendre (1978a) dans le cadre des études sur le phytoplancton. Puisque les données les plus certaines de la présente étude sont celles de présence des espèces, un concept d'association basé sur la co-occurrence des espèces, plutôt que sur leur corrélation ou autre mesure de dépendance quantitative, semble approprié.

La méthode employée, due à Krylov (1968), consiste d'abord à déterminer, pour toutes les paires d'espèces à tour de rôle, la probabilité associée au χ^2 d'un tableau de contingence 2×2 des présences-absences, que ces deux espèces soient distribuées de façon indépendante dans les différents échantillons. Le calcul de χ^2 effectué comprend la correction pour continuité. La probabilité associée à la valeur de χ^2 est

évaluée avec 1 degré de liberté. Par ailleurs, puisqu'on n'est intéressé qu'aux associations positives entre espèces, Krylov recommande d'attribuer une probabilité d'indépendance de 1 à deux espèces pour lesquelles l'espérance de co-occurrence est plus grande ou égale à la fréquence de co-occurrence observée. Les probabilités obtenues sont des valeurs entre 0 et 1, et elles se rapprochent de 0 quand deux espèces sont liées, si bien qu'un seuil de significativité, par exemple $p \leq .05$, peut être employé comme base probabiliste de définition des associations d'espèces. En deçà de cette valeur (ou de toute autre qui aura été choisie), les espèces sont considérées comme liées de façon significative et le complément de la probabilité ci-dessus peut être retenu comme mesure de similarité entre espèces pour la suite du calcul des associations ($S = 1 - p$, $0 \leq S \leq 1$).

Les probabilités de co-occurrence d'espèces, ainsi calculées, peuvent être assemblées en une matrice $n \times n$ de similarités entre les n espèces de poissons. Krylov recommande d'appliquer à cette matrice une méthode de groupement à liens complets, pour un seuil de similarité probabiliste donné (par exemple $S \geq 0,95$). Des groupes indépendants d'au moins trois espèces, complètement interreliées au niveau de similarité choisi, peuvent alors être définis comme associations d'espèces, à l'aide des règles de décision suivantes: 1) entre deux partitions possibles des espèces, on choisit d'abord de former des groupes contenant le plus grand nombre possible d'espèces; 2) entre plusieurs groupes non-indépendants qui contiennent le même nombre d'espèces, on choisit la partition qui permet de maximiser le nombre de groupes indépendants; 3) si les critères précédents ne permettent pas de trancher et laissent le choix entre l'une ou l'autre de deux espèces, on inclut dans le groupe

celle qui a moins d'affinité avec l'ensemble des autres espèces et qui appartient donc à ce groupe de façon plus exclusive. Les deux premiers critères sont dus à Fager (1957) alors que le troisième a été suggéré par Krylov (1968).

Après avoir reconnu, par cette méthode, des groupes indépendants d'espèces complètement interreliées, on peut finalement associer les espèces restantes, par groupement à liens simples, à un ou plusieurs des groupes formés (Venrick, 1971, par référence au programme d'ordinateur de Fager). Ces espèces «satellites» n'ont pas à être associées à tous les membres de l'association et, d'autre part, elles peuvent être des satellites de plusieurs associations. Les associations d'espèces décrites de cette façon rendent mieux compte de la complexité d'organisation des communautés biologiques.

Pour la présente étude d'associations de poissons, la méthode de Fager-Krylov-Venrick exposée ci-dessus produisait, au niveau $S = 1 - p \geq 0,95$, trop de groupes d'espèces équivalents pour qu'il soit possible de choisir entre eux. Le niveau de similarité de $S \geq 0,989$ a été choisi comme représentant un niveau intéressant et interprétable de groupement d'espèces. Les groupes à liens complets ainsi obtenus ont été représentés sur une projection des points-espèces dans l'espace factoriel des deux premières coordonnées principales (Gower, 1966), calculées à partir de la matrice de similarité entre espèces, tel que recommandé par Legendre (1976) (voir fig. 3 à la section des résultats).

Résultats et discussion

RÉGULARITÉ

Les mesures de régularité de la distribution de fréquence des espèces de

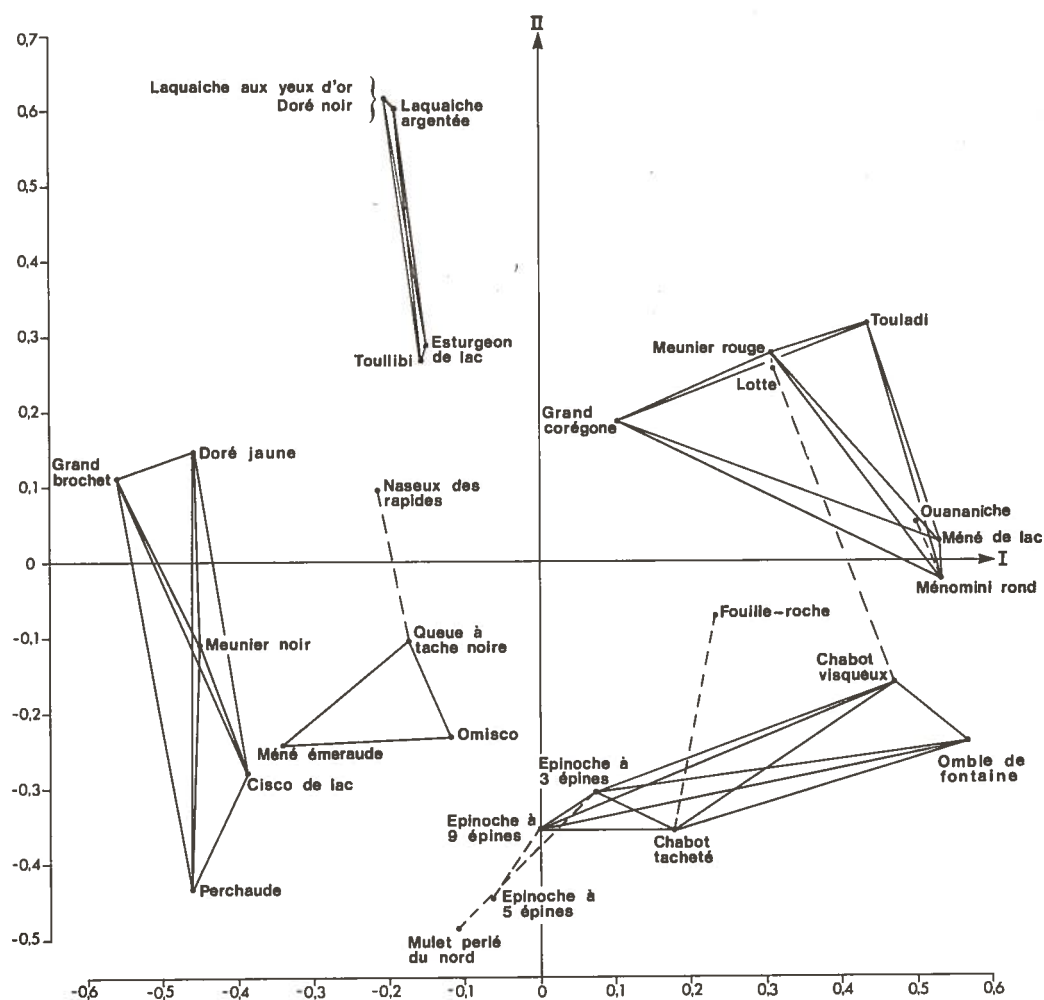


Figure 3. Représentation graphique des associations de poissons sur les deux premières coordonnées principales, qui expliquent 55% des sommes de carrés entre les espèces. Les traits pleins unissent les espèces qui forment les associations au niveau de similarité $S = 1 - p \geq .989$; les tiretés montrent le lien le plus fort qui unit, à l'une des associations, une espèce non-associée.

poissons, aux différentes stations de lacs, ont été mises en relation par tableaux de contingence avec les descripteurs du tableau II. Cette analyse fait ressortir les relations suivantes.

Alors qu'à l'ouest, la régularité est basse, on trouve des valeurs de régularité de plus en plus élevées à mesure que l'on se dirige vers l'est du territoire et qu'augmentent l'altitude et la transparence des eaux (il y a cependant aussi

des lacs à faible régularité dans les plateaux de l'est). Selon l'interprétation de Legendre (1973), ceci indique que dans la région des plateaux, on trouve des lacs dont l'activité biologique est plus faible et qui présentent par conséquent un milieu plus stable que les lacs plus productifs situés dans les zones d'invasion marine ou lacustre.

La nature différente des lacs des deux régions, soit ceux des plateaux et ceux

des basses-terres, s'explique essentiellement par la géologie du territoire de la Radissonie québécoise. En effet, à la suite du retrait de la calotte glaciaire de Scheffer, il y a 7 000 à 8 000 ans, le débordement des eaux de la baie de James (mer de Tyrrell) à cause de l'affaissement du territoire sous le poids des glaces, aurait atteint des régions qui correspondent aujourd'hui à des altitudes d'environ 240 à 270 m du côté de la Radissonie québécoise (Lee, 1960). Cette zone d'invasion marine, ainsi qu'une partie de la zone d'extension du lac glaciaire Barlow-Ojibouai au sud du territoire, constituent ce qu'on pourrait appeler la région des basses-terres par opposition à celle des plateaux, qui elle n'a pas été touchée par la mer de Tyrrell et peu par le lac Barlow-Ojibouai.

La région des basses-terres est donc caractérisée par des dépôts d'argile, et

par un relief peu accidenté, ainsi que le décrit Laverdière (1969: 238): «...la sédimentation marine ayant ainsi contribué au nivellement des basses-terres jamiennes». Les lacs y sont donc peu profonds, les ruisseaux et les habitats ripicoles sont très abondants et, comme conséquence des invasions marine et lacustre, reposent sur un sol argileux couvert de sédiments organiques, marins ou littoraux. On pouvait donc s'attendre à y retrouver des lacs aux eaux turbides (conséquence de la mise en suspension des matériaux du fond), plus chaudes et de conductance élevée. La région des plateaux par contre est caractérisée par un relief plutôt accidenté (donc très peu de ruisseaux et d'habitats ripicoles) et par un sol couvert de tills et de sédiments fluvio-glaciaires. Les lacs y ont donc souvent des eaux plus claires, plus froides et de plus faible conductance spécifique.

TABLEAU IV

Aire de répartition de 16 espèces de poissons, capturées au moins à 15 stations, dans les lacs de la Radissonie québécoise. Seules sont mentionnées les descriptions géographiques qui «favorisent» la présence d'une espèce, et ce à au moins 10 stations de lacs. Voir le tableau I pour les codes des régions. Les espèces sont divisées selon leur appartenance aux différentes associations.

Espèces	Régions	Longitude	Latitude
Grand corégone	CA, G3, LA, SK	69° à 71°, 74° à 77°	54° à 55°
Meunier rouge	CA, LA, MI, SB, SK	69° à 75°	54° à 55°
Touladi	CA, G3, G4, LA, MI	68° à 75°	54° à 56°
Ménomini rond	CA	68° à 75°	54° à 56°
Méné de lac	CA, G3	68° à 72°	54° à 55°
Grand Brochet	C2, G2, G3, G4, SB, SK	75° à 80°	53° à 54°
Meunier noir	EM, G2, G3, SB, SK	75° à 79°	51,5° à 54°
Doré jaune	C2, EM, G2, G3, SB, SK	75° à 78°	49° à 53,5°
Cisco de lac	EM, G2, G3, SB	75° à 80°	52° à 54°
Perchaude	G2, SB	76° à 78°	52° à 54°
Ombre de fontaine	G2, G3	72° à 76°	53° à 56°
Épinoche à 9 épines	—	76° à 78°	52,5° à 54°
Chabot tacheté	—	76° à 78°	—
Épinoche à 3 épines	—	76° à 78°	53° à 54,5°
Omisco	—	74° à 78°	52° à 54°
Lotte	—	77° à 78°	53° à 53,5°

RÉPARTITIONS

L'aire de répartition des espèces dans les lacs du territoire a été établie par analyse de tableaux de contingence dans lesquels la présence-absence des espèces a été comparée aux descripteurs de région, de longitude et de latitude. Les résultats sont présentés au tableau IV. La liste des espèces suit l'ordre des associations (voir page 151); à l'intérieur des associations, l'ordre est celui de la fréquence de capture dans les lacs de la présente étude. À partir de ce tableau, ainsi que des cartes de répartition de chaque espèce dans Beauvais et Legendre (1977) que les contraintes d'espace empêchent de reproduire ici, on peut caractériser la répartition des différentes espèces en relation avec les points de repère géographiques et biogéographiques de la carte à la figure 1. Cette caractérisation est brièvement présentée ci-dessous.

1 — Espèces à répartition générale sur le territoire, mais qui caractérisent davantage la région des plateaux: grand corégone, meunier rouge, touladi, ménomini rond.

2 — Espèces caractéristiques des basses terres:

2.1 — Espèces présentes sur l'ensemble du territoire, mais plus caractéristiques de la région des basses terres: grand brochet, meunier noir, doré jaune, lotte.

2.2 — Espèces dont la répartition est limitée au secteur ouest du territoire:

2.2.1 — Espèces présentes du nord au sud: toulibi, esturgeon de lac (espèces capturées à moins de 15 stations).

2.2.2 — Espèces caractérisant le secteur au nord de la rivière Eastmain: cisco de lac (trouvé aussi dans la région Mistassini), perchaude. Les espèces suivantes, capturées à moins de 15 stations, appartiendraient à ce groupe: omisco, queue à tache noire, méné émeraude, épinoche à 5 épines, mulet perlé du nord, naseux des rapides.

2.2.3 — Espèces capturées à moins de 15 stations, qui sont limitées à la zone boréale (50° parallèle), dans le sud-ouest du territoire: laquaiche argentée, laquaiche aux yeux d'or, doré noir.

3 — Certaines espèces, à cause de leur faible taille, n'ont pu être capturées qu'à l'aide de seines, de nasses, de tréteaux et de verveux. Or ces engins de pêche n'ont été utilisés qu'aux stations de lac dans le bassin de la rivière La Grande ainsi que dans la région du lac Caniapiscou (à l'exception des seines qui ont aussi été employées dans les régions Eastmain et Nichicun). Comme les espèces énumérées ci-après n'ont été capturées qu'à ces stations, il y a de fortes chances que cette répartition observée sur le territoire ne rende pas compte de la réalité, mais soit plutôt l'indication d'un échantillonnage inadéquat sur l'ensemble du territoire. Ces espèces sont le méné de lac, l'épinoche à 9 épines, le chabot tacheté et l'épinoche à 3 épines. Le chabot visqueux et le fouille-roche, capturés à moins de 15 stations, feraient aussi partie de ce groupe.

4 — Autres espèces:

4.1 — L'omble de fontaine n'a été trouvé en lacs que dans la partie nord du territoire, au nord du 53° parallèle, à l'exception du lac Mistassini, du lac Village (transparence de 9 m au Secchi) et d'un autre lac de la région de la rivière Eastmain. On le trouve cependant en rivières plus au sud. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que lors de la dernière glaciation, l'omble de fontaine a trouvé refuge dans l'Atlantique et non pas dans la région du Mississippi, comme c'est le cas pour la très grande majorité des espèces de la Radissonie québécoise, et que lors de la distribution post-glaciaire, il a pénétré dans cette région en empruntant la voie du nord par la baie d'Hudson (Power, 1975: 114). Les obstacles naturels rencontrés, ainsi que la plus forte compétition régnant dans les lacs du sud du territoire, pourraient expliquer la fréquence très faible de l'omble de fontaine dans les lacs situés au sud du 53° degré de latitude.

4.2 — La ouananiche ne se retrouve, sur le territoire étudié ici, que dans la région du lac Caniapiscou, qui appartient encore (temporairement) au bassin de drainage de la baie d'Ungava, dans le nord-est du Québec. Encore n'a-t-elle été capturée qu'à 6 stations de lacs dans l'échantillon de la présente étude.

On verra plus loin comment ces répartitions s'expliquent dans le cadre des associations d'espèces.

NICHES

Les tableaux V à VIII présentent la niche écologique des 16 espèces de poissons capturées au moins à 15 stations. Il a été jugé préférable de s'abstenir de toute généralisation au sujet des autres espèces, qui seront cependant mentionnées plus loin lors de la description des associations d'espèces.

La niche est décrite à l'aide des 21 descripteurs énumérés au tableau II. Les

huit premiers sont métriques et sont donc rapportés comme tels, alors que les autres sont rapportés sous la codification décrite au tableau III. Cependant, même les premiers descripteurs étaient divisés en classes lors de l'analyse de la niche par tableaux de contingence, si bien que ce sont les bornes de ces classes, et non les mesures brutes elles-mêmes, qui servent à décrire les niches.

Aux tableaux V à VIII, seules sont indiquées les descriptions qui «favorisent» la présence de l'espèce, et ce à au moins 10 stations. Ces tableaux répartissent les espèces selon les associations décrites à la section suivante.

TABLEAU V

Niche des espèces membres de l'association du grand corégone. Les deux premiers descripteurs représentent le pourcentage de stations où l'espèce a été capturée, puis les trois espèces les plus fortement associées, en ordre de similarité décroissante ($S \geq 0,99$). Seules sont indiquées les descriptions qui «favorisent» la présence de l'espèce, et ce à au moins 10 stations. Les descripteurs 1 à 8, codés pour les besoins de l'analyse, sont rapportés chacun dans ses unités de mesure, alors que les descripteurs 9 à 21 sont codés tel qu'au tableau III.

	grand corégone <i>Coregonus clupeaformis</i>	meunier rouge <i>Catostomus catostomus</i>	touladi <i>Salvelinus namaycush</i>	ménomini rond <i>Prosopium cylindraceum</i>	méné de lac <i>Couesius plumbeus</i>
Proportion des stations	70%	41%	38%	16%	16%
Espèces associées	meunier rouge touladi ménomini rond	touladi grand corégone méné de lac	meunier rouge ménomini rond méné de lac	touladi meunier rouge méné de lac	touladi meunier rouge ménomini rond
1) Altitude (m)	200 à 550	350 à 550	300 à 550	350 à 550	250 à 300, 500 à 550
2) Profondeur moyenne (m)	45 à 60	15 à 60	—	—	0 à 15
3) Profondeur maximum (m)	90 à 120	30 à 120	—	—	0 à 30
4) Superficie (km ²)	10 à 100	10 à 100	10 à 100	—	—
5) Transparence (m)	0 à 1, 3 à 9	2 à 5	2 à 9	2 à 7	2 à 3
6) Conductance spécifique (µS)	0 à 20, 30 à 40	0 à 10	0 à 10	0 à 10	0 à 10
7) pH	6 à 7	6 à 6,5	5 à 6,5	5 à 6,5	5 à 6,5
8) Oxygène dissous (mg/l)	7 à 8, 9 à 10	9 à 10	7 à 8	8 à 12	7 à 8
9) Relief	U, H	U, H	U	—	U
10) Épaisseur	1, 2, 4	1, 4	1, 2, 4	1, 4	1
11) Matériaux dominants	1, 2	1	1, 2	1	1
12) Matériaux sous-dominants	1, 2, 8	1, 8	1, 2	1	1
13) Cat. écosystème aquatique	F, G, N, R	F, G, N, R	C, F, N, R	C, R	C, F, R
14) Ruisseaux	1	1	1	1	1
15) Habitats ripicoles	1	1	1	1	1, 2
16) Drainage	1, 2	1	1, 2	1	2
17) Découpage de la rive	1	1, 2	3	2	2
18) Pente de la berge	1	1, 3	1	1	1
19) Pente des rives	1, 4, 5, 8	1, 5	1, 2	—	1, 2, 4
20) Matériaux rives (dominants)	1, 2	0, 1	1	1	1
21) Mat. rives (sous-dominants)	1, 2, 4	1, 4	1, 4	1, 4	1, 4

TABLEAU VI

Niche des espèces de l'association du grand brochet. Ce tableau a été confectionné comme le tableau V.

	grand brochet <i>Esox lucius</i>	meunier noir <i>Catostomus commersoni</i>	doré jaune <i>Stizostedion vitreum</i>	cisco de lac <i>Coregonus artedii</i>	perchaude <i>Perca fluviatilis</i>
Proportion des stations	63%	58%	42%	28%	16%
Espèces associées	meunier noir perchaude cisco de lac	grand brochet doré jaune perchaude	cisco de lac meunier noir grand brochet	doré jaune perchaude queue à tache noire	cisco de lac meunier noir grand brochet
1) Altitude (m)	0 à 300	100 à 300	100 à 300	0 à 250	100 à 200
2) Profondeur moyenne (m)	0 à 15	15 à 60	—	—	—
3) Profondeur maximum (m)	0 à 30	30 à 120	30 à 60	—	—
4) Superficie (km ²)	0 à 10	10 à 30	—	0 à 10	0 à 10
5) Transparence (m)	0 à 3	0 à 2	0 à 2	0 à 2	0 à 2
6) Conductance spécifique (μS)	20 à 40	10 à 50	10 à 40	20 à 80	10 à 30
7) pH	7 à 7,5	5,5 à 6, 6,5 à 7,5	6,5 à 7,5	6,5 à 7	6,5 à 7
8) Oxygène dissous (mg/l)	6 à 10	7 à 8, 9 à 10	—	8 à 9	8 à 12
9) Relief	R, H	R	R	R	R
10) Épaisseur	1 à 3	1, 4, 7	2, 7	7	7
11) Matériaux dominants	2, 5, 7	5, 7	5, 7	7	7
12) Matériaux sous-dominants	2, 6, 7	7	7,8	7	7
13) Cat. écosystème aquatique	B, C, G	B, F, G, N, R	F, G, R	B, F, G	B
14) Ruisseaux	2, 3	2, 3, 4	2, 3	2, 3	2, 3
15) Habitats ripicoles	2, 3	2, 3, 4	3	2	3
16) Drainage	2	1, 2	1, 2	5	5
17) Découpage de la rive	1, 2	1, 2	3	2, 3	3
18) Pente de la beine	2	2	2, 3	2	2
19) Pente des rives	2, 5	4, 5	2, 5	2	2
20) Matériaux rives (dominants)	0, 2, 4, 7	0, 4, 7	0, 4, 7	0, 4	4
21) Mat. rives (sous-dominants)	0, 4, 7	0, 7	0, 4, 7	0, 4	7

Le tableau IX complète la description des niches en dégagant, par corrélations partielles, quels sont les descripteurs qui favorisent davantage la présence d'une espèce, une fois éliminée l'influence que pourraient avoir les autres descripteurs du milieu sur cette corrélation. Ce tableau montre l'importance de la latitude, de l'altitude, de la superficie, de la transparence et de la conductance spécifique dans la répartition des espèces des deux premières associations.

L'oxygène dissous (1 m sous la surface) aurait pu être exclu de ces calculs, car les lacs de ce territoire ne présentent en général pas de carence en oxygène. Comme l'oxygène dissous est exprimé ici en mg/l et non en pourcentages de saturation, les corrélations partielles de ce tableau indiquent donc plu-

tôt, de façon inverse, l'influence de la température de l'eau, une fois éliminée l'influence des autres facteurs, dont la position géographique. Ainsi, pour le touladi et l'omble de fontaine, les corrélations négatives pour l'oxygène pourraient indiquer qu'à position géographique comparable, il y a plus de chances de trouver ces salmonidés dans des eaux plus chaudes qui, à saturation, contiennent moins de mg/l d'oxygène dissous. D'autre part, le descripteur longitude est supplanté en importance par la transparence et la conductance spécifique, qui indiquent mieux la division du territoire en basses terres et plateaux. Le signe des corrélations partielles du descripteur altitude sera expliqué à la section suivante. Enfin, les descripteurs de profondeur ne semblent avoir par eux-mêmes que peu d'importance:

les espèces étudiées ici seraient davantage influencées par la superficie, la transparence et la conductance spécifique, qui sont reliées à divers titres à la profondeur.

dans le cadre plus général d'une explication écologique des associations d'espèces.

ASSOCIATIONS D'ESPÈCES

Les descriptions de niche des espèces seront reprises à la section suivante,

Cinq associations d'espèces sont formées au niveau de similarité $S = 1 - p$

TABLEAU VII

Niche de quatre des cinq espèces de l'association de la truite mouchetée. Le chabot visqueux, capturé à huit stations seulement, a été exclu. Ce tableau a été confectionné comme le tableau V.

	omble de fontaine <i>Salvelinus fontinalis</i>	épinoche à 9 épines <i>Pungitius pungitius</i>	chabot tacheté <i>Cottus bairdi</i>	épinoche à 3 épines <i>Gasterosteus aculeatus</i>
Proportion des stations	19%	7%	5%	5%
Espèces associées	ménomini rond épinoche à 3 épines touladi	épinoche à 3 épines chabot tacheté omisco	chabot visqueux épinoche à 3 épines épinoche à 9 épines	épinoche à 9 épines chabot tacheté chabot visqueux
1) Altitude (m)	350 à 400	100 à 250	100 à 200	100 à 200
2) Profondeur moyenne (m)	0 à 15	—	—	—
3) Profondeur maximum (m)	—	—	—	—
4) Superficie (km ²)	—	—	—	—
5) Transparence (m)	3 à 9	—	—	—
6) Conductance spéc. (μS)	0 à 30	—	—	—
7) pH	6,5 à 7,5	—	—	—
8) Oxygène dissous (mg/l)	—	—	—	—
9) Relief	R, H, M	R	U, R	R
10) Épaisseur	—	1	1	1
11) Matériaux dominants	1	1	1	1
12) Matériaux sous-dominants	1	7	7	7
13) Cat. écosystème aquatique	F, G, N	N, R	N, R	—
14) Ruisseaux	1, 2	2	1, 2	1, 2
15) Habitats ripicoles	1, 2	2	—	1, 2
16) Drainage	1	—	1, 2	—
17) Découpage de la rive	1, 2	2	1, 2	2
18) Pente de la beine	1	2	—	2
19) Pente des rives	4	2	2	—
20) Matériaux rives (dominants)	1	—	—	—
21) Mat. rives (sous-dominants)	1, 7	1	1	—

TABLEAU VIII

Niche de l'omisco et de la lotte, les deux dernières espèces capturées à 15 stations au moins. Ce tableau a été confectionné comme le tableau V.

	Omisco <i>Percopsis omiscomaycus</i>	lotte <i>Lota lota</i>
Proportion des stations	4%	11%
Espèces associées	queue à tache noire épioche à 9 épines fouille-roche	meunier rouge chabot visqueux chabot tacheté
1) Altitude (m)	150 à 250	100 à 400
2) Profondeur moyenne (m)	—	—
3) Profondeur maximum (m)	—	30 à 120
4) Superficie (km ²)	—	—
5) Transparence (m)	—	3 à 5
6) Conductance spécifique (μS)	—	20 à 50
7) pH	—	6,5 à 7,5
8) Oxygène dissous (mg/l)	—	—
9) Relief	R	R
10) Épaisseur	1	4, 7
11) Matériaux dominants	—	1
12) Matériaux sous-dominants	7	7
13) Cat. écosystème aquatique	—	R
14) Ruisseaux	2	2, 3, 4
15) Habitats ripicoles	2, 3	2, 3
16) Drainage	—	1
17) Découpage de la rive	2	3
18) Pente de la beine	—	2, 3
19) Pente des rives	1, 2	5, 6, 7
20) Matériaux rives (dominants)	—	0
21) Mat. rives (sous-dominants)	—	1

≥ 0,989, lorsqu'on inclut les 29 espèces de poissons dans le calcul. Ces associations à liens complets sont représentées à la figure 3 dans l'espace réduit des deux premières coordonnées principales calculées à partir de la matrice de similarité entre espèces. Si on n'inclut dans le calcul que les 16 espèces présentes au moins à 15 stations de lac, on retrouve à $S \geq 0,99$ les mêmes associations du grand corégone et du grand

brochet que précédemment; l'association de l'omble de fontaine est amputée d'une espèce, soit le chabot visqueux, pêché seulement à 8 stations; les associations du toulibi et de l'omisco disparaissent puisque toutes leurs espèces, à l'exception de l'omisco, sont alors éliminées des calculs. Les trois associations restantes sont celles que décrivent les tableaux V à VII. Les associations du grand corégone et du grand brochet

sont particulièrement intéressantes, non seulement parce qu'elles sont déjà formées aux niveaux de similarité de 0,999 et 0,995 respectivement, mais aussi parce que les espèces qui les composent sont toutes présentes à un grand nombre de stations (16% à 70%).

Association du grand corégone (tableau V):

grand corégone	<i>Coregonus clupeaformis</i>
meunier rouge	<i>Catostomus catostomus</i>
touladi	<i>Salvelinus namaycush</i>
ménomini rond	<i>Prosopium cylindraceum</i>
méné de lac	<i>Couesius plumbeus</i>

Même si toutes ces espèces sont présentes sur l'ensemble du territoire, on observe pour chacune d'elles une préférence marquée pour le nord de la région des plateaux (plus de 250 m d'altitude, à l'est du 75° W et au nord du 54° N). C'est l'association caractéristique des grands lacs transparents (2 à 9 m au Secchi), de faible conductance spécifique (en général moins de 10 μS), comme le montrent les corrélations partielles du tableau IX. Le pH de ces lacs

est légèrement acide, les pentes sont douces et le système de drainage est ouvert. Cette association se retrouve surtout dans des reliefs ondulés où domine le till en couches épaisses et où ruisseaux et habitats ripicoles sont absents ou très peu abondants.

La corrélation négative au tableau IX entre la présence de ces espèces et l'altitude indique que, lorsque l'on contrôle pour tous les autres facteurs, y compris la position géographique, ces espèces ont davantage de chances d'avoir atteint les lacs en aval qu'en amont, dans leur dispersion post-glaciaire. Certaines de ces espèces se retrouvent davantage dans des lacs profonds (grand corégone, meunier rouge); le méné de lac préfère pour sa part les lacs moins profonds.

Espèces satellites: la ouananiche *Salmo salar* (rattachée au ménomini rond à $S = 0,9992$) et la lotte *Lota lota* (rattachée au meunier rouge à $S = 0,9999$; rattachée aussi au chabot visqueux, dans l'association de l'omble de

TABLEAU IX

Explication de la présence de chaque espèce par corrélations partielles (r de Kendall) avec 10 descripteurs du milieu. Les corrélations partielles plus faibles que 0,07 en valeur absolue ne sont pas rapportées dans ce tableau, alors que celles qui sont supérieures à 0,15 sont en caractères gras. Les 16 espèces de poissons sont celles qui ont été capturées au moins à 15 stations, comme aux tableaux précédents.

	Longitude	Latitude	Altitude	Profondeur moyenne	Profondeur maximum	Superficie	Transparence	Conductance spécifique	pH	Oxygène dissous
Grand corégone	-.14	.17	-.17	—	—	-.16	—	—	—	-.08
Meunier rouge	—	.28	-.10	-.13	.12	-.19	.19	-.07	-.08	—
Touladi	-.12	.48	-.20	—	—	—	.27	-.20	—	-.17
Ménomini rond	—	.21	—	—	—	—	.11	—	—	—
Méné de lac	—	.17	-.08	—	—	—	.07	-.11	—	—
Grand brochet	—	-.18	—	—	—	—	—	—	—	—
Meunier noir	—	-.23	.09	—	—	—	-.20	.08	-.08	.07
Doré jaune	-.09	-.22	.08	—	—	-.16	-.13	—	—	—
Cisco de lac	-.07	-.20	—	—	—	-.13	-.09	.16	—	—
Perchaude	—	-.21	—	—	—	—	-.09	.14	—	.09
Omble de fontaine	—	.09	—	-.09	.07	-.12	—	—	—	-.12
Épioche à 9 épines	—	-.10	—	—	—	—	—	—	—	—
Chabot tacheté	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Épioche à 3 épines	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Omisco	—	-.07	—	—	—	—	—	—	—	—
Lotte	—	—	—	-.11	.12	—	—	—	—	—

fontaine, au même niveau de similarité). La ouananiche partage les caractéristiques écologiques des autres espèces de cette association, mais elle n'a été pêchée qu'à six stations dans la région du lac Caniapiscou, à l'extrémité est du territoire. La lotte est plus abondante et de répartition générale sur le territoire, quoique son abondance soit sûrement sous-estimée par la pêche au filet; sa niche recouvre en partie celle des autres espèces ci-dessus, mais l'espèce est favorisée par des eaux à conductance spécifique plus élevée situées dans la zone d'invasion marine.

Association du grand brochet (tableau VI):

grand brochet	<i>Esox lucius</i>
meunier noir	<i>Catostomus commersoni</i>
doré jaune	<i>Stizostedion vitreum</i>
cisco de lac	<i>Coregonus artedii</i>
perchaude	<i>Perca fluviatilis</i>

C'est l'association caractéristique des basses terres de l'ouest du territoire (jusqu'à 300 m d'altitude). La répartition de ses espèces caractérise la zone d'invasion marine (75° à 80° W); le grand brochet, le meunier noir et le doré jaune se retrouvent aussi plus à l'est, quoique de façon beaucoup moins fréquente: la fréquence de capture de ces cinq espèces sur le territoire augmente à mesure que l'on s'approche de la baie de James. Les lacs qui favorisent davantage ces espèces sont plus petits que pour l'association du grand corégone; la transparence est faible (0 à 2 m au Secchi) et la conductance spécifique élevée (10 à 50 μ S), comme le montrent les corrélations partielles au tableau IX. Le pH est neutre, les pentes sont modérées. Ces lacs sont situés dans des régions au relief moutonné où dominent les sédiments organiques épais; leurs rives présentent souvent aussi des matériaux organiques, ou encore de la roche ou des sédiments fluviatiles ou glacio-lacustres. Ruisseaux et habitats ripico-

les y sont plus abondants que dans le cas de l'association précédente.

La corrélation partielle positive avec l'altitude, au tableau IX, indique que lorsqu'on contrôle pour tous les autres facteurs, y compris la position géographique, les espèces en question se retrouvent davantage dans les lacs en amont que dans les lacs situés sur le bord de la baie de James.

Le grand brochet préfère des lacs moins profonds que le meunier noir et le doré jaune. D'autre part, les lacs qui favorisent la présence du grand brochet et du meunier noir ont des rives plus régulières que ceux qui favorisent la présence des trois autres espèces.

Association de l'omble de fontaine (tableau VII):

omble de fontaine	<i>Salvelinus fontinalis</i>
épinoc à 9 épines	<i>Pungitius pungitius</i>
chabot tacheté	<i>Cottus bairdi</i>
épinoc à 3 épines	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
chabot visqueux	<i>Cottus cognatus</i>

Cette association comprend quatre des espèces de petite taille (les deux épinoces et les deux chabots) qui n'ont été capturées que là où la seine, la nasse, le verveux ou le troubleau ont été utilisés. Ces instruments n'ont été employés que dans les lacs de la vallée de la rivière La Grande, ce qui limite en conséquence la répartition de ces espèces. Comme ces instruments n'ont été que peu employés dans la partie amont du bassin de La Grande, cela crée artificiellement une séparation longitudinale, au tableau IV, entre l'omble de fontaine d'une part et les 4 petites espèces d'autre part, puisque les descriptions géographiques favorables mais correspondant à moins de 10 stations en sont éliminées.

Quoique l'omble de fontaine ait été capturé dans un plus grand nombre de régions, il n'est pas surprenant de le

retrouver associé à ces quatre petites espèces, dont il est un prédateur reconnu (Scott et Crossman, 1974). Le tableau VII indique par ailleurs que les espèces de cette association ont plusieurs composantes de leur niche en commun: leur présence est favorisée par des lacs situés dans un relief moutonné ou plus accidenté recouvert de till épais, où ruisseaux et habitats ripicoles sont absents ou peu abondants; ces lacs mesurent 2,5 km² ou davantage et leurs rives, recouvertes de tills, ne sont pas découpées de façon très irrégulière. Cette description sommaire est limitée par la faible proportion de stations où les quatre petites espèces ont été capturées et elle mériterait donc d'être révisée après un échantillonnage plus complet du territoire.

Espèces satellites: la lotte *Lota lota* (rattachée au chabot visqueux à $S = 0,9999$; rattachée aussi au meunier rouge, dans l'association du grand corégone, au même niveau de similarité), ainsi que trois autres petites espèces, capturées à moins de 15 stations, dont l'association ici pourrait n'être que fortuite: l'épinoc à 5 épines *Culea inconstans*, le mulot perlé du nord *Semotilus margarita* et le naseux des rapides *Rhynchitys cataractae*. L'association de la lotte à ce groupe d'espèces pourrait aussi n'être que fortuite, puisqu'elle s'établit via le chabot visqueux, une espèce elle-même fort peu représentée dans le fichier de données; cependant, l'examen des associations d'espèces au niveau de similarité $S \geq 0,95$ montre que la lotte ferait alors partie, à liens complets, de l'association de l'omble de fontaine ou de celle du grand corégone, perpétuant ainsi l'alternative observée à liens simples à $S = 0,9999$. C'est donc dire que l'association de la lotte au groupe de l'omble de fontaine doit refléter certaines communautés de préférence du côté des facteurs du milieu, ce que l'on observe en effet en com-

parant les tableaux VII (4 espèces) et VIII (lotte). Il faut cependant surtout noter que la lotte, comme l'omble de fontaine, est une prédateur de chabots et d'épinoces (Scott et Crossman, 1974).

Association du toullibi:

toullibi	<i>Coregonus nipigon</i>
esturgeon de lac	<i>Acipenser fulvescens</i>
laquaiche aux yeux d'or	<i>Hiodon alosoides</i>
laquaiche argentée	<i>Hiodon tergisus</i>
doré noir	<i>Stizostedion canadense</i>

À l'exception du toullibi et de l'esturgeon de lac que l'on retrouve un peu plus haut en latitude, ces espèces sont confinées à la limite inférieure du territoire. Il ne faut donc pas chercher la raison de leur association uniquement dans l'analyse des facteurs du milieu, mais surtout dans le fait qu'elles sont toutes, sur le territoire de la Radissonie québécoise, à la limite nord de leur dispersion, donc très peu fréquentes. Toutes ont d'ailleurs été capturées à moins de 15 stations.

L'examen des données du milieu (non reproduites ici à cause du faible nombre d'échantillons) montre cependant que cette association fréquente un milieu comparable à celui de l'association du grand brochet car, selon les données disponibles, la majorité de ces espèces préféreraient les lacs pas très grands aux eaux à conductance spécifique élevée pour ce territoire (10 à 40 μ S), turbides et de pH neutre. Ces lacs sont situés dans un paysage où ruisseaux et habitats ripicoles sont abondants. Elle se distingue cependant de l'association du grand brochet, en étant plus typique des endroits où dominent les sédiments fluviatiles ou glacio-lacustres en couches épaisses, que l'on trouve justement au sud du territoire, dans la zone d'invasion du lac glaciaire Barlow-Ojibouai.

Association de l'omisco (tableau VIII : omisco):

omisco	<i>Percopsis omiscomaycus</i>
queue à tache noire	<i>Notropis hudsonius</i>
méné émeraude	<i>Notropis atherinoides</i>

Bien que ces espèces aient été capturées à la seine et au filet expérimental multifilament, qui ont été employés de façon extensive sur le territoire, on ne retrouve ces trois espèces que sur une portion très limitée du centre-ouest du territoire, dans les régions G2, G3, SK et EM (voir la carte à la figure 2). Par ailleurs, les deux cyprins n'ont été capturés qu'à 7 et 1 stations de lac respectivement, ce qui limite la description que l'on peut faire de cette association.

Si l'on accepte que les trois espèces soient réellement limitées à cette région, on peut décrire leur niche comme voisine de celle des espèces de l'association du grand brochet (données non reproduites ici): région où dominent les matériaux organiques épais, relief ondulé ou moutonné, ruisseaux et habitats ripicoles plus abondants que dans les plateaux; lacs aux rives découpées et aux eaux à faible transparence.

Un meilleur échantillonnage des petites espèces dans les lacs du territoire permettrait de mieux établir la valeur de cette association.

Espèce satellite: le naseux des rapi-des *Rhynchtylus cataractae*, capturé à une seule station de lac.

Conclusions

1) Les valeurs de régularité de distribution de fréquence des espèces de poissons aux différentes stations sont basses dans la partie ouest du territoire, mais on en trouve des valeurs de plus en plus élevées à mesure que l'on s'élève en altitude, ce qui indique pour ces lacs une plus faible activité biologique et une plus grande stabilité du milieu.

2) Les deux associations de poissons les plus importantes qui ressortent de cette étude sont celles du grand corégone (incluant meunier rouge, touladi, ménomini rond et méné de lac) et celle du grand brochet (incluant meunier noir, doré jaune, cisco de lac et perchaude). Toutes les espèces de ces associations ont une fréquence élevée de capture dans les lacs du territoire. Lorsqu'on examine la répartition, dans les lacs du présent échantillon, des espèces de l'association du grand brochet, on s'aperçoit que la probabilité de capture des 5 espèces devient inférieure à leur probabilité moyenne de capture pour l'ensemble du territoire (la perchaude disparaît même) lorsqu'on atteint, en s'éloignant de la baie, une altitude de 250 m et plus. Or cette altitude de 250 m correspond presque exactement à la limite de l'invasion marine post-glaciaire. D'autre part, les espèces de l'association du grand corégone montrent une augmentation marquée de leur fréquence de capture (quoique dans le cas du grand corégone et du méné de lac, cette augmentation ne soit pas régulière) à partir d'une altitude d'environ 350 m. On peut donc dire que, pour les lacs inclus dans la présente étude, l'association du grand brochet caractérise la partie du territoire qui a été touchée par l'invasion marine, soit les lacs aux eaux turbides, plus chaudes et de plus forte conductance spécifique, donc les lacs à activité biologique plus élevée, alors que l'association du grand corégone caractérise les plateaux du nord et de l'est du territoire, plus éloignés de la baie, où on trouve des lacs aux eaux transparentes, plus froides et de plus faible conductance spécifique, donc des lacs à activité biologique plus faible.

3) Un groupe de petites espèces n'ont été trouvées que dans certains bassins hydrographiques du centre du territoire, possiblement à cause de ca-

rences dans l'échantillonnage à la nasse, à la seine, au verveux et au filet troubleau. La méthode d'analyse les groupe en association avec l'omble de fontaine qui les utiliserait comme espèces fourrage. L'omble de fontaine est lui-même essentiellement limité aux lacs situés au nord du 53° parallèle, possiblement à cause de son mécanisme de dispersion post-glaciaire. La lotte utilise les mêmes petites espèces pour sa nourriture et pourrait donc être associée à elles, mais l'analyse montre qu'elle pourrait également se rattacher à l'association du grand corégone.

4) Un groupe d'espèces, peu fréquentes sur le territoire, y sont toutes à la limite nord de leur répartition. Il s'agit du toulubi, de l'esturgeon de lac, des deux laquaiches et du doré noir. Ces espèces sont en bonne partie limitées au sud où elles fréquentent des lacs comparables à ceux de l'association du grand brochet, quoique creusés dans des dépôts d'origine surtout lacustre.

5) Les autres espèces ont été capturées à trop peu de stations de lacs pour que l'on puisse tirer des conclusions à leur sujet. La ouananiche, peu fréquente dans l'échantillon, est cependant connue pour être limitée aux lacs à transparence élevée et à faible conductance spécifique de la région du lac Caniapiscou, probablement parce que la dispersion post-glaciaire de la ouananiche s'est faite à partir du refuge de l'Atlantique, via la baie d'Ungava, contrairement à presque toutes les autres espèces de la Radissonie québécoise qui proviennent du refuge du Mississippi via les grands lacs glaciaires (Power, 1975).

Références

BEAUVAIS, A. et P. LEGENDRE, 1977. Niches et associations de poissons dans les lacs de la Radissonie québécoise. Une étude effectuée pour le compte de la Société d'Énergie de la

Baie James. — CERSE, Université du Québec à Montréal. Polycopié, 153 p.

FAGER, E. W., 1957. Determination and analysis of recurrent groups. — *Ecology*, 38: 586-595.

GOWER, J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. — *Biometrika*, 53: 325-338.

HENDRICKSON, J. A. Jr. and P. R. EHRLICH, 1971. An expanded concept of "species diversity". — *Notulae Naturae*, 1971 (439): 1-6.

HURLBERT, S. H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. — *Ecology*, 52: 577-586.

HUTCHINSON, G. E., 1957. Concluding remarks. — *Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.

KENDALL, M. G., 1948. Rank correlation methods. — Charles Griffin & Co., London, vii+160 p.

KRYLOV, B. V., 1968. Species association in plankton. — *Oceanology* (traduit de *Okeanologiya* en russe), 8 (2): 243-251.

LAVERDIÈRE, C., 1969. Le retrait de la calotte glaciaire de Scheffer: du Témiscamingue au Nouveau-Québec. — *Rev. Géogr. Montr.*, 23: 233-246.

LEE, H. A., 1960. Late glacial and postglacial Hudson Bay Sea episode. — *Science*, 131 (3413): 1609-1611.

LEGENDRE, L., 1973. Phytoplankton organization in Baie des Chaleurs (Gulf of St-Lawrence). — *J. Ecol.*, 61: 135-149.

LEGENDRE, L. and P. LEGENDRE, 1978a. Associations. — In: A. Sournia, ed. *Phytoplankton manual*. Unesco, (In press).

LEGENDRE, L. et P. LEGENDRE, 1978b. Écologie numérique. Tome I: Le traitement multiple des données écologiques. Tome II: La structure des données écologiques. — Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec. (Sous presse).

LEGENDRE, P., 1976. An appropriate space for clustering selected groups of Western North American *Salmo*. — *Syst. Zool.*, 25(2): 193-195.

LEGENDRE, P. and M. Gagnon, 1977. The ecological data bank of the James Bay hydroelectric development. — Pp. 305-309 in: B. Dreyfus, ed. *Proc. fifth Bienn. Int. CODATA Conf.*, Boulder, Colorado. Pergamon Press, New York, xxvi + 642 p.

LLOYD, M. and R. J. GHELARDI, 1964. A table for calculating the "equitability" component of species diversity. — *J. Anim. Ecol.*, 33: 217-225.

- MAGNIN, E., 1977. Ecologie des eaux douces du territoire de la Baie James. — Société d'Énergie de la Baie James, Montréal, 454 p.
- MARGALEF, R., 1958. Information theory in ecology. — *General System*, 3: 36-71.
- PIELOU, E. C., 1969. An introduction to mathematical ecology. — John Wiley & Sons, New York, viii + 286 p.
- POWER, G., 1975. Distribution post-glaciaire des poissons dans la péninsule Québec-Labrador. — Pp. 107-117 in: Colloque Direction Nord. Centre d'Ingénierie nordique, École polytechnique, Centre d'Études nordiques de l'Université Laval.
- SCOTT, W. B. et E. J. CROSSMAN, 1974. Poissons d'eau douce du Canada. — Bull. 184, Office de recherches sur les pêcheries du Canada, xi + 1026 p.
- SHANNON, C. E., 1948. A mathematical theory of communications. — *Bell System Technical Journal*, 27: 379-423, 623-656.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1966. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. — Chapman and Hall, London, xviii + 391 p.
- VENRICK, E. L., 1971. Recurrent groups of diatoms in the North Pacific. — *Ecology*, 52: 614-625.
- ZARNOVICAN, R., J. P. DUCRUC, V. GÉRARDIN, M. JURDANT et G. AUDET, 1976. Utilisation de la végétation dans la classification et la cartographie écologique du territoire de la Baie James. Pp. 81-102 in: Environnement — Baie James. — Symposium 1976: compte rendu. xxii + 883 p.