

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

BILAN ÉNERGÉTIQUE DES JUVÉNILES DU CRABE DES NEIGES,
CHIONOECETES OPILIO, À DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
comme exigence partielle
du programme de maîtrise en Océanographie

PAR

KIRSTEN GRAVEL

Février 2002

REMERCIEMENTS

À ma famille je dois ma participation à ce projet. Sans leurs encouragements à retourner sur les bancs d'école je me serais écartée de mes buts, mes ambitions et mes rêves. La personne que je suis devenue et la carrière que j'entreprends sont des conséquences directes de leur appui continu, autant dans les hauts que dans les bas.

Denis, Bernard et Céline, grâce à vous je me suis embarquée dans une grande aventure qui m'a mené beaucoup plus loin que je ne le croyais au départ. Je vous remercie du temps que vous m'avez consacré, des encouragements que vous m'avez donnés et du savoir que vous avez partagé avec moi jusqu'à la toute fin de ce projet et ce, malgré la distance.

À tous ceux qui m'ont aidé à la salle des bassins et au labo, mille mercis. Sans vous je ne serais pas passé à travers tout ce travail et ce projet ne serait probablement pas terminé! J'aimerais également remercier Élyse Mayrand et Jean-Claude Brêthes pour leur participation à l'évaluation de mon mémoire et des nombreux conseils qui ont aidé à l'améliorer.

Ce projet a été financé à l'aide des subventions suivantes, accordées au Dr. Bernard Sainte-Marie : les Fonds d'Actions sur les Changements Climatiques (FACC, Ressources Naturelles Canada), les Fonds de Recherches Stratégiques de Pêches et Océans Canada (FRS) et le Conseil de Recherches en Sciences naturelles et en Génie du Canada (CRSNG).

RÉSUMÉ

Les juvéniles du crabe des neiges, *Chionoecetes opilio*, sont étroitement associés à des fonds qui sont constamment exposés à des températures variant entre $-1,5$ et $3-4^{\circ}\text{C}$. Très peu d'études, jusqu'à maintenant, ont examiné la physiologie énergétique du crabe des neiges. Cependant, Foyle, T. P., O'Dor, R. K. et Elner, R. W. 1989. *J. Exp. Biol.* 145 : 371-393, ont suggéré que cette espèce est restreinte aux eaux froides mais à température supérieure à 1°C . Par contre, Thompson, R. J. et Hawryluk, M. 1989. *Dans Proceedings of the International Symposium on the King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, Alaska Sea Grant College Program Report No. 90-04*, p. 283-291, suggèrent que le bilan énergétique est positif à -1°C , mais que celui de petits crabes est négatif. Une extrapolation aux stades juvéniles suggère qu'ils seraient aussi en bilan négatif à -1°C . Ces données sont difficiles à réconcilier avec le fait que les crabes juvéniles se retrouvent dans des eaux plus froides que 3°C à l'année longue sur le terrain. Le manque d'information sur la bioénergétique de ces jeunes crabes est criant. La présente étude a pour objectif de déterminer le bilan énergétique de crabes des neiges juvéniles aux températures retrouvées dans leur milieu naturel.

Des juvéniles avec une largeur de carapace (LC) variant entre 5 et 20 mm (stades II à VI) ont été maintenus en bassins pendant six mois à des températures de $-1,5$, 0, $1,5$ et 3°C . Leur bilan énergétique en intermue a été estimé en calculant la différence entre l'apport (ingestion de nourriture) et les dépenses (la consommation d'oxygène, l'excrétion d'ammoniaque et la production de fèces)

énergétiques. Pour mesurer l'ingestion de nourriture, les crabes ont été nourris trois fois par semaine en alternant des rations de crevette, ophiure et calmar. La nourriture était pesée avant et après une période d'alimentation de quatre heures. Après correction pour l'immersion dans l'eau salée, la quantité ingérée était déterminée. La consommation d'oxygène et la production d'azote ammoniacal ont été calculées en titrant l'eau à intervalles réguliers durant les 48 heures suivant un repas, pour des crabes maintenus en bouteille de verre. La production de fèces a été mesurée suivant les repas en recueillant les fèces produites par les crabes. La valeur énergétique de la nourriture offerte et des fèces a été mesurée par calorimétrie.

Les crabes n'ont pas ingéré d'ophiure ni de cuticule de crevette. Par contre, l'ingestion de la chair de crevette et du calmar était positivement corrélée avec la masse humide des crabes. La même relation a été observée pour la consommation d'oxygène et la production d'azote ammoniacal. Les taux d'ingestion de nourriture, de consommation d'oxygène et de production d'azote ammoniacal, par unité de masse de crabe, suivaient des tendances inverses, c'est-à-dire, les crabes de plus petite taille consommaient relativement plus de nourriture et d'oxygène et produisaient relativement plus d'azote ammoniacal que les crabes de plus grande taille.

L'ingestion de chair de crevette était minimale à $-1,5^{\circ}\text{C}$. Toutefois, aucun effet de la température n'a été observé pour le calmar. Des valeurs minimales de

consommation d'oxygène ont été notées à $-1,5^{\circ}\text{C}$ tandis que les minima de production d'azote ammoniacal ont été observés à $-1,5$ et 3°C .

Les bilans énergétiques étaient positifs pour tous les stades à chaque température, à l'exception des stades II et III à $1,5^{\circ}\text{C}$. Comme des mues ont été observées pour ces stades à toutes les températures, les valeurs légèrement négatives que nous avons obtenues sont probablement dues au fait que l'on était à la limite de résolution des méthodes pour ces jeunes stades. Donc, les juvéniles du crabe des neiges ont consommé suffisamment d'énergie pour la croissance à des températures typiques de leur milieu naturel. L'observation de crabes ayant mué avec succès tout au long des expériences corrobore les bilans positifs. De plus, l'énergie excédentaire était supérieure aux deux températures intermédiaires de 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$, ce qui suggère que l'optimum de température pour la croissance se situe autour de ces températures pour les juvéniles du crabe des neiges de stades II à VI.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iii
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX	xii
1.0 INTRODUCTION.....	1
1.1 Cycle vital	3
1.2 Distribution des juvéniles du crabe des neiges.....	7
1.3 Caractéristiques de la CIF dans le golfe du Saint-Laurent.....	8
1.4 Physiologie énergétique du crabe des neiges	10
1.5 Objectifs.....	12
2.0 MATÉRIEL ET MÉTHODES	14
2.1 Échantillonnage et maintien en bassin	14
2.2 Alimentation.....	17
2.3 Respirométrie	26
2.4 Dosage de l'azote ammoniacal.....	29
2.5 Fèces.....	32
2.6 Bilan énergétique.....	34
2.7 Accroissement de la taille à la mue	35
2.8 Analyses statistiques	35

3.0 RÉSULTATS.....	39
3.1 Alimentation.....	39
3.2 Consommation d'oxygène	45
3.3 Production d'azote ammoniacal.....	57
3.4 Fèces.....	66
3.5 Bilan énergétique.....	66
4.0 DISCUSSION.....	70
4.1 Alimentation.....	71
4.1.1 Essais de différentes méthodes d'alimentation.....	71
4.1.2 Ingestion de nourriture en fonction de la masse des crabes.....	72
4.1.3 Ingestion de nourriture selon les aliments disponibles et les préférences des crabes.....	75
4.1.4 Effet de la température et du stade de croissance sur l'ingestion de nourriture	77
4.1.5 « Gaspillage » de nourriture lors de l'alimentation.....	80
4.2 Consommation d'oxygène	81
4.2.1 Consommation d'oxygène en fonction de la masse des crabes.....	81
4.2.2 Effet de la température et du stade de croissance sur la consommation d'oxygène.....	82
4.2.3 Effet des aliments ingérés sur la consommation d'oxygène	84
4.3 Production d'azote ammoniacal.....	87
4.3.1 Excrétion de produits azotés chez les crustacés	87
4.3.2 Production d'azote ammoniacal en fonction de la masse	88
4.3.3 Effet de la température et du stade de croissance sur la production d'azote ammoniacal.....	89
4.3.4 Effet des aliments ingérés sur la production d'azote ammoniacal.....	91
4.4 Fèces.....	92
4.5 Bilan énergétique.....	92
4.5.1 Installation au fond des mégaloques en fonction de la température et implication des bilans énergétiques	97

5.0 CONCLUSION	100
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	101
ANNEXES.....	112

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Débarquements de crabe des neiges dans l'est du Canada.....	2
Figure 2	Localisation de la Baie Sainte- Marguerite, zone de capture des juvéniles du crabe des neiges.	15
Figure 3	Exemple de l'effet de l'immersion dans l'eau salée sur la masse humide de la chair de crevette et la chair de calmar	20
Figure 4	Exemple de l'effet de l'immersion dans l'eau salée sur la masse humide de la cuticule de crevette et des bras d'ophiure.....	21
Figure 5	Régressions linéaires de la valeur énergétique de la cuticule de crevette ou des bras d'ophiure ingérés par repas en fonction de la masse des crabes à chaque température expérimentale.....	40
Figure 6	Régressions linéaires de la valeur énergétique de la chair de crevette ou de la chair de calmar ingérés par repas en fonction de la masse des crabes à chaque température expérimentale.....	41
Figure 7	Ingestion moyenne de chair de crevette ou de chair de calmar par unité de masse de crabe pour chaque stade de croissance aux températures expérimentales.	44
Figure 8	Moyennes ajustées des quatre lectures de consommation d'oxygène par individu pour tous les aliments et toutes les températures regroupés pour la première phase d'expérimentation	46
Figure 9	Régressions linéaires de la consommation d'oxygène par individu en fonction de la masse des crabes après des repas de crevette ou de calmar, mesurée le jour du repas et le lendemain aux températures expérimentales.	49

Figure 10	Régressions linéaires de la consommation d'oxygène par individu en fonction de la masse des crabes après des repas d'ophiure, mesurée le jour du repas et le lendemain aux températures expérimentales.....	50
Figure 11	Consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe par stade à toutes les températures expérimentales après un repas de crevette et le lendemain.....	53
Figure 12	Consommation d'oxygène par stade à toutes les températures expérimentales après un repas de calmar et le lendemain.	54
Figure 13	Consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe par stade à toutes les températures expérimentales après un repas d'ophiure et le lendemain.	55
Figure 14	Moyennes des six mesures de production d'azote ammoniacal pour tous les aliments et toutes les températures regroupés.	58
Figure 15	Régressions linéaires de la production d'azote ammoniacal en fonction de la masse des crabes aux températures expérimentales après un repas de crevette.	60
Figure 16	Régressions linéaires de la production d'azote ammoniacal en fonction de la masse des crabes aux températures expérimentales après un repas de calmar ou d'ophiure.....	61
Figure 17	Production moyenne d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe aux températures expérimentales après un repas de crevette.....	63
Figure 18	Production moyenne d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe aux températures expérimentales après un repas de calmar ou d'ophiure	64
Figure 19	Quantité d'énergie disponible pour la croissance en fonction de la masse des crabes aux températures expérimentales.....	67

Figure 20	Quantité d'énergie disponible pour la croissance en fonction de la température pour les différents stades de croissance.	68
Figure 21	Quantité d'énergie par unité de masse de crabe disponible pour la croissance aux températures expérimentales.	68

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1	Températures moyennes pour la durée des expériences.	16
Tableau 2	Résultats de l'ANCOVA sur la masse humide post-immersion avec le facteur semaine et la variable concomitante masse humide pré-immersion.....	23
Tableau 3	Résultats des tests <i>t</i> de Student sur la valeur énergétique de la cuticule de crevette ou de l'ophiure ingérée par les crabes	42
Tableau 4	Résultats des comparaisons des pentes de régression du taux d'ingestion total par crabe et de la masse des crabes entre les différents traitements de températures.	42
Tableau 5	Masse moyenne (en pourcentage de la masse moyenne des crabes) sans sous-échantillonnage de chair de crevette et de calmar ingérée par crabe, pour chaque stade de croissance et chaque température expérimentale.....	43
Tableau 6	Résultats des ANOVA à deux facteurs avec l'ingestion de nourriture par unité de masse de crabe comme variable dépendante et la température et le stade de croissance comme facteurs.....	45
Tableau 7	Résultats des ANOVA à mesures répétées effectuées sur les mesures de consommation d'oxygène immédiatement après un repas (1) et 12 heures après la fin du repas (2) et celles 24 (3) et 36 (4) heures après un repas pendant la première session expérimentale.....	46
Tableau 8	Résultats de l'ANOVA à mesures répétées effectuée sur la consommation d'oxygène par individu le jour du repas (Jour 1) et le lendemain (Jour 2).	47
Tableau 9	Régressions linéaires de la consommation d'oxygène par individu (VO_2 : en $mg\ O_2\ h^{-1}$) en fonction de la masse des crabes (M : en g).	48

Tableau 10	Résultats des ANCOVA effectuées sur la consommation d'oxygène par individu avec le facteur Jour et la variable concomitante masse des crabes selon la température et le type d'aliment.	50
Tableau 11	Résultats des ANCOVA sur la consommation d'oxygène par individu avec le facteur aliment (crevette et calmar) et la variable concomitante masse des crabes.....	51
Tableau 12	Résultats des ANCOVA sur la consommation d'oxygène par individu avec le facteur température (-1,5, 0, 1,5 et 3°C) et la variable concomitante masse des crabes.....	51
Tableau 13	Résultats des ANOVA à deux facteurs avec la consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe comme variable dépendante et la température et le stade de croissance comme facteur.	56
Tableau 14	Production moyenne d'azote ammoniacal ($\mu\text{mol h}^{-1}$) par température pour les trois mesures prises sur les crabes suivant un repas en combinant les deux jours de mesures ainsi que les trois aliments ingérés.....	58
Tableau 15	Résultats de l'ANOVA à mesures répétées effectuée sur les mesures de production d'azote ammoniacal pour tous les aliments en incluant la température comme facteur.	59
Tableau 16	Résultats des ANCOVA sur la production d'azote ammoniacal par individu avec le facteur aliment et la variable concomitante masse des crabes.	62
Tableau 17	Résultats des ANCOVA sur la production moyenne d'azote ammoniacal par individu avec le facteur température et la variable concomitante masse des crabes.	62
Tableau 18	Résultats des ANOVA à deux facteurs sur la production moyenne d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe.	65
Tableau 19	Tableau de contingence pour la fréquence des mortalités tout au long des expériences à chaque température expérimentale.....	69

Tableau 20	Tableau de contingence pour le pourcentage des mues tout au long des expériences à chaque température expérimentale. Les chiffres entre parenthèses représentent le pourcentage de mue à chaque température.....	69
------------	--	----

1.0 INTRODUCTION

Le crabe des neiges, *Chionoecetes opilio* O. Fabricius (Brachyura, Majidae), occupe une place prépondérante dans l'économie mondiale des pêches septentrionales, avec des débarquements d'environ 180 000 tonnes en 1998 (Anonyme 1998). Le crabe des neiges se retrouve communément associé aux eaux froides du nord-ouest de l'Atlantique, de la mer de Bering, de la mer d'Okhotsk et de la mer du Japon (Slizkin 1982; Bailey et Elner 1989; Andersen 1993).

Au Canada, la pêche au crabe des neiges a connu un essor remarquable au cours de la décennie 1990, les débarquements augmentant d'environ 25 000 t en 1990 jusqu'à un peu plus de 93 000 t en 2000 (Figure 1). Cet essor reflète principalement une hausse importante de l'effort de pêche sur les côtes de Terre-Neuve et du Labrador, sous-tendue par une augmentation importante de l'aire de distribution et de l'abondance du crabe des neiges, elle-même attribuée à une expansion de la surface des fonds baignés par la couche intermédiaire froide (CIF) et à une diminution des prédateurs naturels (notamment la morue) à partir du milieu des années 1980 (Sainte-Marie et Gilbert 1998).

Diverses informations laissent penser que les juvéniles du crabe des neiges forment le maillon faible du recrutement chez cette espèce, en partie parce que ce stade de développement est considéré comme le plus sténotherme (c.-à-d., ne tolère que de faibles variations de température) et parce que les juvéniles sont très peu mobiles et ne peuvent donc pas échapper aux conditions environnementales

extrêmes qu'ils peuvent subir en hiver ou lors d'anomalies de température dans la CIF (Sainte-Marie et Gilbert 1998). Depuis 1995, un certain réchauffement dans la CIF a été observé et ce phénomène a été accompagné d'une diminution de l'épaisseur de la CIF (Sainte-Marie et Gilbert 1998). Même si les températures de la CIF reviennent présentement à la normale, des variations de température se produisent interannuellement ainsi que durant des périodes prolongées de quelques années via des variations d'entrée d'eau froide par le détroit de Belisle (Gilbert et Pettigrew 1997). De telles fluctuations dans la température de la CIF peuvent avoir des conséquences considérables sur la physiologie, la distribution et le recrutement du crabe des neiges. À l'échelle globale, si des changements climatiques se produisent, ils influenceraient également la CIF et les crabes.

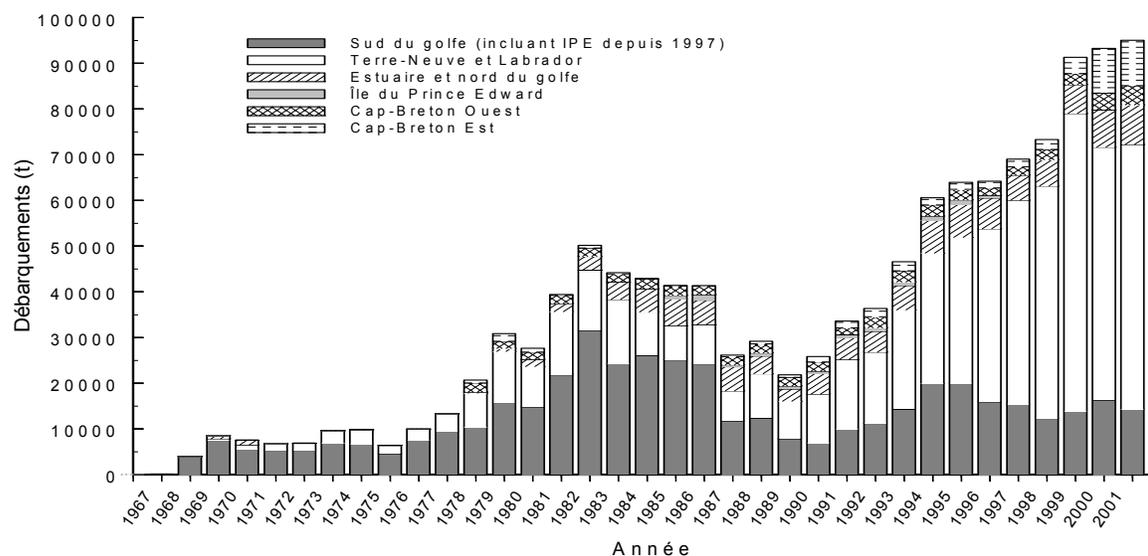


Figure 1 Débarquements de crabe des neiges dans l'est du Canada (d'après Dufour, 2001).

Pour mettre en contexte ces idées, nous allons d'abord décrire le cycle vital du crabe des neiges pour ensuite enchaîner avec une revue des connaissances sur la distribution des juvéniles, une description des caractéristiques de la CIF dans le golfe du Saint-Laurent et finalement un survol des études antérieures sur la physiologie énergétique du crabe des neiges.

1.1 Cycle vital

Avant d'atteindre la maturité sexuelle, les femelles du crabe des neiges passent par trois phases distinctes de développement : i) immature, ii) pré-pubère, et iii) adulte (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie 1998). Ces trois phases de développement sont typiques des crabes Majidés et sont caractérisées par des attributs morphologiques et physiologiques différents qui sont visibles au niveau des caractéristiques sexuelles secondaires, du développement des ovaires et de la croissance de la carapace à la mue (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie 1998). Il semble que le développement des gonades chez la femelle débute à deux stades de mue successifs, soit chez les plus grosses femelles de stade VI (20 mm de largeur de carapace, LC) ou chez les plus petites femelles de stade VII (27 mm de LC).

Il est généralement accepté que la femelle subit une mue terminale lorsqu'elle atteint la maturité sexuelle (Watson 1970; Moriyasu *et al.* 1987; Conan *et al.* 1996; Sainte-Marie 1993; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie 1998). Cette mue terminale résulte en des tailles variant entre 38 (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie 1998) et 95 mm de LC (Watson 1970; Elnor et Beninger 1992). À l'exuviation

terminale, l'abdomen des femelles subit une croissance allométrique très importante, relativement à la carapace, pour faciliter le port des œufs (Hartnoll 1969). L'abdomen des femelles immatures et pré-pubères est étroit, ce qui indique un état non-reproducteur tandis que les femelles matures ont un abdomen très large (Sainte-Marie 1993).

Selon Comeau et Conan (1992), la maturité chez les mâles du crabe des neiges est atteinte après la réalisation de trois phases de développement majeures qui sont séparées par deux mues critiques. Ces trois phases sont appelées par Sainte-Marie *et al.* (1995) : (i) immature ou juvénile, (ii) adolescent, et (iii) adulte. Les mâles immatures subissent une première mue critique menant à la phase adolescent (Sainte-Marie *et al.* 1995), mue qui est marquée par le début de la production de sperme et qui est suivie par une légère augmentation du taux de croissance des pinces relativement à la carapace (Comeau et Conan 1992). Ensuite, les crabes adolescents mâles subissent une deuxième mue critique, la mue terminale, qui est marquée par la différenciation des pinces qui résulte en une croissance disproportionnée de celles-ci par rapport à la carapace (Conan et Comeau 1986). La taille des mâles adultes varie entre 38 et 162 mm de LC (Sainte-Marie *et al.* 1995). Dans l'est du Canada, la majorité des mâles qui atteignent la mue terminale le font entre la fin de l'hiver et le début de l'été (Moriyasu *et al.* 1987; O'Halloran et O'Dor 1988; Comeau *et al.* 1991; Sainte-Marie et Hazel 1992).

On retrouve deux types d'accouplement chez le crabe des neiges : i) accouplement de mâles adultes ou adolescents avec des femelles primipares au mois de février (Watson 1970, 1972; Sainte-Marie et Hazel 1992) et ii) accouplement de mâles adultes à carapace dure avec des femelles multipares d'avril à juin (Conan et Comeau 1986; Moriyasu *et al.* 1987). Les femelles primipares sont celles qui, après la mue terminale, s'accouplent et pondent leur première portée d'œufs, tandis que le terme multipare désigne les femelles qui en sont à leur deuxième portée ou plus. Les mâles ne peuvent s'accoupler que si leur carapace est dure (Sainte-Marie *et al.* 1995). Cependant, les femelles vont s'accoupler pour la première fois immédiatement après leur mue terminale alors que leur carapace est encore molle (Watson 1970; Sainte-Marie et Hazel 1992).

L'extrusion des œufs s'effectue peu de temps après l'accouplement chez la femelle du crabe des neiges dans le milieu naturel et en laboratoire (Watson 1970, 1972; Elner et Beninger 1992). Le développement de l'embryon est divisé en 14 stades selon Moriyasu et Lanteigne (1998). Selon Sainte-Marie (1993), les taches oculaires dans les œufs sont apparentes après approximativement 16 à 19 mois de développement et donc n'apparaissent qu'à l'automne de la deuxième année de couvaison. Ce développement prolongé est le résultat d'une diapause au début de la période d'incubation. Il semble que dans le sud du golfe du Saint-Laurent, le fait que le développement embryonnaire se passe sur deux ans soit une conséquence des contraintes physiologiques causées par les conditions de basses températures dans le milieu naturel du crabe des neiges (Conan *et al.* 1996; Moriyasu et Lanteigne 1998; Sainte-Marie et Gilbert 1998). Par contre, le

développement peut se faire en un an lorsque les femelles sont gardées en laboratoire à des températures supérieures à 1°C (Sainte-Marie, communication personnelle).

L'éclosion des œufs du crabe des neiges a lieu aux mois d'avril, mai et juin (Robichaud *et al.* 1989). La libération des larves planctoniques coïnciderait avec les proliférations d'algues et de micro-zooplancton qui assurent la disponibilité de la nourriture pour le développement et la croissance larvaire (Starr *et al.* 1994). La période larvaire, observée par Lanteigne (1985), inclut un stade pré-zoé éphémère, deux stades zoé et un stade mégalope. Par la suite, la larve mégalope se dépose au fond et débute la phase benthique du crabe des neiges. La durée de la période larvaire est de trois à cinq mois à la température ambiante de la couche mélangée de surface, soit à des températures variant entre 8 et 12°C.

Les mégalopes se déposent au fond et muent au stade de croissance I (3 mm de LC) en septembre (Sainte-Marie *et al.* 1995), ce qui concorde avec la disparition des mégalopes dans la colonne d'eau (Robichaud *et al.* 1989). Au mois de mai suivant, presque un an après l'éclosion des œufs, l'absence quasi-totale de crabes de stade I, la forte présence de crabes de stade II (5 mm de LC) et une recrudescence de crabes de stade III (7 mm de LC) suggèrent que les jeunes crabes ont subi une ou deux mues additionnelles pendant la période hivernale (Robichaud *et al.* 1989; Sainte-Marie *et al.* 1995; Comeau *et al.* 1998). Pour atteindre les stades V (14 mm de LC) et VI (20 mm de LC), on doit ajouter dix et six mois, respectivement, pour un total d'environ 28 mois après le passage à la vie

benthique (Robichaud *et al.* 1989; Sainte-Marie *et al.* 1995). On pense que la distribution spatiale des juvéniles reflète largement la présence de types de substrats et de températures particulièrement recherchés.

1.2 Distribution des juvéniles du crabe des neiges

Selon Slizkin (1982), le crabe des neiges est une espèce qui affectionne les eaux froides et se retrouve sur des fonds où la température varie entre $-1,8$ et $7,0^{\circ}\text{C}$, mais la température optimale pour les juvéniles serait inférieure à zéro même en été. Dans l'est du Canada, les juvéniles de moins de 30 mm de LC sont étroitement associés à la CIF où la température demeure inférieure à 3°C à l'année longue (Brêthes *et al.* 1987; Lovrich *et al.* 1995). Les densités les plus importantes de juvéniles se trouvent à des profondeurs variant entre 50 et 110 m dans le nord du Golfe au cours de l'été (Brêthes *et al.* 1987; Lovrich *et al.* 1995) et on peut observer une augmentation de la taille des crabes avec la profondeur (Miller et O'Keefe 1981; Coulombe *et al.* 1985).

Les facteurs édaphiques pourraient également être importants pour déterminer la distribution des juvéniles. Des observations sur la distribution spatiale des juvéniles du crabe des neiges ont démontré que les juvéniles se retrouvent sur des fonds où les substrats contiennent plus de 40% de vase (Brêthes *et al.* 1987). On rapporte également les plus fortes densités de crabes de moins de 50 mm de LC, surtout des crabes de 7 à 10 mm de LC, sur des fonds de vase (Robichaud *et al.* 1989). De plus, Conan et Maynard (1987) ont observé que 37% des crabes des neiges, principalement des immatures et des femelles, vivent

semi-enfouis dans le substrat. Les crabes immatures, jusqu'au stade IV, sont apparemment plus cryptiques (désigne un comportement d'évitement ou de vie cachée) et sédentaires que les crabes immatures de stades plus avancés et spécialement que les crabes pré-pubères et adultes (Lovrich *et al.* 1995; Comeau *et al.* 1998).

1.3 Caractéristiques de la CIF dans le golfe du Saint-Laurent

L'expansion territoriale et l'augmentation importante de la biomasse du crabe des neiges survenue dans l'est du Canada à partir de la fin des années 1980 serait attribuable en partie à un refroidissement et un épaississement marqués, accompagnés d'une expansion spatiale, de la CIF et à la réduction de la compétition intra spécifique au niveau des juvéniles (Tremblay 1997; Sainte-Marie et Gilbert 1998). Afin de mieux comprendre de quelle façon la température pourrait agir sur la physiologie des juvéniles du crabe des neiges, il est important de faire un survol des caractéristiques de la CIF.

Le golfe du Saint-Laurent est une mer semi-protégée et hautement stratifiée (Koutitonsky et Bugden 1991) dont une des caractéristiques topographiques majeures est le chenal Laurentien, une fosse de 300 à 400 m de profondeur s'étendant sur environ 1000 km (Koutitonsky et Bugden 1991). Les eaux du chenal Laurentien sont divisées en trois couches l'été (Bugden 1991) : (i) la couche de surface d'une profondeur approximative de 50 m, (ii) la CIF qui s'étend d'environ 50 à 150 m et (iii) la couche profonde qui s'étend de la limite inférieure de la CIF jusqu'au fond.

Dans le nord-ouest du Golfe, Gilbert et Pettigrew (1997) ont défini la CIF comme la zone où les eaux ont une température inférieure à 3°C à l'année longue. L'hiver, la colonne d'eau est un système à deux couches avec une couche de surface à température près du point de congélation (-1,5°C) et souvent recouverte de glace (Gilbert et Pettigrew 1997), moins salée que la couche profonde sous-jacente (Koutitonsky et Bugden 1991). À l'arrivée du printemps, la glace fond et la couche de surface se réchauffe alors que sa portion la plus profonde demeure à des températures près du point de congélation (Gilbert et Pettigrew 1997). À la fin du printemps et au début de l'été, la couche de surface se réchauffe beaucoup plus rapidement que les eaux sous-jacentes et la colonne d'eau se divise alors en trois couches distinctes, la couche de surface plus chaude, la CIF et la couche de fond moins froide et plus salée (Gilbert et Pettigrew 1997). Le contraste entre la couche de surface et la CIF est le plus prononcé à la mi-août, la température de l'eau peut atteindre 18°C à la surface alors que des eaux à 0°C ou moins se trouvent à seulement 60 m de profondeur (Gilbert et Pettigrew 1997).

Selon Banks (1966), la température moyenne de l'air en hiver au-dessus du Golfe est certainement un des facteurs clés affectant la température et l'épaisseur de la CIF dans le Golfe l'été suivant. De plus, des analyses rétrospectives démontrent que la CIF exhibe des variations de températures inter-décennales avec une amplitude allant jusqu'à 2°C (Bugden 1991). Donc, une augmentation éventuelle de la température de la CIF pourrait avoir un impact important sur la physiologie énergétique et la survie du crabe des neiges. Pour déterminer si l'information nécessaire à l'évaluation des conséquences est disponible, voyons

quelles études ont été entreprises sur la physiologie du crabe des neiges jusqu'à aujourd'hui.

1.4 Physiologie énergétique du crabe des neiges

Malgré l'importance du crabe des neiges sur le plan socio-économique, sa dépendance d'une température froide et sa vulnérabilité probable aux changements climatiques, très peu d'études ont été entreprises jusqu'à présent sur la physiologie énergétique de cette espèce et aucune étude n'a considéré les premiers stades benthiques de l'espèce. En fait, la littérature compte très peu de bilans énergétiques pour de petits organismes vivant en eau froide.

McLeese et Watson (1968) ont mesuré le taux de consommation d'oxygène d'individus d'une masse moyenne de 757 g, très probablement des mâles adultes, à 5°C. Deux autres études plus exhaustives ont été entreprises en dressant des bilans énergétiques (la différence entre l'énergie consommée et l'énergie utilisée par l'organisme) du crabe des neiges à certaines températures. Dans l'étude de Thompson et Hawryluk (1989), les taux de consommation d'oxygène, d'excrétion d'ammoniaque et de consommation de nourriture ont été mesurés à -1°C pour des crabes mâles et femelles de masse variant entre 10 g et 800 g. Selon ces auteurs, les individus de masse inférieure à 200 g ont un bilan énergétique négatif (la quantité d'énergie utilisée est plus élevée que la quantité obtenue par ingestion de nourriture) à -1°C et ceux qui ont une masse supérieure à 200 g ont un bilan positif à la même température. Dans l'étude de Foyle *et al.* (1989), l'activité, la consommation de nourriture et le taux de consommation d'oxygène de crabes

mâles adultes de 250 à 370 g (85 à 95 mm de LC) à des températures variant entre 0 et 18°C ont été mesurés. Selon ces auteurs, les mâles adultes ont un bilan énergétique négatif à des températures inférieures à 1°C, ce qui contredit les conclusions de Thompson et Hawryluk (1989).

Le peu de données disponibles suggèrent donc que la croissance, et possiblement la survie, de crabes des neiges de plus petite taille est compromise à de basses températures (<1°C). Ceci est en contradiction directe avec les données existantes sur la distribution spatiale de cette espèce (e.g., Slizkin 1982; Lovrich *et al.* 1995) et avec l'observation d'un essor récent de l'espèce associé au refroidissement très marqué de la CIF (Sainte-Marie et Gilbert 1998).

Dans ce contexte, il est possible que les bilans énergétiques négatifs obtenus par Thompson et Hawryluk (1989) et Foyle *et al.* (1989) soient la conséquence des méthodologies employées et de la gamme de taille des crabes ayant servi aux expériences. Par exemple, Thompson et Hawryluk (1989) n'ont utilisé aucun petit juvénile de masse inférieure à 10 g et Foyle *et al.* (1989) n'ont utilisé aucun crabe juvénile. De plus, Thompson et Hawryluk (1989) ne précisent pas si les crabes des neiges étaient acclimatés avant la prise des mesures de respirométrie. De plus, lors des expériences d'efficacité d'assimilation des crabes, les teneurs en eau et en énergie de la nourriture n'étaient pas mesurées, mais plutôt tirées de la littérature. Foyle *et al.* (1989) suggèrent que la nourriture utilisée lors de leurs expériences, un mélange de calmar, crevette et moule, était inappropriée car différente de l'alimentation naturelle du crabe des neiges, qui

serait constituée de crustacés, polychètes et ophiures (Lefebvre et Brêthes 1991; Wieczorek et Hooper 1995; Lovrich et Sainte-Marie 1997).

Par ailleurs, Sainte-Marie et Gilbert (1998) ont proposé que la croissance et la survie du crabe des neiges sont possibles même aux températures les plus basses, mais que des changements importants de taux de croissance seraient associés à de très faibles variations de température. Ainsi, la durée de l'intermue et l'accroissement de taille à la mue augmenteraient aux températures plus froides et cela aurait des conséquences sur la taille à la maturité et la productivité des stocks (Sainte-Marie et Gilbert 1998).

1.5 Objectifs

Puisque les effets de la température se font avant tout sentir sur la physiologie d'un organisme, la présente étude porte sur l'impact de la température sur le bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges. Afin d'explorer cette question, le bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges a été déterminé sous quatre régimes thermiques, soit $-1,5$, 0 , $1,5$ et 3°C , en mesurant l'ingestion de nourriture, la consommation d'oxygène postprandiale, l'excrétion d'azote ammoniacal et la production de fèces. L'hypothèse qui a encadré ce travail est que le bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges, mâles et femelles, est positif aux températures retrouvées dans leur milieu naturel, soit à des températures variant entre $-1,5$ et 3°C . Cette étude contribuera au développement d'une base de connaissances nécessaires à l'évaluation de l'impact possible d'un

réchauffement de la CIF sur le devenir des populations de crabe des neiges dans le golfe du Saint-Laurent.

2.0 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Échantillonnage et maintien en bassin

Les crabes utilisés dans cette étude ont été recueillis dans l'estuaire maritime et le golfe du Saint-Laurent (Figure 2) en mai, juillet et octobre 1999. Les échantillons ont été récoltés à partir du navire NSC Calanus II à l'aide d'un chalut à perche d'une ouverture horizontale de 3 mètres et muni d'un filet de 15 mm de mailles. Après chaque trait de chalut, le contenu a été trié et la LC des crabes des neiges a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse avec une précision de 0,01 mm. Seuls les individus avec toutes leurs pattes et mesurant 30 mm de LC ou moins ont été retenus. Puisque la durée de l'intermue et l'accroissement de taille à la mue sont égaux pour les mâles et femelles à ces tailles (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie 1998), les individus des deux sexes ont été retenus.

Les crabes sélectionnés ont été conservés à bord du navire dans des bacs isothermiques (Xactics^{MD}) remplis d'eau de mer, puis transportés à l'Institut Maurice-Lamontagne à Mont-Joli et placés dans des cubicules individuels à l'intérieur de bassins alimentés en eau de mer à circuit ouvert (débit de 1620 l·h⁻¹) filtrée au préalable sur lit de sable de quartz.

Deux semaines avant le début des expériences les spécimens ont été acclimatés dans quatre aquariums d'une capacité de 73,5 litres chacun. Afin d'en contrôler la température, ces derniers étaient immergés dans un bassin plus grand et équipé d'un système de thermorégulation. Les bassins des traitements -1,5 et

0°C contenaient un liquide anti-gel alors que ceux des traitements 1,5 et 3°C contenaient de l'eau de mer réfrigérée et circulante. Les températures moyennes divergeaient marginalement des températures visées (Tableau 1) et par souci de simplicité les températures visées ont été utilisées dans le mémoire. Chaque aquarium était muni de deux pierres ponce reliées à un compresseur et produisant une aération vigoureuse. Ces quatre aquariums étant approvisionnés en eau de mer à circuit ouvert (débit moyen de $731 \text{ ml}\cdot\text{h}^{-1}$), la salinité a suivi les variations saisonnières du milieu, soit entre 24 ‰ et 30 ‰. Les bassins étaient isolés en les couvrant de mousse de polystyrène, ce qui limitait aussi l'entrée de lumière dans les bassins. L'éclairage à l'extérieur des bassins était ajusté de façon à refléter la photopériode naturelle.

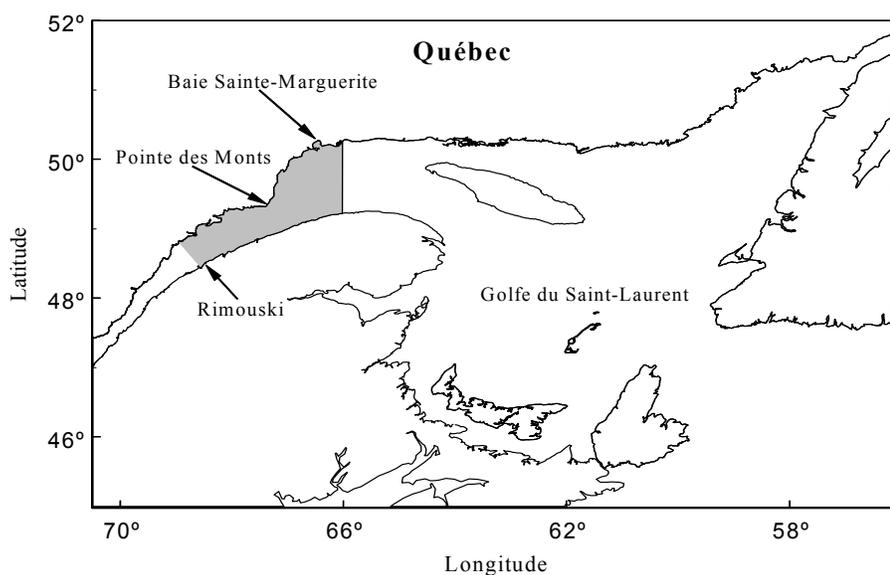


Figure 2 Localisation de la Baie Sainte-Marguerite, zone de capture des juvéniles du crabe des neiges.

Tableau 1 Températures moyennes pour la durée des expériences. N représente le nombre de mesures.

Température visée (°C)	Température moyenne réelle (°C)	N	Intervalle de confiance à 95%	Minimum (°C)	Maximum (°C)
-1,5	-1,413	199	± 0,036	-1,9	0,7
0	-0,208	192	± 0,026	-0,7	0,7
1,5	1,447	193	± 0,026	0,9	1,8
3	2,93	186	± 0,046	2,2	3,5

À l'intérieur de chaque aquarium, les crabes ont été répartis dans un plateau contenant 30 cubicules de manière à avoir une gamme de taille homogène pour tous les traitements. Les parois des cubicules ont été confectionnées en PVC opaque d'une hauteur de 5 cm. Le fond était constitué d'une toile Nitex^{MD} de 250 µm de maille, la largeur de maille ayant été choisie à la fois pour assurer une bonne circulation d'eau dans les cubicules tout en permettant de retenir les particules de nourriture et de fèces. Un couvercle en PVC troué recouvert de moustiquaire de 1 mm de maille assurait une bonne circulation d'eau par le dessus des cubicules tout en empêchant le déplacement des crabes d'un cubicule à un autre. Au début des expériences, chaque aquarium contenait huit crabes de stade II (LC d'environ 5 mm) dans des cubicules de 6,25 cm², sept crabes de stade III (LC d'environ 7 mm) et sept crabes de stade IV (LC d'environ 10 mm) dans des cubicules de 22,5 cm², et huit crabes de stade V (LC d'environ 14 mm) dans des cubicules de 94,5 cm². Pour le traitement à 3°C, huit crabes supplémentaires de stade VI (LC d'environ 20 mm) ont été ajoutés dans des cubicules de 94,5 cm². Chaque cubicule était numéroté et le sexe, la LC et la masse corporelle de chaque crabe qui y logeait étaient notés.

Tous les cubicules à l'intérieur des bassins étaient nettoyés après chacune des périodes de nourrissage, en ramassant la nourriture non ingérée et en siphonnant le fond des cubicules pour ramasser tout autre détrit. Un nettoyage du fond de l'aquarium et un remplacement d'eau (environ 2/3 du volume total de l'aquarium) étaient effectués de routine, une fois par semaine, pour assurer une bonne qualité d'eau. Pendant le nettoyage et le changement d'eau, les crabes étaient placés dans des aquariums adjacents aux mêmes températures et la nouvelle eau était préalablement refroidie ou réchauffée, selon le cas, à la température voulue.

2.2 Alimentation

De toutes les variables, les mesures d'alimentation sont celles qui ont duré le plus longtemps. Toutes les autres variables ont été mesurées durant des sessions de mesures plus brèves, mais sur des crabes pour lesquels l'alimentation était déterminée simultanément. Tout au long des expériences, soit du 28 juin au 9 décembre 1999, tous les crabes ont été nourris trois fois par semaine, le lundi, le mercredi et le vendredi, en s'assurant qu'une quantité suffisante de nourriture résiduelle était présente après la période d'alimentation afin de mesurer l'ingestion. Ils ont été nourris avec, en alternance, de la chair de l'abdomen et de la cuticule de crevette (*Pandalus borealis*), des bras d'ophiure (*Ophiura sarsi*) et des morceaux de manteau de calmar (*Illex illecebrosus*) en simulant le plus près possible l'alimentation naturelle du crabe des neiges. Pour toute la durée des expériences la nourriture en réserve était conservée à -40°C .

Les crevettes ont toutes été pêchées dans le golfe du Saint-Laurent mais provenaient de deux lots (Annexe 1). Le premier, utilisé jusqu'au 5 octobre 1999 (semaine 7), a été congelé en un bloc mais à une date inconnue. Le second, utilisé à partir du 5 octobre 1999, était un nouvel arrivage et donc la congélation était beaucoup plus récente. Trois lots de calmar ont été utilisés (Annexe 1). Le calmar utilisé du 28 juin au 24 août 1999 (semaines 1 à 3) avait été acheté frais dans une poissonnerie. Du 24 août au 5 octobre 1999 (semaines 4 à 6), nous avons utilisé du calmar acheté d'une poissonnerie qui le conservait congelé et pour lequel nous ne connaissons pas la durée d'entreposage avant usage. À partir du 5 octobre, le calmar utilisé était un nouvel arrivage provenant du golfe du Saint-Laurent et de congélation récente. Les ophiures ont été récoltées dans la Baie Sainte-Marguerite en avril 1999. Elles ont été congelées à -40°C dès cette date. Comme l'intervalle de temps entre la congélation et l'utilisation a augmenté au fur et à mesure de l'expérimentation, cela a pu contribuer au changement de l'effet d'immersion dans l'eau salée.

Chaque semaine constituait un nouveau cycle d'alimentation. Pour déterminer la quantité de nourriture ingérée, deux crabes par classe de taille étaient choisis aléatoirement au début de chaque semaine, pour chaque température expérimentale. Seuls les crabes de 5 mm de LC (stade II) étaient choisis par groupes de deux à cinq, selon la disponibilité, pour permettre de grouper la masse des morceaux de nourriture afin d'augmenter la précision des mesures, vu les très petites masses impliquées. Avant chaque période de nourrissage, la nourriture était décongelée à température ambiante, puis coupée

en morceaux. Chaque morceau était pesé individuellement, à l'exception des morceaux pour la plus petite classe de taille qui étaient pesés en groupe, à l'aide d'une balance analytique Mettler AE240 avec une précision de 10^{-5} g. Lorsque l'alimentation était constituée de crevettes, la chair et la cuticule de l'abdomen étaient séparés au préalable. Un morceau de chaque élément (chair et cuticule) était pesé séparément puis offert à chaque individu.

Des observations préliminaires ont révélé que les crabes se nourrissent dans les deux à trois premières heures suivant l'introduction de la nourriture. Une période d'alimentation de quatre heures a donc été adoptée pour cette étude. La nourriture était offerte entre 9h00 et 13h00 à chaque journée de nourrissage. Après la période de quatre heures, toute la nourriture non ingérée par les crabes était recueillie et rincée avec de l'eau déminéralisée. Par la suite, la nourriture résiduelle était épongée sur du papier absorbant pendant quelques secondes pour enlever l'excédent d'eau puis était pesée à nouveau.

L'immersion d'une nourriture dans de l'eau pendant de longues périodes de temps peut en modifier la masse en raison de phénomènes osmotiques, de diffusion ou de désagrégation, et cet effet peut varier selon le type d'aliment (Sainte-Marie 1987). La chair de crevette et de calmar, par exemple, s'imbibe d'eau ce qui en augmente la masse humide (Figure 3). Les bras d'ophiure, quant à eux, ont tendance à s'effriter dans l'eau salée. Les effets de l'immersion sur la cuticule de crevette sont plus variables (Figure 4).

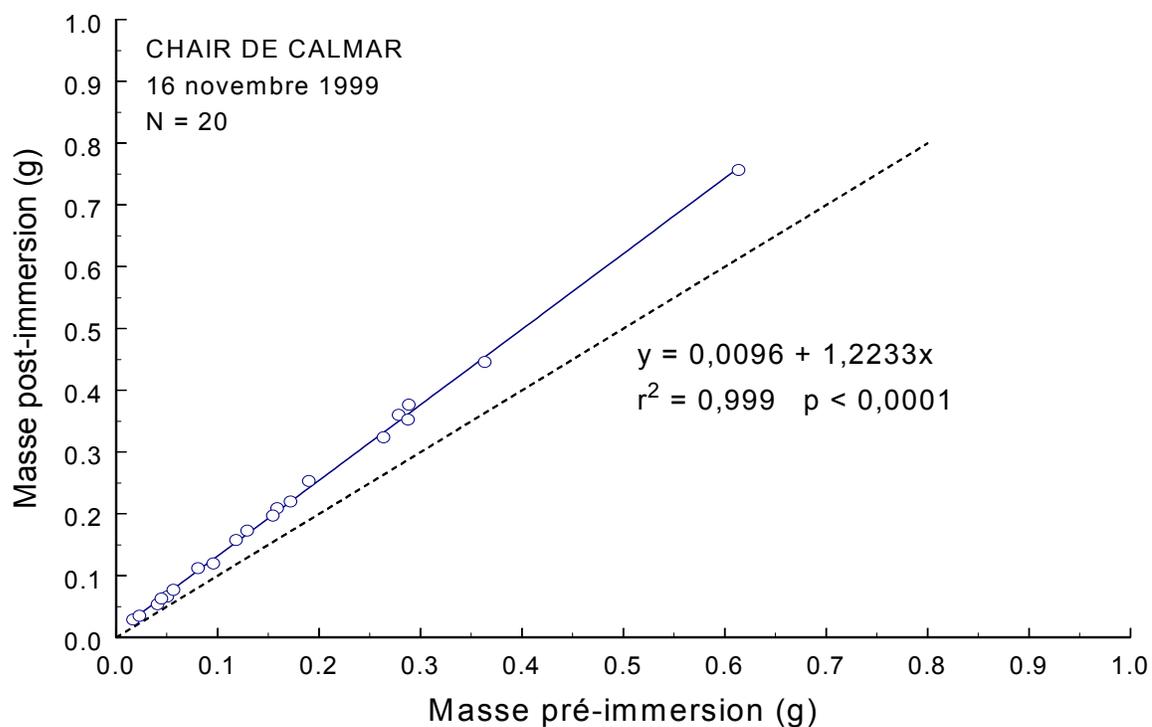
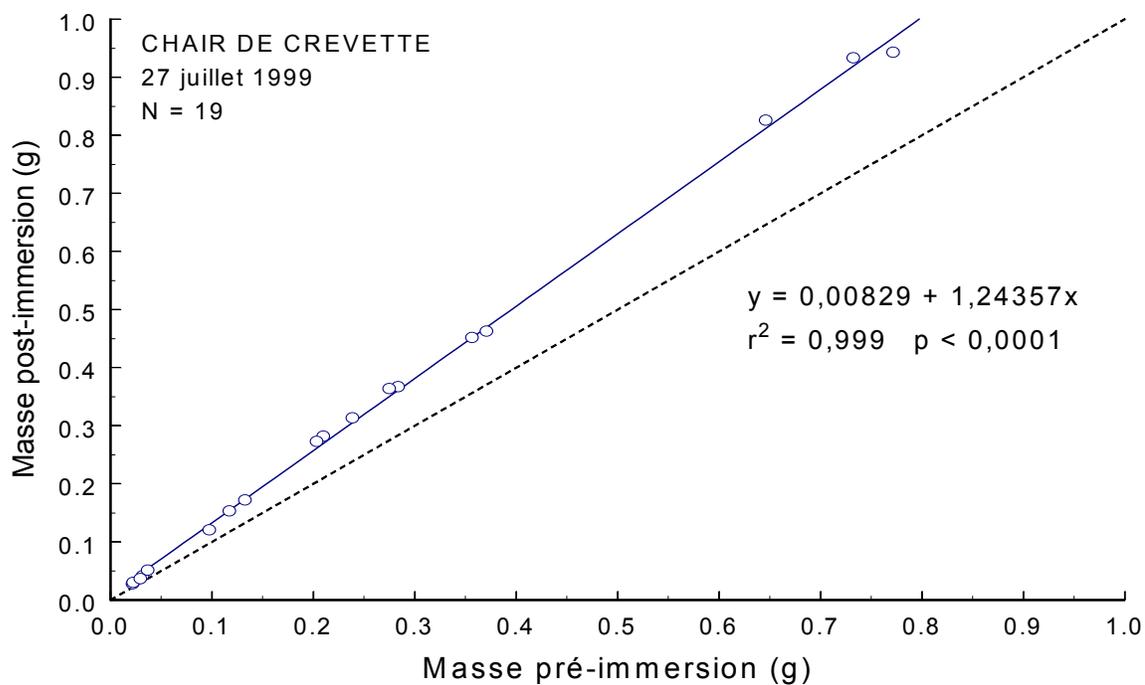


Figure 3 Exemple de l'effet de l'immersion dans l'eau salée sur la masse humide de la chair de crevette et la chair de calmar. La ligne pointillée de référence a une pente de 1 et représente la réponse attendue s'il n'y avait aucun effet d'immersion.

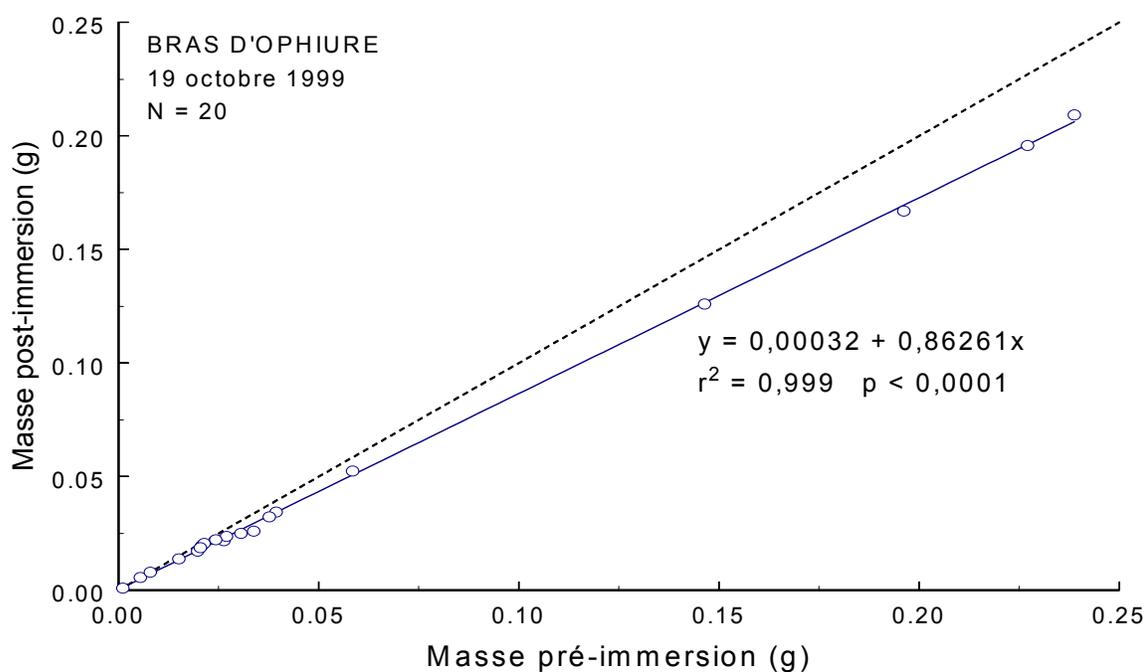
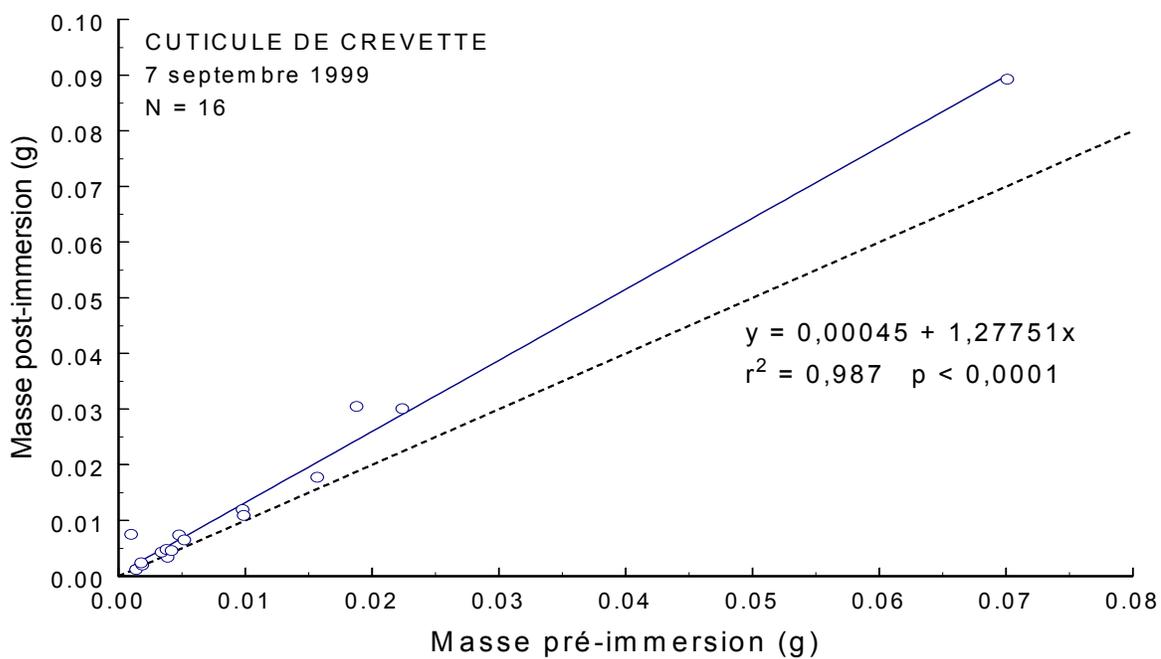


Figure 4 Exemple de l'effet de l'immersion dans l'eau salée sur la masse humide de la cuticule de crevette et des bras d'ophiure. La ligne pointillée de référence a une pente de 1 et représente la réponse attendue s'il n'y avait aucun effet d'immersion.

Afin de corriger les mesures de masse résiduelle de nourriture pour l'effet d'immersion il a été nécessaire de déterminer un facteur de correction pour chaque aliment. Pour ce faire, toutes les deux semaines pendant la durée totale des expériences, dix morceaux de chaque aliment ont été pesés et placés dans de l'eau de mer pendant quatre heures. Ces échantillons étaient ensuite récupérés, rincés à l'eau déminéralisée, éponnés, puis pesés à nouveau. Une droite de régression était ensuite calculée pour les masses post- et pré-immersion. Dix des 931 mesures ont été jugées aberrantes selon les résidus de Student (où une valeur absolue supérieure à quatre indique une valeur exceptionnelle), et ont été exclues des analyses (voir Annexe 2). Sur ces 10 valeurs aberrantes, huit proviennent de la cuticule de crevette. La relation entre les masses post- et pré-immersion des échantillons de nourriture était hautement significative pour tous les aliments (voir Annexe 3). Nous avons observé, à l'aide d'une ANCOVA, que les pentes des droites représentant la relation entre la masse humide post-immersion (M_{pst}) et la masse humide pré-immersion ($M_{pré}$) pour chaque journée d'échantillonnage n'étaient pas parallèles pour un même aliment (Tableau 2). Conséquemment, nous avons appliqué le facteur de correction en utilisant chaque équation individuelle correspondant aux dates de mesure d'ingestion de nourriture (voir Annexe 3).

La quantité de nourriture ingérée par les crabes a donc été obtenue en appliquant le facteur de correction suivant :

$$M_{pré-cor} = (M_{pré-pst} - \text{ordonnée}) / \text{pente},$$

où $M_{\text{pré-pst}}$ est la masse de la nourriture retirée de l'eau à la fin de la période d'alimentation, et $M_{\text{pré-cor}}$ est la masse résiduelle de nourriture corrigée pour l'effet d'immersion. Une fois la correction apportée, l'ingestion a été calculée comme :

$$\text{Ingestion} = M_{\text{offerte}} - M_{\text{pré-cor}},$$

où M_{offerte} est la masse de nourriture offerte à l'animal au début de la période d'alimentation. Lorsqu'un même crabe était utilisé plus d'une fois pour un même aliment, la moyenne des ingestions était calculée et utilisée aux fins d'analyse.

Tableau 2 Résultats de l'ANCOVA sur la masse humide post-immersion avec le facteur semaine et la variable concomitante masse humide pré-immersion.

Aliment	Degrés de liberté	Comparaison des pentes	
		F	P
Chair de crevette	11, 214	4,595	< 0,0001
Cuticule de crevette	11, 183	12,048	< 0,0001
Ophiure	11, 225	10,639	< 0,0001
Calmar	11, 214	8,961	< 0,0001

La correction pour l'effet d'immersion dans l'eau salée a parfois résulté en des valeurs d'ingestion négatives. Dans l'étude de Kondzela et Shirley (1993), des valeurs négatives de consommation de nourriture survenaient également et étaient remplacées par une valeur de zéro. Cette façon de procéder introduit un biais dans les données en surévaluant l'ingestion moyenne. Nous avons donc gardé les valeurs négatives dans notre modèle. Cependant, à l'examen des données un nuage de grosses valeurs négatives a été noté pour l'ingestion de chair de crevette et de calmar qui correspondait à la totalité des mesures effectuées le 23 août, le 3 septembre, le 7 septembre et le 13 septembre 1999 pour la chair de crevette et

le 22 et le 29 octobre 1999 pour le calmar (voir Annexe 4). Conséquemment, toutes ces données ont été rejetées pour cause possible d'erreur méthodologique.

La congélation à long terme peut avoir un effet sur la qualité nutritive et le pourcentage d'eau des aliments. Afin de connaître la qualité nutritive des aliments offerts aux crabes pendant la période expérimentale, des échantillons d'environ 10 g (poids humide) de chaque aliment ont été préparés toutes les deux semaines pendant toute la durée des expériences. Ces échantillons ont été placés dans des nacelles en aluminium et lyophilisés (LABCONCO Freeze Dryer 5) pendant environ 48 heures jusqu'à l'obtention d'une masse sèche constante. Par la suite, les échantillons étaient placés dans un dessiccateur jusqu'au moment de les peser. Ces mêmes échantillons ont ensuite été broyés à l'aide d'un moulin à café Black and Decker^{MD} puis placés dans des flacons fermés hermétiquement et conservés à -40°C . Vers la fin des expériences, la valeur énergétique des échantillons a été déterminée par bombe calorimétrique (Parr 1261). Avant d'être placés dans la bombe, les échantillons de chair de crevette et de calmar ont été comprimés en pastilles à l'aide d'une presse Parr 2811. Lorsque les pastilles avaient une masse en deçà de 0,5 g, une quantité d'acide benzoïque en comprimé de valeur énergétique connue ($26,453 \text{ MJ kg}^{-1}$) était placée avec l'échantillon de nourriture dans la cupule afin d'avoir suffisamment de matière à brûler.

Le calmar acheté déjà congelé (semaines 3-6) avait des valeurs énergétiques plus faibles que celui acheté frais et que celui de l'arrivage du Golfe du mois d'octobre 1999 (Annexe 1). La valeur énergétique des autres nourritures

(Annexe 1) n'a pas varié de manière aussi importante entre les lots (crevette) ou avec le temps (ophiure). La baisse des valeurs énergétiques pour le calmar acheté congelé pourrait s'expliquer par une déshydratation de la chair et une déstabilisation des protéines, qui diminue la qualité de la chair (Jason et Kent 1979). Conséquemment, plus le temps de congélation est long, plus la déshydratation et la déstabilisation augmentent, et moins la nourriture est de qualité.

En mangeant, les crabes perdent une portion de la nourriture qui s'effrite dû à la manipulation avec les pinces et les maxillipèdes. Ces particules risquent de ne pas être récupérées avec les restes de nourriture étant donnée leur très petite taille. Cette perte de nourriture par déchiquetage n'a pu être mesurée à cause de la petite quantité de nourriture ingérée, et nous avons donc estimé cette variable à l'aide d'une valeur trouvée dans la littérature (6% de pertes, d'après Paul et Fuji 1989).

Dans l'étude menée par Kondzela et Shirley (1993), des juvéniles du crabe dormeur (*Cancer magister*) avec une LC moyenne de 66 mm cessaient de s'alimenter cinq jours avant et après la mue. Conséquemment, les auteurs ont éliminé les données d'ingestion qui correspondaient à cette période. En l'absence d'informations comparables pour le crabe des neiges, nous avons éliminé les données d'ingestion mesurées jusqu'à 10 jours avant et après la mue, en calculant l'apport énergétique dû à l'alimentation dans le bilan énergétique.

2.3 Respirométrie

La consommation d'oxygène a été mesurée en trois sessions différentes, principalement parce que des difficultés au niveau méthodologique ont été rencontrées. La première session était du 21 juillet au 13 août 1999, la deuxième du 1 au 2 septembre 1999 et la troisième du 15 au 25 novembre 1999. Pour chaque séance, un crabe par classe de taille par température était sélectionné aléatoirement parmi ceux qui servaient à la mesure d'ingestion de nourriture cette semaine là.

Des bouteilles coniques en verre de 125 ou 250 ml munies de bouchons conçus pour n'emprisonner aucune bulle d'air servaient de respiromètres. Ces bouteilles ainsi que leur bouchon étaient préalablement numérotés et leur volume mesuré individuellement par pesée d'eau de densité connue.

La teneur en oxygène dissous de l'eau a été mesurée par titrage Winkler selon la procédure décrite dans Levy *et al.* (1977), avec quelques modifications : premièrement, des bouteilles à DBO (demande biologique d'oxygène) de 65 ml étaient utilisées pour les titrages; deuxièmement, les quantités de réactifs et d'acide sulfurique (H_2SO_4) ont été réduites de moitié compte tenu du volume des bouteilles; finalement, le titrage était effectué manuellement au lieu d'être contrôlé par ordinateur. Pour faciliter la détection du point de virage, 0,5 ml d'amidon en solution ($1\text{ g} \cdot 100\text{ ml}^{-1}$) était ajouté à l'échantillon juste avant le titrage.

Au début de chaque séance, un volume suffisant d'eau de mer ($S = 29 \text{ ‰}$) filtrée ($0,22 \mu\text{m}$) et traitée aux U.V. était ajusté à la température d'acclimatation du crabe puis amené à 100% de saturation en oxygène par bullage d'air (10 minutes pour les sessions du 21 juillet au 13 août, 30 minutes pour les autres). Un échantillon de cette eau était prélevé en duplicata au début de chaque expérience pour déterminer la teneur en oxygène de l'eau de départ. La température exacte de l'eau prélevée et la pression atmosphérique étaient notées. Un échantillon d'eau de départ était aussi prélevé afin d'en vérifier la salinité (en duplicata) en utilisant un salinomètre à induction Beckman RS9. Les respiromètres étaient ensuite remplis de cette eau et placés à la température d'acclimatation du crabe.

Pour la première session de mesures (21 juillet au 13 août), les crabes ont été placés individuellement dans des respiromètres, d'un volume de 125 ml pour les crabes de stade II à V et de 250 ml pour les crabes de stade VI, à la fin de la période d'alimentation. Un respiromètre témoin (sans crabe) était utilisé pour chaque traitement de température. Après la période expérimentale (dix heures pour les crabes de stades II et III, ou trois heures pour les crabes de stade IV à VI et le respiromètre témoin), dont la durée était mesurée très précisément, chaque respiromètre était ouvert et l'eau était siphonnée délicatement dans une bouteille pour titrage Winkler. Les crabes ont ensuite été retournés à leur cubicule. Ces procédures étaient répétées 12 heures, 24 heures et 36 heures après la fin de la période d'alimentation, avec les mêmes crabes. Après analyse de ces résultats, plusieurs mesures ont dû être rejetées pour cause d'erreur méthodologique (la

durée d'aération par bullage était trop courte pour toujours obtenir 100% de saturation en oxygène et la période expérimentale était trop courte, rendant la consommation d'oxygène difficile à détecter).

Pour les deux autres sessions de mesures (1 et 2 septembre et le 15 au 25 novembre), les modifications suivantes ont été apportées : la durée d'aération par bullage de l'eau de mer filtrée a été augmentée de dix à 30 minutes afin de s'assurer que l'eau de départ était saturée en oxygène; un second respiromètre témoin a été ajouté pour chaque traitement de température, le premier avait une période expérimentale d'une durée de 6 heures et l'autre de 20 heures; la période expérimentale des crabes a été allongée à 20 heures pour les crabes de stade II et III et à six heures pour les crabes de stade IV à VI; finalement, les procédures de prélèvement et de titrage ont été répétées deux fois à intervalles de 24 heures après la fin de la période d'alimentation, avec les mêmes crabes.

Puisque seulement deux séries de mesures étaient effectuées dans une même semaine, nous n'avons obtenu des mesures de consommation d'oxygène avec les mêmes crabes que pour les deux des trois aliments possibles. En cumulant toutes les sessions de détermination de la respiration, nous avons tout de même réussi à obtenir des mesures de consommation d'oxygène pour chaque type d'aliment.

2.4 Dosage de l'azote ammoniacal

L'ammoniaque a été titré par la méthode d'Aminot (Aminot 1983), modifiée pour utilisation de petits volumes d'eau. Les échantillons de 2,5 ml d'eau étaient placés directement dans des cuvettes de spectrophotomètre (catégorie USP UV) de 4,5 ml. Le volume des réactifs, une solution de phénol-nitroprussiate et une solution alcaline d'hypochlorite, ajouté aux échantillons était de 30 μ l chacun. De la pellicule paraffinée Parafilm^{MD} a été placée sur l'ouverture de la cuvette après l'ajout de chaque réactif afin de pouvoir agiter la cuvette. Les cuvettes ont été placées immédiatement à l'abri de la lumière et à température ambiante pendant la nuit. Le lendemain, l'absorbance de chaque cuvette a été déterminée à 630 nm à l'aide d'un spectrophotomètre Beckman DU série 600. Toute la verrerie utilisée pour les mesures d'azote ammoniacal a été trempée dans de l'acide chlorhydrique (4%) pendant au moins 24 heures, puis rincée trois fois à l'eau distillée afin d'éliminer toute trace d'ammoniaque.

Afin de valider les modifications apportées à la procédure originale, des solutions à teneurs connues en ammoniaque ont été titrées avec les deux méthodes. La procédure originale utilise 3 ml de la solution de phénol-nitroprussiate et de la solution alcaline d'hypochlorite dans un échantillon de 100 ml d'eau et la période expérimentale se fait en bouteille. Nous avons vérifié à l'aide d'une analyse de covariance (ANCOVA) à un facteur si la relation entre la concentration d'azote ammoniacal et l'absorbance variait en fonction de la méthode utilisée. Les pentes des droites de régression ainsi que les ordonnées à

l'origine ne différaient pas significativement entre les deux méthodes ($p = 0,840$ et $p = 0,797$, respectivement).

La solution étalon primaire d'ammonium ($10\,000\ \mu\text{mol l}^{-1}$) a été préparée en dissolvant du sulfate d'ammonium ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$), préalablement séché une heure à 110°C à l'étuve, dans de l'eau déminéralisée. Cette solution est stable indéfiniment lorsque réfrigérée (Aminot 1983).

Pour obtenir des solutions étalons moins concentrées en ammoniacque, une solution intermédiaire ($500\ \mu\text{mol l}^{-1}$) a été préparée en diluant la solution primaire avec de l'eau déminéralisée. Puisque cette solution est stable pour seulement une semaine au réfrigérateur, elle était préparée immédiatement avant chaque détermination de la courbe étalon.

Différentes concentrations d'azote ammoniacal ont été utilisées pour produire la courbe étalon. L'utilisation d'eau salée pour la préparation de la courbe étalon permettait de déterminer la concentration en ammoniacque des échantillons sans avoir à effectuer de correction pour la salinité. Trois courbes étalon ont été préparées pendant la durée des expériences de dosage d'azote ammoniacal, soit le 26 novembre et le 1 et le 9 décembre 1999.

Deux échantillons de 2,5 ml de chaque solution étalon ont été placés dans deux cuvettes de spectrophotomètre. La courbe étalon (régression linéaire) a servi à convertir les données d'absorbance en concentration d'azote ammoniacal (voir Annexe 5).

Pour les semaines du 29 novembre et du 6 décembre 1999, les deux crabes par classe de taille qui servaient à la mesure d'ingestion de nourriture ont été utilisés pour les mesures d'excrétion d'ammoniaque. L'excrétion d'ammoniaque était déterminée en plaçant les crabes dans des bouteilles en verre fermées (125 et 250 ml pour les crabes de stade II à V et de stade VI, respectivement) et en mesurant l'augmentation en ammoniaque durant la période d'observation. Au début de chaque séance, de l'eau de mer ($S = 29 \text{ ‰}$) filtrée ($0,22 \mu\text{m}$) et traitée aux U.V. était amenée à chacune des températures expérimentales et aérée par bullage pendant 30 minutes. Pour chaque température, trois échantillons d'eau ont alors été prélevés afin de déterminer la teneur en ammoniaque de l'eau de départ. Les bouteilles ont ensuite été remplies de 40, 50, 60, 120 ou 240 ml d'eau pour les crabes de stade II, III, IV, V ou VI, respectivement. Après leur période d'alimentation (vers 13h00), les crabes sélectionnés ont été placés dans les bouteilles. Les bouteilles ont été fermées puis placées dans les bassins (10 bouteilles par température à raison de deux bouteilles par classe de taille). Aucune bouteille témoin n'a été utilisée lors des mesures, mais toute production d'ammoniaque par des organismes autres que les crabes était probablement négligeable considérant les mesures prises pour nettoyer la verrerie et l'utilisation d'eau filtrée et traitée aux U.V.

Deux échantillons par crabe ont été prélevés après 2, 4 et 6 heures dans les bouteilles. À chaque prélèvement, les bouteilles ont été essuyées avec soin pour éviter toute contamination par l'eau du bassin. Les bouteilles ont ensuite été

ouvertes et deux échantillons prélevés à l'aide d'une pipette. Un embout neuf a été utilisé pour chaque bouteille. Après le dernier prélèvement de la journée, les crabes ont été replacés dans leur cubicule jusqu'au lendemain, quand une nouvelle séance reprenait vers 13h00.

Chaque fois, l'absorbance des échantillons d'eau de départ a confirmé l'absence d'ammoniacal dans l'eau de mer filtrée. La différence de concentration d'azote ammoniacal entre le début et la fin d'une période d'observation était d'abord calculée, puis transformée en taux de production en la divisant par le volume d'eau effectif pour la période d'observation. Celui-ci était défini comme le volume d'eau présent dans la bouteille pendant les deux heures précédant le prélèvement. Ce calcul était nécessaire pour tenir compte de la diminution du volume d'incubation après chaque prélèvement. Lorsqu'un même crabe était utilisé plus d'une fois pour des mesures avec le même type d'aliment, la moyenne du taux de production d'azote ammoniacal a été utilisée pour les analyses statistiques.

2.5 Fèces

Les fèces produites par les crabes ont été recueillies uniquement pour les crabes qui avaient une LC supérieure à 10 mm (stade IV à VI), puisque les crabes de plus petite taille ne produisaient pas suffisamment de fèces pour une détermination quantitative. Les fèces ont été recueillies pendant 11 semaines, soit du 8 septembre au 26 novembre 1999. Au début de chaque cycle de nourrissage les cubicules des crabes ont été nettoyés. Les crabes ont été nourris et la

nourriture retirée à la fin de la période de 4 heures. Les fèces produites dans les 44 heures suivant le début d'un repas étaient considérées comme étant celles produites pour l'aliment ingéré. Dans l'après-midi, la présence de fèces était vérifiée dans les cubicules contenant les crabes chez lesquels l'ingestion de nourriture était étudiée. Les fèces présentes étaient siphonnées à l'aide d'une pipette en plastique jetable, puis placées dans des flacons identifiés par température, date, type d'aliment et individu. Les fèces, avec un peu d'eau de mer, ont été conservées à -40°C . Avant de passer les fèces à la bombe calorimétrique, elles ont été regroupées par température, aliment et classe de taille des crabes. Ensuite les fèces ont été filtrées sur des filtres en fibre de verre Whatman GF/C (diamètre de 2,5 cm et une rétention de particules de $1,2\ \mu\text{m}$) pré-pesés sur une tour à filtration Nalgene^{MD} branchée à une pompe à vide, avec des supports à filtres de 2,5 cm de diamètre. Les filtres et les fèces ont été rincés avec de l'eau déminéralisée. Par la suite, la masse humide des papiers filtre et de leur contenu a été notée, puis les échantillons ont été lyophilisés pendant environ 48 heures. Les échantillons lyophilisés ont été conservés dans un dessiccateur puis les fèces ont été grattées des filtres, pesées puis placées dans les cupules allant dans la microbombe afin d'obtenir leur valeur énergétique (ensemble de conversion Parr 1266 avec une bombe à oxygène « semi-micro » Parr 1107 pour des échantillons d'une gamme de 25 à 200 mg).

2.6 Bilan énergétique

Pour calculer le bilan énergétique des crabes, l'équation utilisée est la suivante :

$$G = I - (M + E + F)$$

où G est l'énergie disponible pour la croissance somatique, I est l'énergie obtenue par l'ingestion de nourriture, M est la perte d'énergie liée au métabolisme post-prandial, E est la perte d'énergie causée par l'excrétion d'azote ammoniacal et enfin F est l'énergie perdue dans les fèces.

Pour tenir compte des trois types d'aliments offerts, le bilan était calculé sur une base hebdomadaire. Donc, la consommation de nourriture des crabes était cumulée sur une semaine et les résultats exprimés en Joules par heure. Une valeur de 6% a été déduite de la consommation brute pour tenir compte du « gaspillage » lors de l'alimentation des crabes (voir p. 23); la valeur résiduelle est la consommation nette. La consommation d'oxygène était la somme de la consommation d'oxygène pour le premier et second jour suivant un repas de chair de crevette, de calmar et d'ophiure (en Joules h⁻¹). La valeur utilisée pour convertir la consommation d'oxygène de mg O₂ en Joules était 13,6 (Lucas 1993). De plus, nous avons estimé que le métabolisme du septième jour (non mesuré) était représenté par la moyenne de la consommation d'oxygène au deuxième jour après chaque type de repas. La même méthode a été utilisée pour l'excrétion d'azote ammoniacal. La valeur utilisée pour convertir la production d'azote ammoniacal de

$\mu\text{mol h}^{-1}$ à Joules h^{-1} était 0,3499 (Lucas 1993; voir un exemple de calcul d'un bilan en Annexe 6).

2.7 Accroissement de la taille à la mue

L'accroissement de la carapace et de la masse des crabes a été mesuré après chaque période de mue. Une vérification quotidienne des cubicules a été faite, afin de noter les dates de mue et de récolter les exuvies des crabes ayant mué. Si un crabe avait mué, la date était notée et l'exuvie recueillie. La LC de l'exuvie a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse. L'exuvie a été asséchée sur un papier absorbant puis pesée. La LC et la masse post-mue ont été mesurées trois ou quatre jours après la mue afin de ne pas manipuler les crabes alors qu'ils étaient encore mous.

2.8 Analyses statistiques

Afin de vérifier si les données répondaient aux conditions de normalité et d'homoscédasticité, les tests de Kolmogorov-Smirnov et Bartlett, respectivement, ont été utilisés (Sokal et Rohlf 1995). Dans les cas où ces exigences n'étaient pas satisfaites, les données ont été transformées en logarithme de base 10, après quoi les exigences étaient satisfaites.

Les multiples mesures de consommation d'oxygène et de production d'azote ammoniacal effectuées lors d'une même séance ont été comparées par ANOVA à mesures répétées.

Les relations entre l'ingestion, la consommation d'oxygène ou la production d'azote ammoniacal et la masse humide des crabes ont été étudiées par régression linéaire. Les régressions linéaires entre les diverses variables physiologiques et la masse corporelle des crabes ont été utilisées parce qu'elles permettaient d'obtenir un meilleur coefficient de détermination que les équations allométriques (c.-à-d., après transformation logarithmique des deux variables). L'ANCOVA a été utilisée pour ces mêmes variables, avec les aliments ou la température comme facteur et la masse des crabes comme variable concomitante, afin de vérifier si des différences existaient entre les aliments ou les températures.

Les données d'ingestion, de consommation d'oxygène et de production d'azote ammoniacal, par unité de masse de crabe, ont été analysées par ANOVA à deux facteurs afin de vérifier s'il y avait un effet de la température et du stade de croissance sur les variables mesurées et s'il y avait une interaction entre la température et le stade de croissance.

Les données d'ingestion de chair de crevette et de chair de calmar ont été analysées en les standardisant pour la masse des crabes. À la suite de cette standardisation et de multiples essais de transformations (log, racine carrée, arcsin, etc.), l'ampleur des différences entre les variances des données d'ingestion demeurait trop grande. Les effectifs de chaque cellule ont donc été sous-échantillonnés aléatoirement afin d'obtenir le même nombre d'éléments par traitement (7), ce qui augmente la robustesse de l'ANOVA (Sokal et Rohlf 1995).

Les données pour les crabes de stade VI n'ont pas été utilisées puisque ce groupe n'était pas représenté à toutes les températures.

Les données de consommation d'oxygène standardisées pour la masse des crabes pour les crabes de stade VI ont été exclues des ANOVA à deux facteurs puisque ces crabes n'étaient pas représentés à toutes les températures (absentes des traitements de températures de $-1,5$ et $1,5^{\circ}\text{C}$). De plus, les données ont été transformées au logarithme de base 10 pour répondre aux conditions d'homogénéité des variances de l'ANOVA.

Au moment des mesures de production d'azote ammoniacal, la majorité des crabes avaient mué une ou deux fois et donc certains stades n'étaient plus représentés à toutes les températures. Conséquemment, pour les ANOVA à deux facteurs, les données prises après un repas de crevette pour les crabes de stades II, III et VI ont été exclues des analyses. Dans le cas des mesures prises après des repas de calmar et d'ophiure, seules les données pour les crabes de stade III ont été exclues des analyses. Pour répondre aux conditions d'homogénéité des variances de l'ANOVA toutes les données de production d'azote ammoniacal ont été transformées au logarithme de base 10.

Lorsque des différences significatives ont été observées à la suite des ANOVA à deux facteurs, des tests de comparaisons multiples *a posteriori* (Tukey) ont été utilisés pour déterminer les paires d'observations qui différaient significativement.

Des tableaux de contingence ont été utilisés pour vérifier s'il y avait des différences de fréquences de mortalités et de mues aux différentes températures expérimentales.

3.0 RÉSULTATS

3.1 Alimentation

Il y a eu ingestion de nourriture à toutes les températures; cependant, les crabes n'ont apparemment pas mangé tous les types d'aliments. L'ingestion de cuticule de crevette ou d'ophiure était quasiment nulle pour chacune des températures étudiées, ce qui est vérifié par un test t de Student (Tableau 3). Donc, les données d'ingestion pour la cuticule de crevette et l'ophiure ont été exclues des bilans énergétiques.

Les deux aliments qui ont été ingérés sont la chair de crevette et le calmar. À chaque température, la quantité de nourriture ingérée par crabe était plus élevée pour les plus gros crabes, relativement à leur masse, que les plus petits crabes. Cette tendance a été vérifiée par régression linéaire où la relation entre la valeur énergétique de la chair de crevette ou de calmar ingérée par repas et la masse des crabes était significative et positive (Figure 6). Par contre, même si la régression est significative, la variance expliquée par la masse est souvent faible, surtout pour le calmar (11% dans le cas du calmar à $-1,5^{\circ}\text{C}$; Figure 6). Pour les deux aliments, on retrouve des tendances similaires au niveau de l'inclinaison des pentes en relation avec les traitements de température. Les pentes les plus élevées sont à $1,5^{\circ}\text{C}$ avec des valeurs de 143,9 et 82,1 Joules g^{-1} pour la chair de crevette et le calmar, respectivement (Figure 6). De plus, les pentes sont toujours plus élevées pour la chair de crevette que pour le calmar (Figure 6).

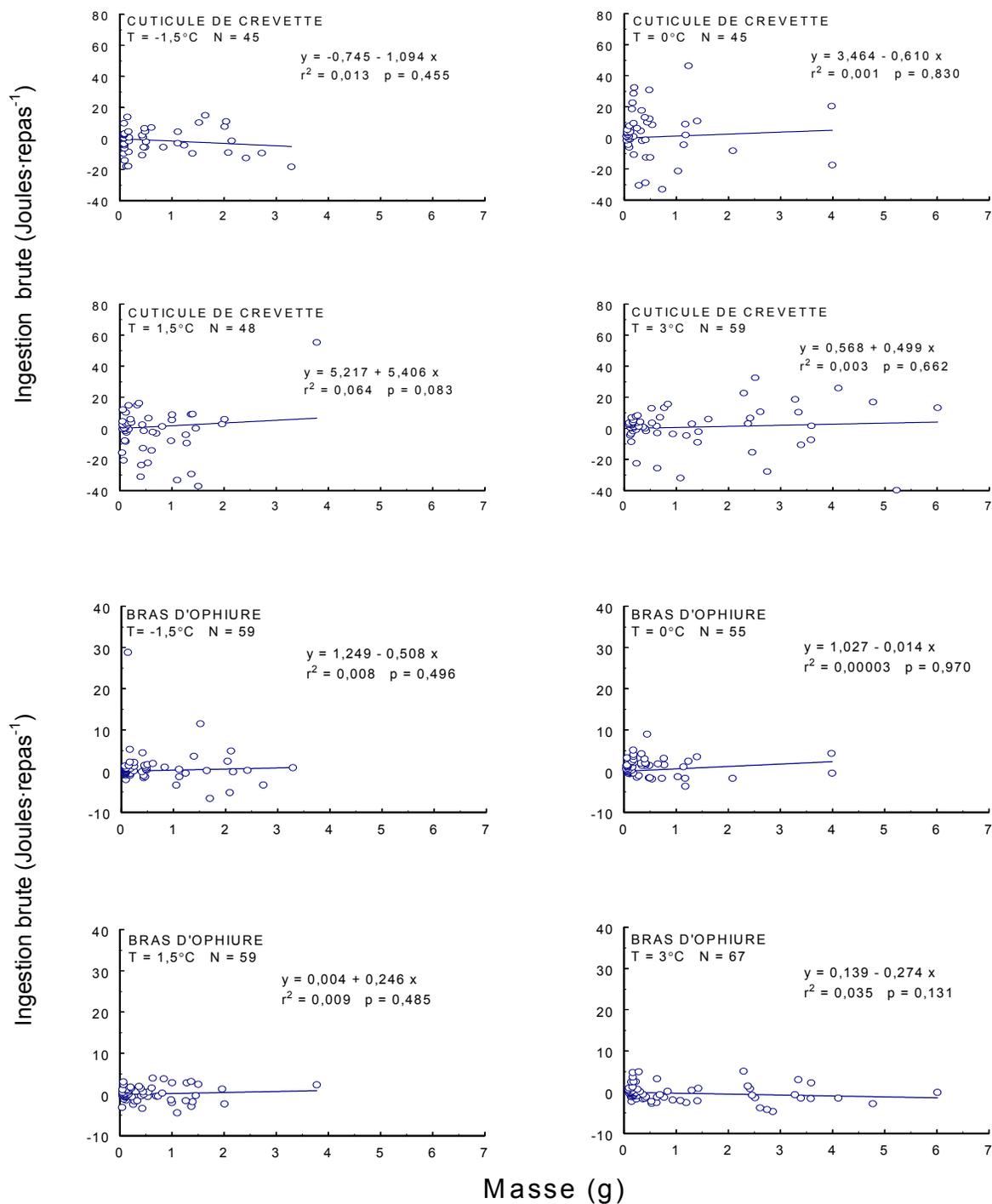


Figure 5 Régressions linéaires de la valeur énergétique de la cuticule de crevette ou des bras d'ophiure ingérés par repas en fonction de la masse des crabes à chaque température expérimentale.

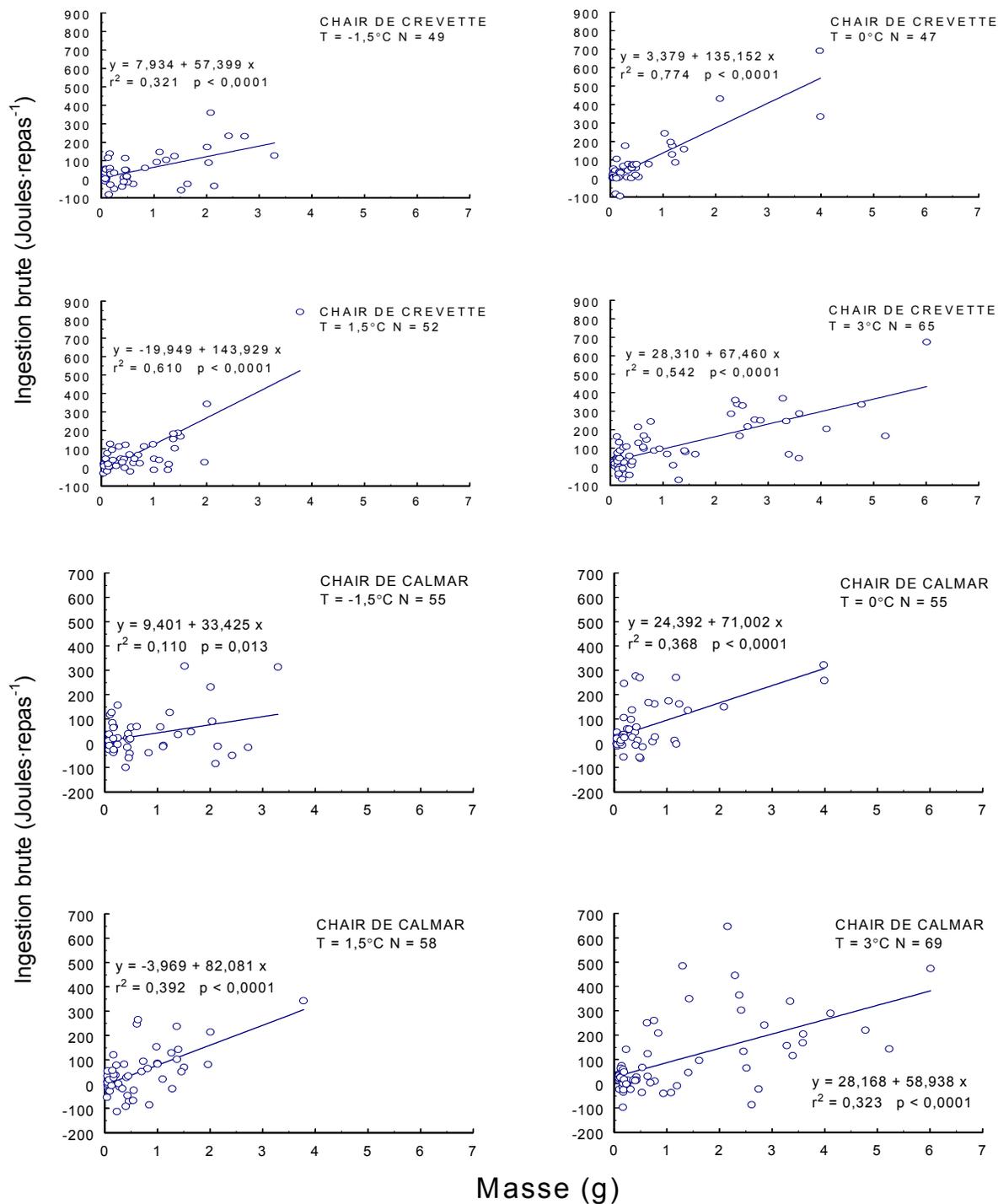


Figure 6 Régressions linéaires de la valeur énergétique de la chair de crevette ou de la chair de calmar ingérée par repas en fonction de la masse des crabes à chaque température expérimentale.

Tableau 3 Résultats des tests *t* de Student sur la valeur énergétique de la cuticule de crevette ou de l'ophiure ingérée par les crabes. L'hypothèse nulle testée est que la valeur énergétique de la proie ingérée n'est pas différente de zéro.

Aliment	Température (°C)	t de Student	p
Cuticule de crevette	-1,5	-1,252	0,217
	0	1,299	0,200
	1,5	-0,801	0,427
	3	0,720	0,474
Ophiure	-1,5	1,594	0,116
	0	1,643	0,109
	1,5	0,617	0,539
	3	-0,631	0,531

Le taux d'ingestion de chair de crevette variait selon la température expérimentale : les pentes des droites de régression variaient significativement entre les températures (Tableau 4), et le taux d'ingestion moyen était significativement plus faible à $-1,5$ qu'à 0°C ($p = 0,003$). La différence de taux d'ingestion moyen entre les traitements de températures à $-1,5$ et $1,5^{\circ}\text{C}$ était marginalement non significative ($p = 0,050$). Le taux d'ingestion à 3°C ne différait pas significativement de ceux à $-1,5$, 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$ ($p = 0,241$, $p = 0,249$ et $p = 0,839$, respectivement). Par contre la température n'a eu aucun effet sur les taux d'ingestion de calmar (Tableau 4).

Tableau 4 Résultats des comparaisons des pentes de régression du taux d'ingestion total par crabe et de la masse des crabes entre les différents traitements de températures.

Aliment	Degrés de liberté	Comparaison des pentes		Comparaison des ordonnées	
		F	p	F	p
Chair de crevette	3, 205	12,857	< 0,0001		
Calmar	3, 229	1,659	0,177	2,071	0,105

La masse moyenne de l'ingestion de chair de crevette et de calmar, par crabe, exprimée en pourcentage de la masse corporelle moyenne des crabes variait entre 0,46% et 5,88% (Tableau 5).

Tableau 5 Masse moyenne (en pourcentage de la masse moyenne des crabes) sans sous-échantillonnage de chair de crevette et de calmar ingérée par crabe, pour chaque stade de croissance et chaque température expérimentale.

Température (°C)	Stade	Ingestion moyenne de chair de crevette en % de la masse des crabes	± Écart type	Ingestion moyenne de chair de calmar en % de la masse des crabes	± Écart type
-1,5	II	4,781	4,899	2,881	6,294
	III	4,205	10,766	4,865	7,449
	IV	0,698	1,963	0,457	2,479
	V	1,567	1,229	0,599	1,109
0	II	4,409	7,974	3,846	6,744
	III	3,929	7,659	4,854	7,538
	IV	2,615	1,475	3,405	4,821
	V	3,368	1,261	2,049	2,009
1,5	VI	2,642	1,273	1,474	0,465
	II	3,983	7,521	1,554	8,866
	III	4,688	5,402	2,823	5,808
	IV	1,912	2,069	1,275	3,460
3	V	2,025	1,135	1,573	0,836
	^a VI	4,408		1,707	
	II	4,165	3,239	5,881	5,726
	III	4,884	8,660	2,559	5,641
	IV	3,366	3,117	2,285	3,306
	V	1,837	0,985	2,049	2,071
	VI	1,353	0,680	1,331	0,622

^a Une valeur seulement.

Nous n'avons observé aucun effet de la température ou du stade de croissance sur l'ingestion par unité de masse de crabe (Figure 7 et Tableau 6, voir Annexe 7). De plus, dans les deux cas, l'interaction entre la température et le stade de croissance n'était pas significative (Tableau 6). On note quand même que dans l'ensemble l'ingestion moyenne est plus élevée pour la crevette que le calmar

et est plus faible et moins variable pour les stades IV-VI que pour les stades II-III. On note également que les valeurs d'ingestion en fonction de la température ne suivent pas le même ordre dans la Figure 7 que celui dans le Tableau 5. Le fait de sous-échantillonner peut entraîner des changements dans l'ordre.

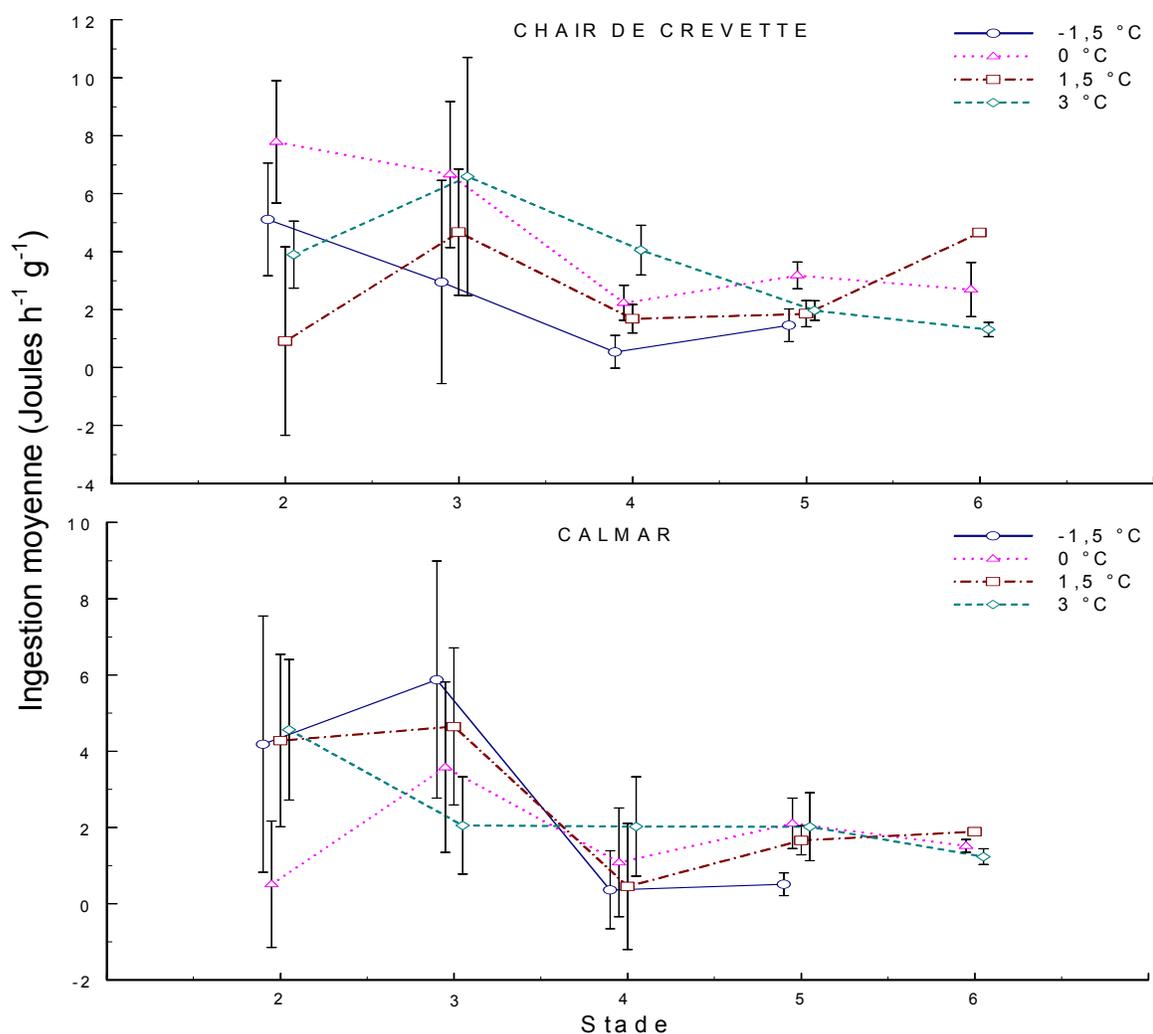


Figure 7 Ingestion moyenne de chair de crevette ou de chair de calmar par unité de masse de crabe pour chaque stade de croissance aux températures expérimentales (barres d'erreur = erreur type).

Tableau 6 Résultats des ANOVA à deux facteurs avec l'ingestion de nourriture par unité de masse de crabe comme variable dépendante et la température et le stade de croissance comme facteurs.

Aliment	Source	Degrés de liberté	F	p
Chair de crevette	Température	3, 96	1,690	0,175
	Stade de croissance	3, 96	2,580	0,058
	Température × Stade	9, 96	0,620	0,778
Calmar	Température	3, 96	0,250	0,861
	Stade de croissance	3, 96	2,590	0,058
	Température × Stade	9, 96	0,680	0,725

3.2 Consommation d'oxygène

Nous avons déterminé qu'il n'y avait pas de différence significative entre les lectures 1 et 2 (la lecture immédiatement après la période de nourrissage et celle 12 heures après la fin de la période d'alimentation; $F_{[1,18]} = 0,0519$; $p = 0,8224$) ainsi qu'entre les lectures 3 et 4 (24 et 36 heures après la fin de la période d'alimentation, respectivement; $F_{[1,24]} = 0,1098$; $p = 0,7433$) de la première session expérimentale (Figure 8). Ces résultats ont été vérifiés par une ANOVA à mesures répétées. En incluant la température comme facteur dans l'ANOVA à mesures répétées, on n'observait toujours pas de différence significative entre les lectures (Tableau 7). Par contre, les données recueillies à 0°C ont été exclues de cette analyse puisqu'elles étaient trop peu nombreuses. À la lumière de ces résultats et du fait que les lectures 1 et 2 de la première session expérimentale correspondaient à la période à laquelle la lecture du Jour 1 des autres sessions expérimentales était effectuée, les lectures 1 et 2 ont été combinées avant de poursuivre les analyses. Les lectures 3 et 4 correspondaient à la période à laquelle

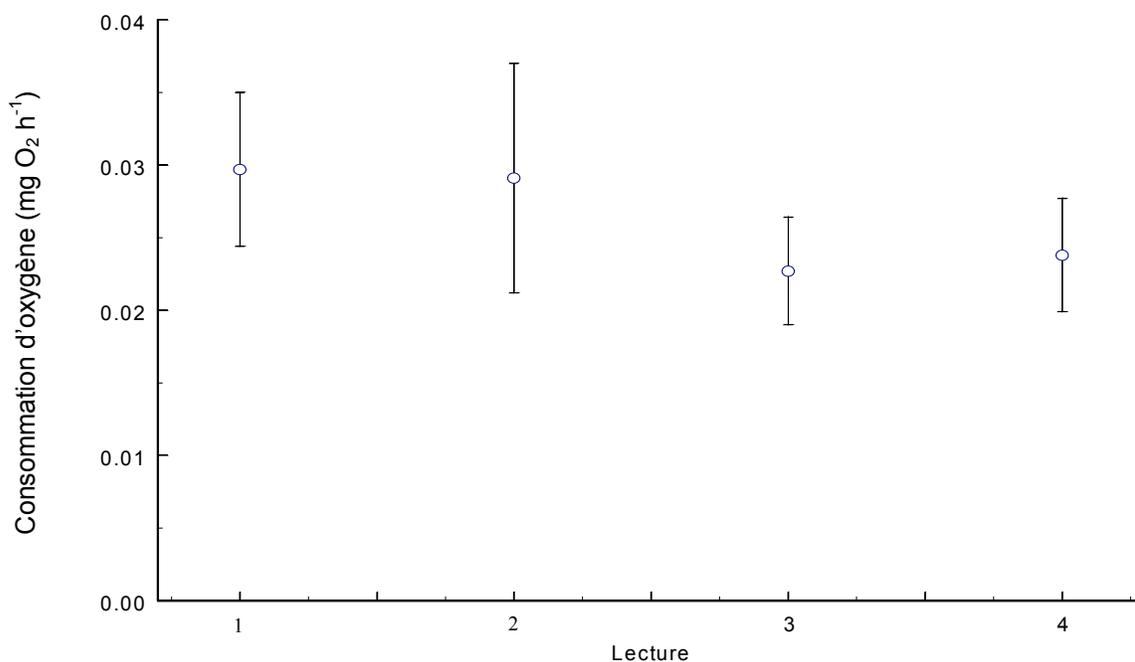


Figure 8 Moyennes ajustées des quatre lectures de consommation d'oxygène par individu pour tous les aliments et toutes les températures regroupés pour la première phase d'expérimentation (barres d'erreur = erreur type).

Tableau 7 Résultats des ANOVA à mesures répétées effectuées sur les mesures de consommation d'oxygène immédiatement après un repas (1) et 12 heures après la fin du repas (2) et celles 24 (3) et 36 (4) heures après un repas pendant la première session expérimentale.

Mesure	Source de variabilité inter-groupes	Degrés de liberté	F	P
1 et 2	Température	2, 16	0,8763	0,4354
	Source de variabilité intra-groupes	Degrés de liberté	F	P
	Mesure	1, 16	0,10105	0,7542
	Mesure × Température	2, 16	1,7369	0,2077
3 et 4	Température	2, 13	0,7108	0,5094
	Source de variabilité intra-groupes	Degrés de liberté	F	P
	Mesure	1, 13	0,0223	0,8836
	Mesure × Température	2, 13	0,1970	0,8236

la lecture du Jour 2 des autres sessions expérimentales était effectuée et ont donc été traitées de la même façon.

Nous avons déterminé que la consommation d'oxygène le jour du repas était plus élevée que le lendemain (ANOVA à mesures répétées, $F_{[1,141]} = 11,56$; $p < 0,001$). Cette différence était toujours présente en incluant la température comme facteur (Tableau 8). L'interaction entre la température et le jour était aussi significative. Conséquemment, les autres analyses portant sur la consommation d'oxygène ont été faites séparément pour le jour du repas (Jour 1) et le lendemain (Jour 2).

Tableau 8 Résultats de l'ANOVA à mesures répétées effectuée sur la consommation d'oxygène par individu le jour du repas (Jour 1) et le lendemain (Jour 2).

Source de variabilité inter-groupes	Degrés de liberté	F	P
Température	3, 138	4,899	0,003
Source de variabilité intra-groupes	Degrés de liberté	F	P
Jour	1, 138	9,831	0,002
Jour × Température	3, 138	3,312	0,022

À toutes les températures et pour tous les aliments, il y avait une relation significative et positive entre la consommation d'oxygène et la masse des crabes (Tableau 9 et Figures 9 et 10). On remarque également qu'en général, la pente est plus élevée le jour du repas (Jour 1) que le lendemain (Jour 2). Cependant, cette différence n'était pas significative (Tableau 10).

Tableau 9 Régressions linéaires de la consommation d'oxygène par individu (VO_2 : en $mg\ O_2\ h^{-1}$) en fonction de la masse des crabes (M : en g).

Aliment	Temp. (°C)	Jour	Régression	r^2	P	N
Crevette	-1,5	1	$VO_2 = 0,0045 + 0,023 M$	0,682	< 0,001	13
	-1,5	2	$VO_2 = 0,0062 + 0,018 M$	0,572	0,003	13
	0	1	$VO_2 = -0,0011 + 0,037 M$	0,933	< 0,0001	10
	0	2	$VO_2 = -0,0007 + 0,032 M$	0,952	< 0,0001	12
	1,5	1	$VO_2 = 0,0053 + 0,039 M$	0,827	< 0,0001	12
	1,5	2	$VO_2 = -0,0007 + 0,032 M$	0,893	< 0,0001	12
	3	1	$VO_2 = 0,0054 + 0,0504 M$	0,796	< 0,0001	16
	3	2	$VO_2 = 0,0065 + 0,038 M$	0,805	< 0,0001	16
Calmar	-1,5	1	$VO_2 = 0,0021 + 0,022 M$	0,809	< 0,001	12
	-1,5	2	$VO_2 = 0,0013 + 0,017 M$	0,821	< 0,0001	12
	0	1	$VO_2 = 0,0059 + 0,032 M$	0,541	0,006	12
	0	2	$VO_2 = 0,0051 + 0,029 M$	0,672	0,001	12
	1,5	1	$VO_2 = 0,0031 + 0,029 M$	0,878	< 0,0001	13
	1,5	2	$VO_2 = 0,0019 + 0,028 M$	0,873	< 0,0001	13
	3	1	$VO_2 = 0,0096 + 0,039 M$	0,555	0,001	15
	3	2	$VO_2 = 0,0095 + 0,029 M$	0,561	0,001	15
Ophiure	-1,5	1	$VO_2 = 0,0025 + 0,022 M$	0,505	0,021	10
	-1,5	2	$VO_2 = 0,0056 + 0,021 M$	0,532	0,011	11
	0	1	$VO_2 = -0,0006 + 0,031 M$	0,867	< 0,001	10
	0	2	$VO_2 = 0,0001 + 0,031 M$	0,977	< 0,0001	11
	1,5	1	$VO_2 = 0,0048 + 0,033 M$	0,885	0,017	5
	1,5	2	$VO_2 = 0,0046 + 0,026 M$	0,883	< 0,001	8
	3	1	$VO_2 = 0,0014 + 0,028 M$	0,902	< 0,0001	12
	3	2	$VO_2 = 0,0092 + 0,022 M$	0,891	< 0,0001	14

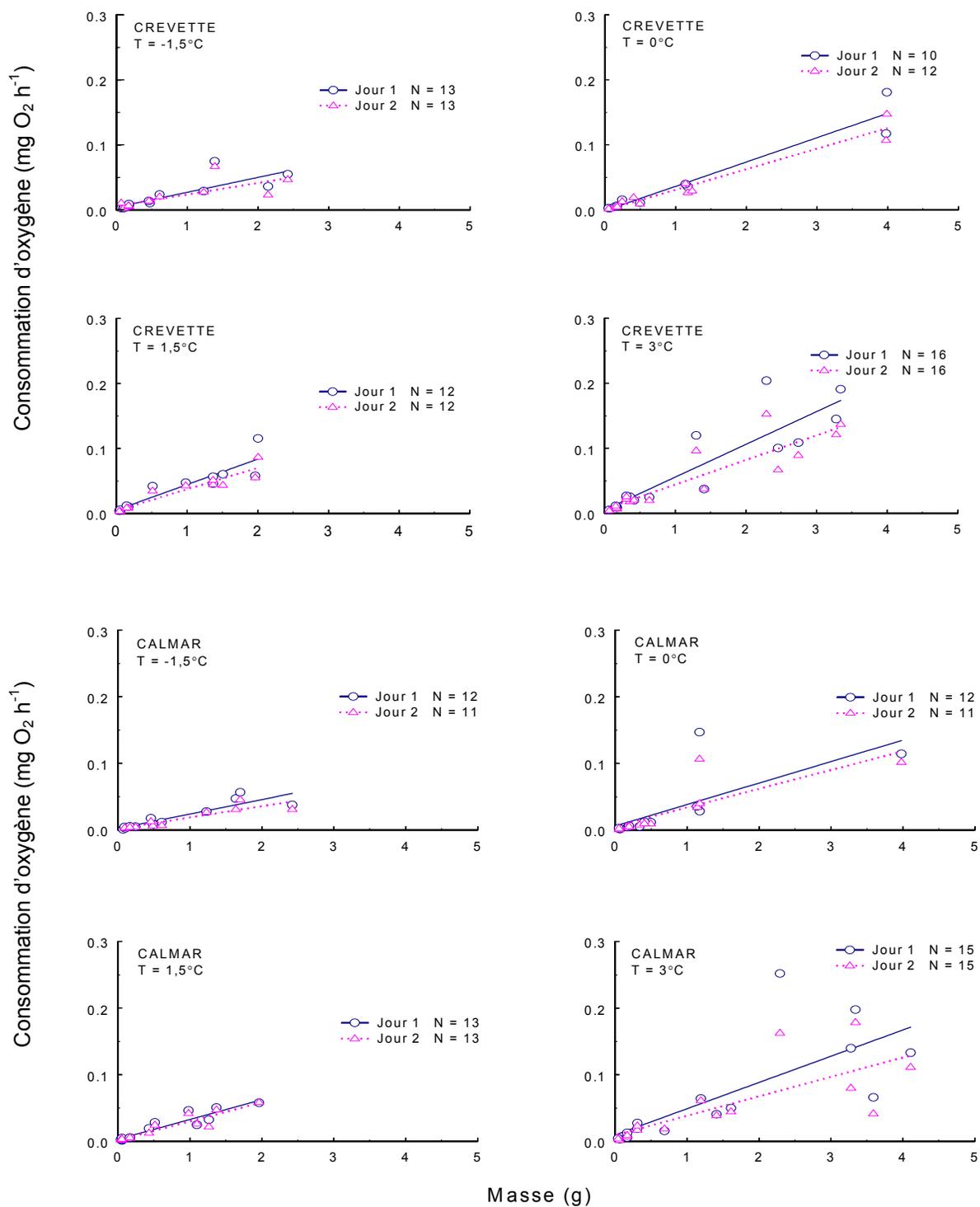


Figure 9 Régressions linéaires de la consommation d'oxygène par individu en fonction de la masse des crabes après des repas de crevette ou de calmar, mesurée le jour du repas (Jour 1, o) et le lendemain (Jour 2, Δ) aux températures expérimentales.

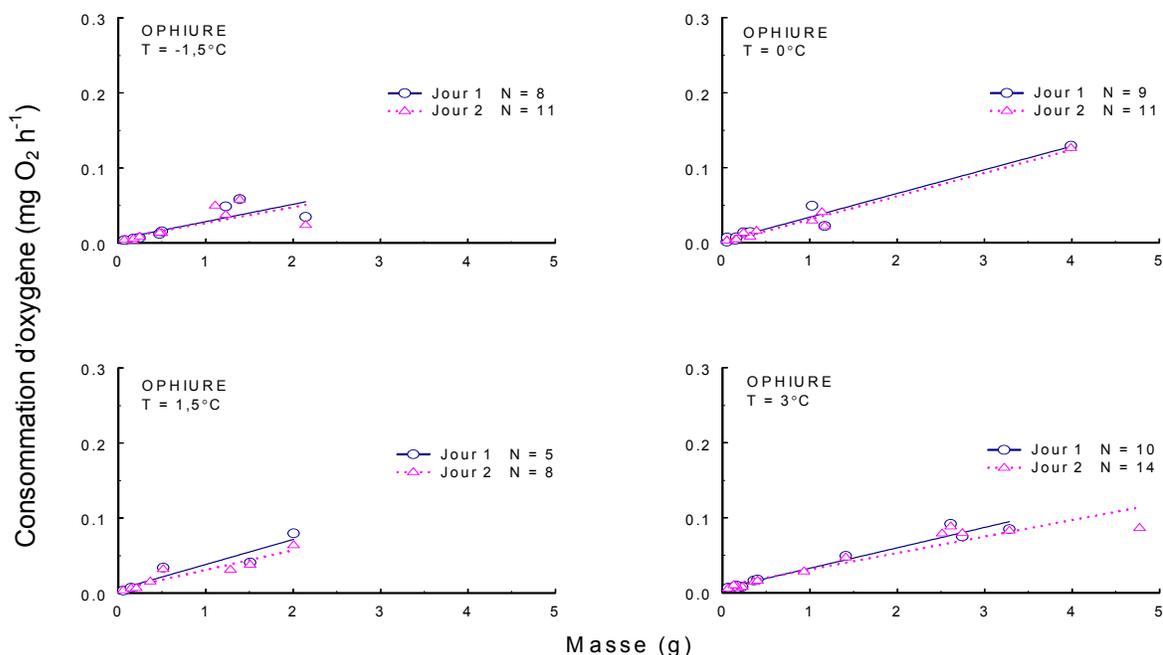


Figure 10 Régressions linéaires de la consommation d'oxygène par individu en fonction de la masse des crabes après des repas d'ophiure, mesurée le jour du repas (Jour 1, o) et le lendemain (Jour 2, Δ) aux températures expérimentales.

Tableau 10 Résultats des ANCOVA effectuées sur la consommation d'oxygène par individu avec le facteur Jour et la variable concomitante masse des crabes selon la température et le type d'aliment.

Aliment	Temp. (°C)	Degrés de liberté	Comparaison des pentes		Degrés de liberté	Comparaison des ordonnées	
			F	p		F	p
Crevette	-1,5	1, 22	0,619	0,439	1, 23	0,166	0,687
	0	1, 18	1,963	0,178	1, 19	1,049	0,319
	1,5	1, 20	0,898	0,355	1, 21	1,635	0,215
	3	1, 28	2,227	0,147	1, 29	1,994	0,169
Calmar	-1,5	1, 19	1,185	0,290	1, 20	1,568	0,225
	0	1, 19	0,123	0,730	1, 20	0,085	0,774
	1,5	1, 22	0,086	0,772	1, 23	0,601	0,446
	3	1, 26	0,724	0,403	1, 27	0,847	0,366
Ophiure	-1,5	1, 15	0,045	0,834	1, 16	0,034	0,855
	0	1, 16	0,043	0,838	1, 17	0,837	0,373
	1,5	1, 9	0,937	0,358	1, 10	1,189	0,301
	3	1, 20	2,489	0,130	1, 21	0,408	0,529

Les pentes et les ordonnées à l'origine des régressions de la consommation d'oxygène par individu sur la masse des crabes ne variaient pas en fonction de l'aliment ingéré tant au Jour 1 qu'au Jour 2 (Tableau 11). De même, les régressions de la consommation d'oxygène par individu sur la masse des crabes ne variaient pas significativement en fonction de la température, à l'exception de la consommation d'oxygène suivant un repas de crevette, qui avait une pente significativement plus faible à $-1,5$ qu'à 3°C au Jour 1 (Tukey, $p = 0,009$) et au Jour 2 ($p = 0,011$) (Tableau 12).

Tableau 11 Résultats des ANCOVA sur la consommation d'oxygène par individu avec le facteur aliment (crevette et calmar) et la variable concomitante masse des crabes.

Temp. (°C)	Jour	Degrés de liberté	Comparaison des pentes		Degrés de liberté	Comparaison des ordonnées	
			F	p		F	p
-1,5	1	2, 27	0,024	0,976	2, 29	0,383	0,685
0	1	2, 24	0,316	0,732	2, 26	0,096	0,909
1,5	1	2, 24	1,007	0,380	2, 26	1,983	0,158
3	1	2, 35	1,593	0,218	2, 37	1,483	0,240
-1,5	2	2, 29	0,171	0,844	2, 31	1,025	0,371
0	2	2, 29	0,192	0,826	2, 31	0,168	0,846
1,5	2	2, 27	0,906	0,416	2, 29	1,939	0,162
3	2	2, 39	2,109	0,135	2, 41	1,528	0,229

Tableau 12 Résultats des ANCOVA sur la consommation d'oxygène par individu avec le facteur température ($-1,5$, 0 , $1,5$ et 3°C) et la variable concomitante masse des crabes.

Aliment	Jour	Degrés de liberté	Comparaison des pentes		Degrés de liberté	Comparaison des ordonnées	
			F	p		F	p
Crevette	1	3, 43	3,346	0,028			
Calmar	1	3, 43	1,001	0,409	3, 46	0,611	0,614
Ophiure	1	3, 24	0,581	0,631	3, 27	1,178	0,328
Crevette	2	3, 45	3,071	0,037			
Calmar	2	3, 43	2,316	0,092	3, 46	0,127	0,944
Ophiure	2	3, 36	0,433	0,731	3, 39	1,279	0,293

Nonobstant le fait que le type d'aliment n'a pas eu d'impact sur la consommation d'oxygène, les analyses subséquentes ont été faites séparément pour chaque aliment pour garder une cohérence dans la façon de présenter les résultats et de calculer les bilans énergétiques. En effet, il était nécessaire de calculer le bilan énergétique en tenant compte de l'effet du type d'aliment sur l'ingestion.

Les résultats de consommation d'oxygène par gramme de crabe sont présentés dans les Figures 11, 12 et 13 où la consommation d'oxygène moyenne par unité de masse de crabe a été calculée par stade de croissance à chaque température expérimentale. En général, que ce soit au Jour 1 ou au Jour 2, les plus petits crabes consommaient plus d'oxygène relativement à leur masse que les crabes de plus grande taille. De plus, la consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe semble augmenter avec la température.

Des différences significatives de consommation d'oxygène entre les températures expérimentales et les stades de croissance ont été observées après un repas de crevette tant pour les mesures du Jour 1 que pour les mesures du Jour 2 (Tableau 13). Que ce soit au Jour 1 ou au Jour 2, la consommation moyenne d'oxygène par gramme de crabe après un repas de crevette était significativement plus faible à $-1,5$ qu'à $1,5$ et 3°C (Tukey, Jour 1, $p < 0,001$ et $p = 0,001$, respectivement; Jour 2, $p = 0,002$ et $p = 0,015$, respectivement) et plus faible à 0 qu'à $1,5$ et 3°C (Tukey, Jour 1, $p = 0,003$ et $p = 0,009$, respectivement; Jour 2, $p = 0,039$ et $p = 0,045$, respectivement). De plus, après un repas de

crevette, les crabes de stade II consommaient plus d'oxygène relativement à leur masse que les crabes de stade V (Tukey, Jour 1, $p = 0,009$; Jour 2, $p = 0,028$).

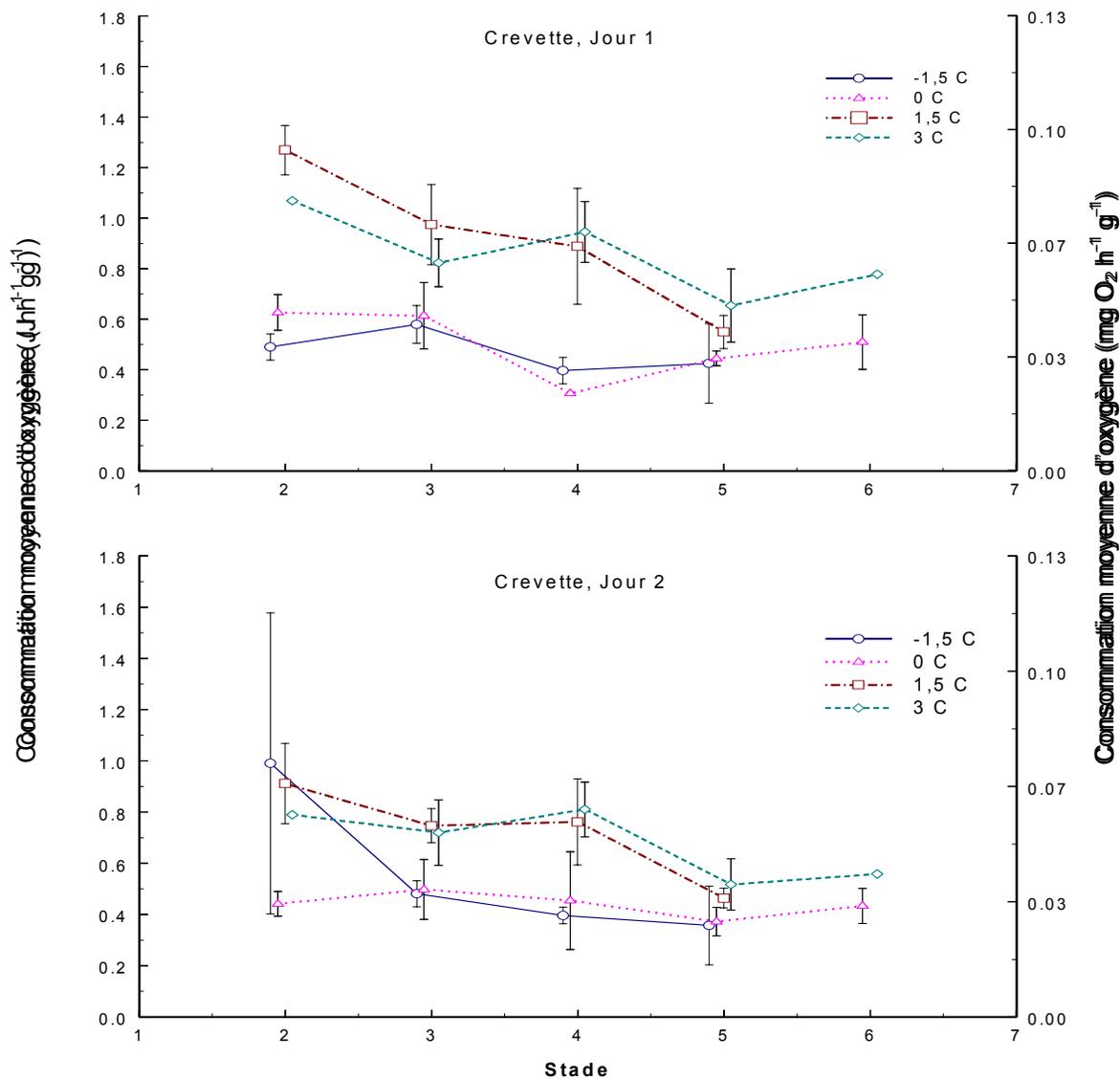


Figure 11 Consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe par stade à toutes les températures expérimentales après un repas de crevette (Jour 1) et le lendemain (Jour 2) (barres d'erreur = erreur type).

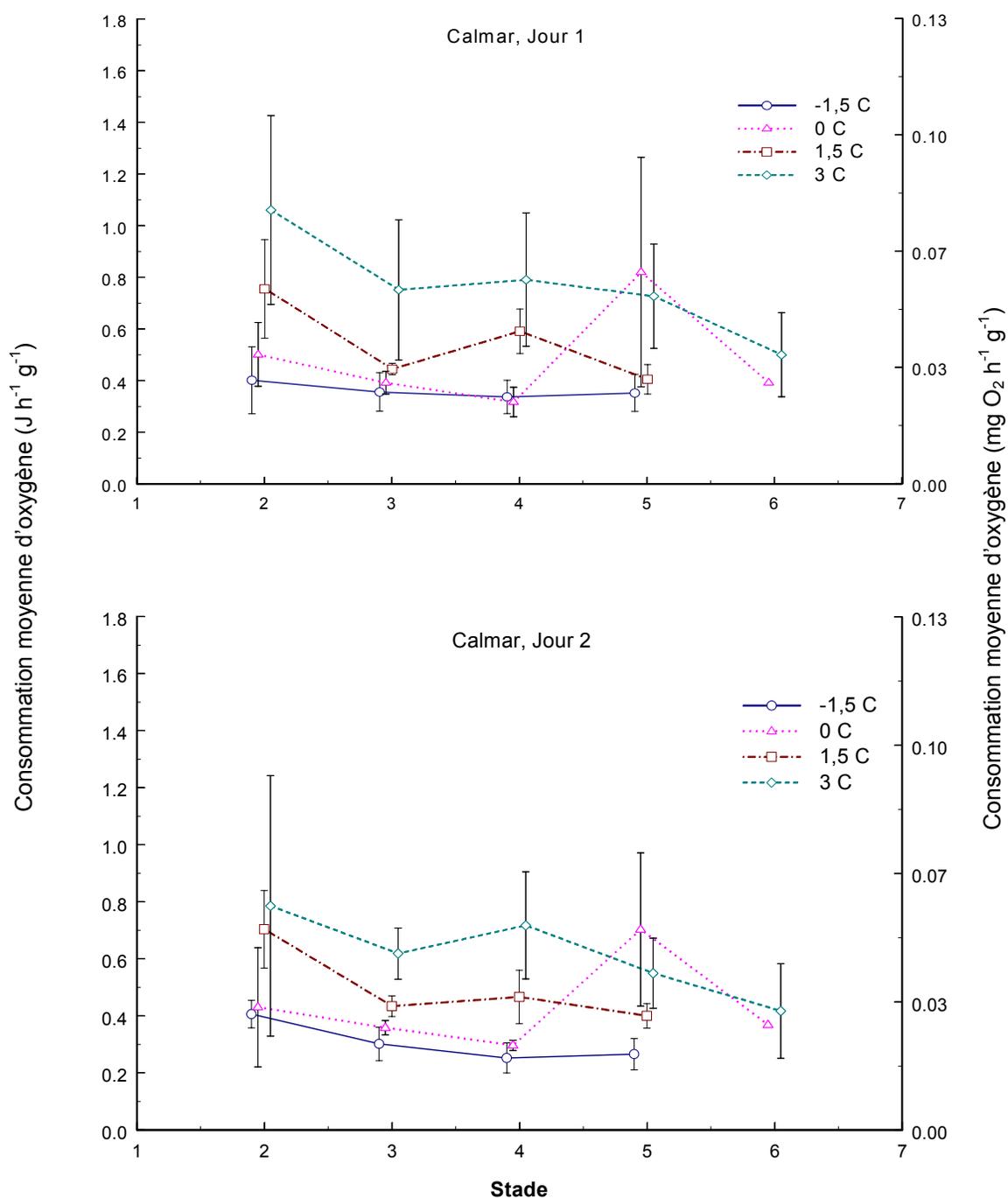


Figure 12 Consommation d'oxygène par stade à toutes les températures expérimentales après un repas de calmar (Jour 1) et le lendemain (Jour 2) (barres d'erreur = erreur type).

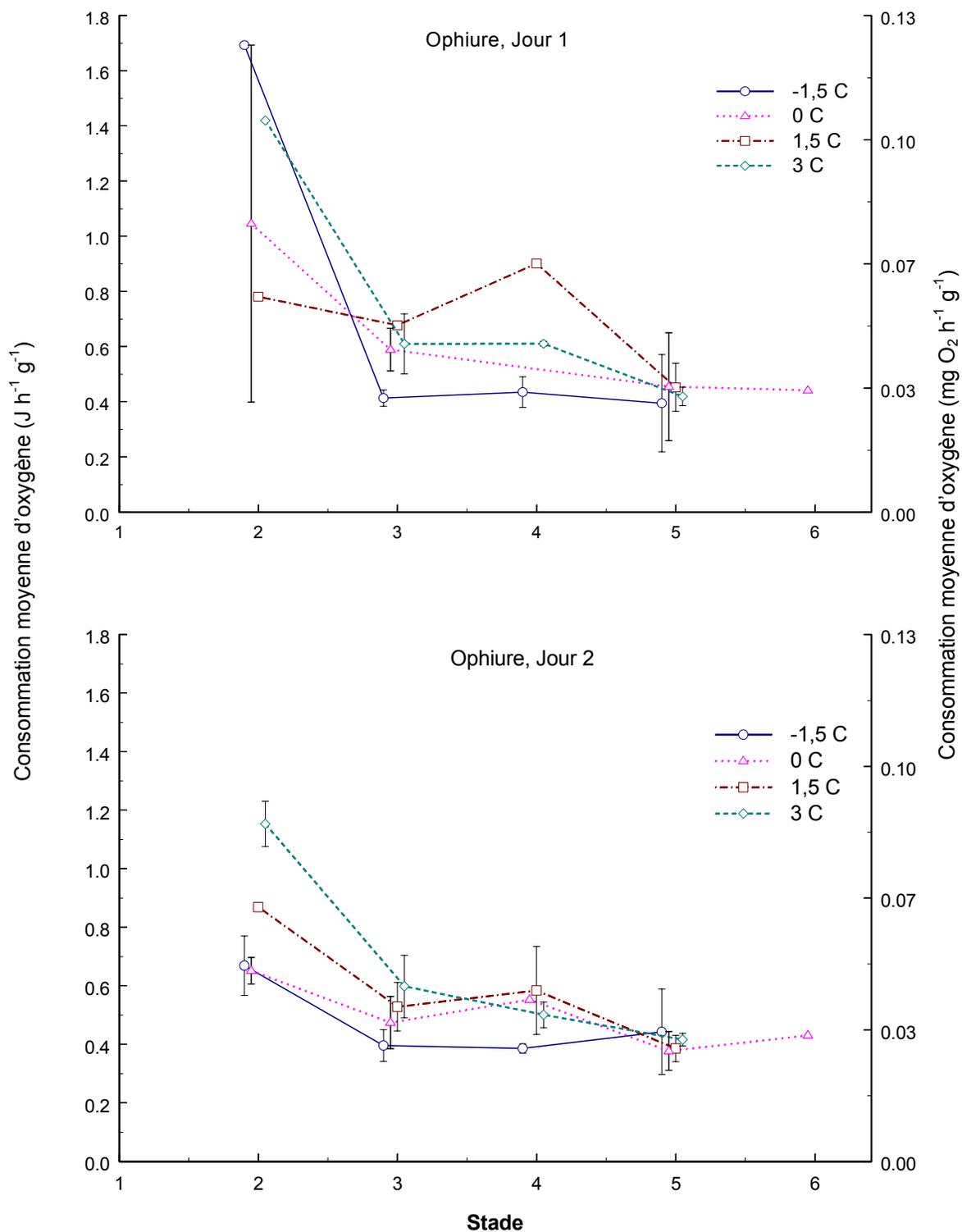


Figure 13 Consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe par stade à toutes les températures expérimentales après un repas d'ophiure (Jour 1) et le lendemain (Jour 2) (barres d'erreur = erreur type).

Tableau 13 Résultats des ANOVA à deux facteurs avec la consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe comme variable dépendante et la température et le stade de croissance comme facteur.

Aliment	Jour	Facteur	Degré de liberté	F	p
Crevette	1	Température	3, 32	11,85	< 0,0001
		Stade croissance	3, 32	4,47	0,009
		Temp. × Stade	9, 32	1,27	0,289
	2	Température	3, 34	4,22	0,012
		Stade croissance	3, 34	3,67	0,022
		Temp. × Stade	9, 34	0,35	0,952
Calmar	1	Température	3, 32	4,92	0,006
		Stade croissance	3, 32	0,77	0,520
		Temp. × Stade	9, 32	0,56	0,820
	2	Température	3, 30	4,98	0,006
		Stade croissance	3, 30	0,82	0,495
		Temp. × Stade	9, 30	0,82	0,602
Ophiure	1	Température	3, 13	0,69	0,577
		Stade croissance	3, 13	5,19	0,022
		Temp. × Stade	6, 13	0,23	0,961
	2	Température	3, 26	3,74	0,023
		Stade croissance	3, 26	12,56	<0,0001
		Temp. × Stade	9, 26	1,48	0,209

Après un repas de calmar, tant au Jour 1 qu'au Jour 2, la consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe était plus faible à $-1,5$ qu'à 3°C (Tukey, Jour 1, $p = 0,004$; Jour 2, $p = 0,004$). Par contre, aucune différence significative de consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe n'a été observée entre les différents stades de croissance des crabes (Tableau 13).

Après un repas d'ophiure, la consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe au Jour 1 d'un crabe de stade II était plus élevée relativement

à sa masse que celle d'un crabe de stade V (Tukey, $p = 0,017$). Par contre, aucune différence significative n'a été observée entre les températures expérimentales (Tableau 13). Au Jour 2, la consommation moyenne d'oxygène par unité de masse de crabe était plus faible à $-1,5$ qu'à 3°C (Tukey, $p = 0,019$) et les crabes de stade II consommaient plus d'oxygène relativement à leur masse que les crabes de stades III, IV et V (Tukey, $p < 0,001$, $p = 0,001$ et $p < 0,0001$, respectivement) (Tableau 13).

3.3 Production d'azote ammoniacal

À l'aide de l'ANOVA à mesures répétées nous avons déterminé qu'il y avait des différences significatives entre les trois mesures de production d'azote ammoniacal d'une même journée sur les mêmes crabes ($F_{[2,624]} = 55,4$; $p < 0,001$) (Figure 14). En incluant la température comme facteur, il y avait toujours des différences significatives entre les trois mesures ($F_{[2,618]} = 56,205$; $p < 0,001$), et des différences significatives s'ajoutaient pour le facteur température ($F_{[3,309]} = 4,387$; $p = 0,005$) et l'interaction entre les températures et les mesures ($F_{[6,618]} = 3,226$; $p < 0,004$).

La première mesure après le début d'une session était toujours beaucoup plus élevée que les autres (Tableau 14), ce qui suggère un effet de stress dû à la manipulation des crabes et à leur transfert dans la bouteille. Ces mesures ont donc été exclues des analyses.

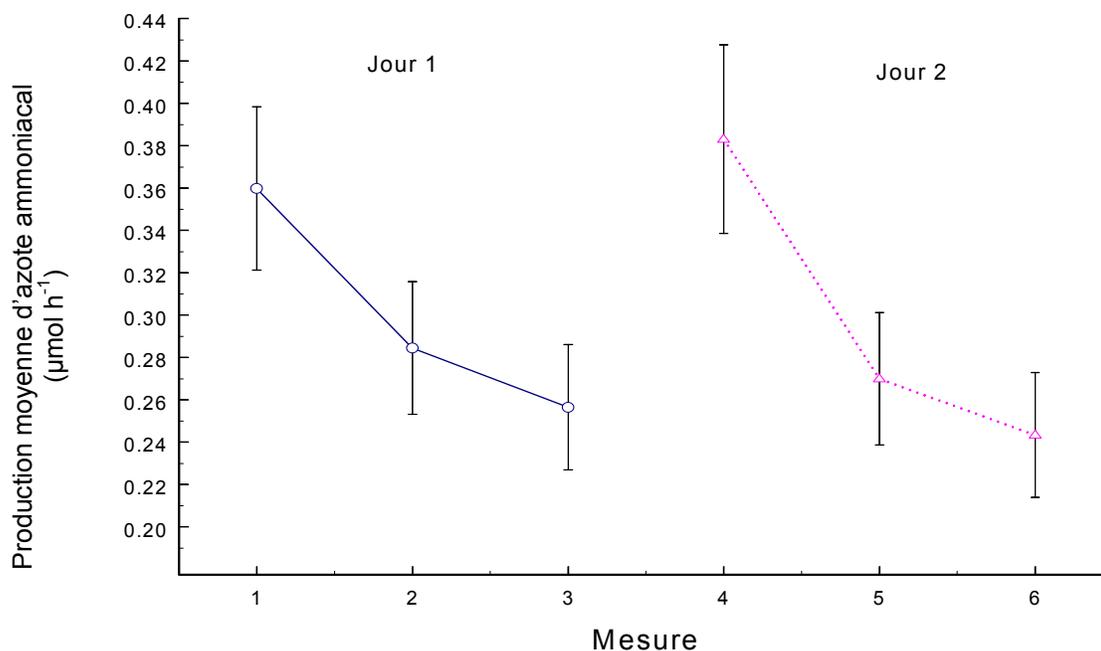


Figure 14 Moyennes des six mesures de production d'azote ammoniacal pour tous les aliments et toutes les températures regroupés (barres d'erreur = erreur type).

Tableau 14 Production moyenne d'azote ammoniacal ($\mu\text{mol h}^{-1}$) par température pour les trois mesures prises sur les crabes suivant un repas en combinant les deux jours de mesures ainsi que les trois aliments ingérés.

Température	Mesure 1	Mesure 2	Mesure 3
-1,5	0,2089	0,1572	0,1498
0	0,4152	0,3524	0,3322
1,5	0,4955	0,3553	0,3133
3	0,3680	0,2470	0,2156

En comparant les mesures 2 et 3 par ANOVA à mesures répétées, des différences significatives ont encore été détectées ($F_{[1,313]} = 9,431$; $p = 0,002$). En incluant la température comme facteur, les différences étaient toujours apparentes (Tableau 15). Conséquemment, nous avons opté pour la méthode conservatrice

en utilisant seulement les données recueillies pendant la troisième mesure de chaque journée d'échantillonnage pour estimer la production d'azote ammoniacal chez des crabes non stressés.

Tableau 15 Résultats de l'ANOVA à mesures répétées effectuée sur les mesures de production d'azote ammoniacal pour tous les aliments en incluant la température comme facteur.

Source de variabilité inter-groupes	Degrés de liberté	F	P
Température	3, 310	4,490	0,004
Source de variabilité intra-groupes	Degrés de liberté	F	P
Mesure	1, 310	9,358	0,001
Mesures*Température	3, 310	0,763	0,515

En comparant la troisième mesure du Jour 1 à celle du Jour 2 par ANOVA à mesures répétées, nous n'avons obtenu aucune différence significative ($F_{[1,157]} = 1,152$; $p = 0,285$). Pour comparer l'effet du type d'aliment ou de la température sur la production d'azote ammoniacal, la moyenne des troisièmes mesures des Jours 1 et 2 a donc été utilisée.

Peu importe l'aliment, la production d'azote ammoniacal augmentait systématiquement avec la masse des crabes (Figures 15 et 16).

Pour chaque température, à l'exception du traitement de température à 0°C, le type d'aliment n'a pas eu d'influence sur la régression de la production d'azote ammoniacal en fonction de la masse des crabes (Tableau 16). À 0°C, il y avait des différences de pentes, et la production a été plus élevée pour les crabes ayant

ingéré de la crevette que pour les crabes ayant reçu un repas d'ophiure (Tukey, $p = 0,021$).

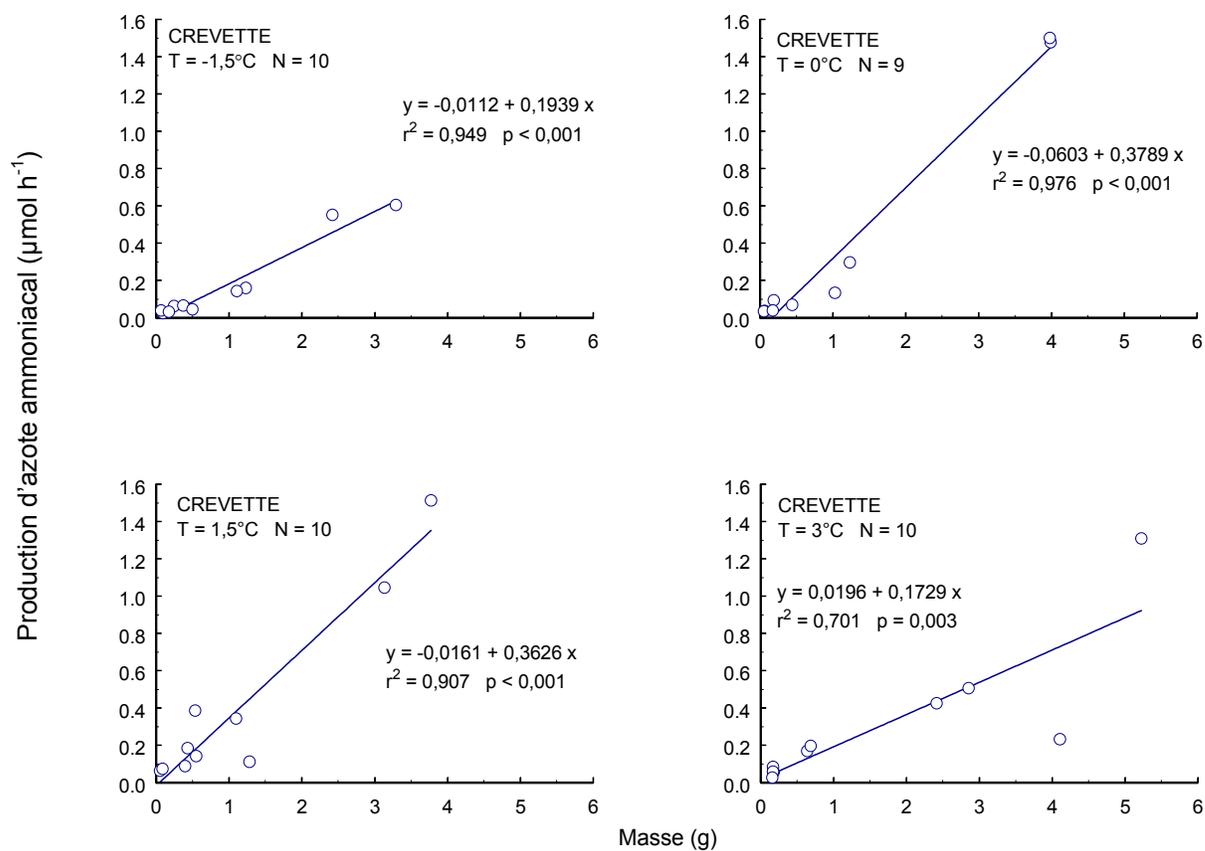


Figure 15 Régressions linéaires de la production d'azote ammoniacal en fonction de la masse des crabes aux températures expérimentales après un repas de crevette.

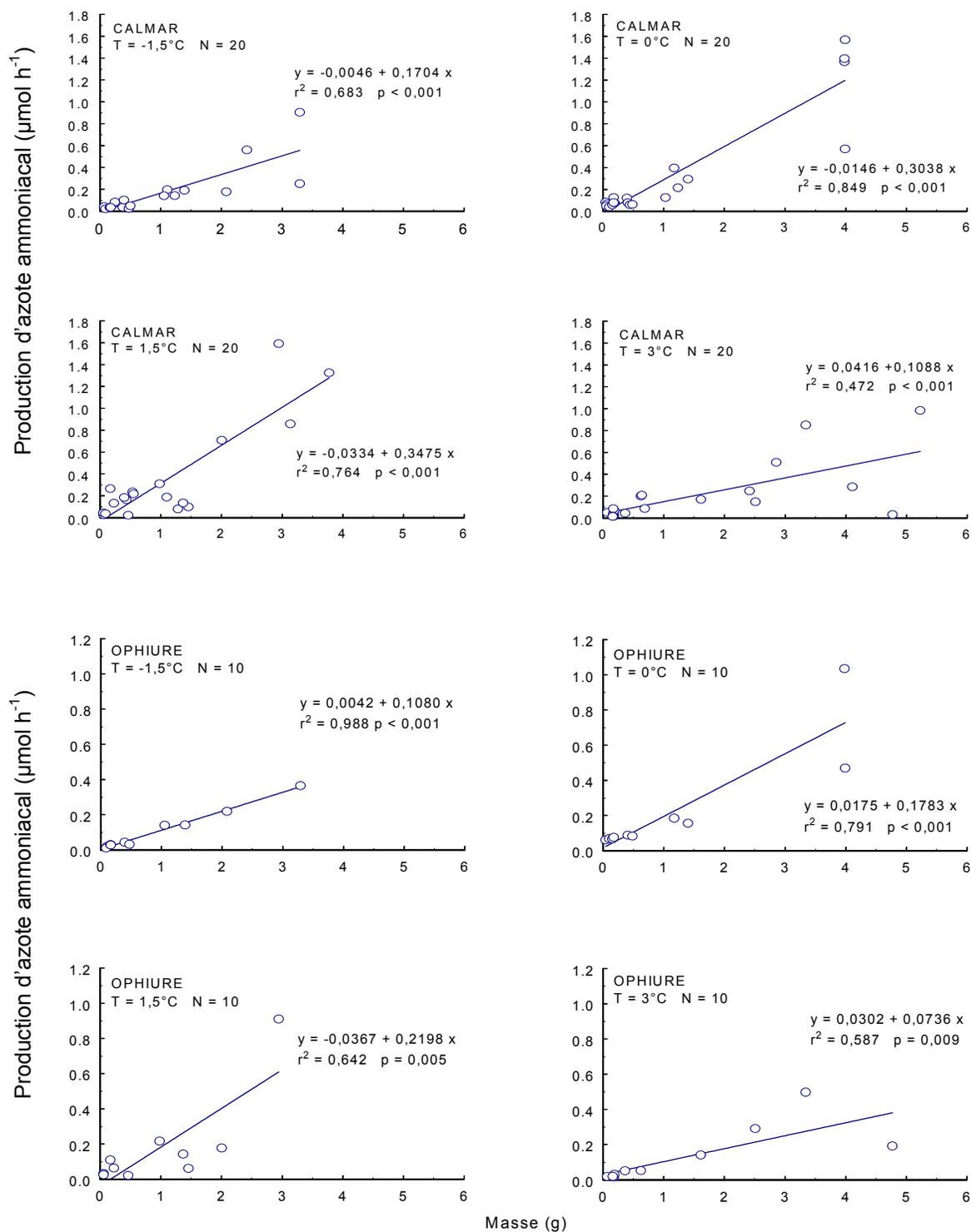


Figure 16 Régressions linéaires de la production d'azote ammoniacal en fonction de la masse des crabes aux températures expérimentales après un repas de calmar ou d'ophiure.

Pour chaque aliment, les pentes entre les différentes températures n'étaient pas parallèles (Tableau 17). La production d'azote ammoniacal des crabes après un repas de crevette était significativement plus faible à $-1,5$ qu'à $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,026$) et plus faible à 3 qu'à $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,029$). Après un repas d'ophiure les crabes ont produit significativement moins d'azote ammoniacal à $-1,5$ qu'à 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,027$ et $p = 0,001$, respectivement). De plus la production d'azote ammoniacal était plus faible à 3 qu'à 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,002$ et $p < 0,0001$, respectivement). La production d'azote ammoniacal après un repas de calmar était significativement plus faible à $-1,5$ qu'à $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,024$) et plus faible à 3 qu'à 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,030$ et $p = 0,007$, respectivement).

Tableau 16 Résultats des ANCOVA sur la production d'azote ammoniacal par individu avec le facteur aliment et la variable concomitante masse des crabes.

Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Degrés de liberté	<u>Comparaison des pentes</u>		Degrés de liberté	<u>Comparaison des ordonnées à l'origine</u>	
		F	p		F	p
-1,5	2, 34	2,339	0,112	2, 36	1,218	0,308
0	2, 33	7,555	0,002			
1,5	2, 34	1,635	0,209	2, 36	1,975	0,154
3	2, 34	2,029	0,147	2, 36	1,318	0,280

Tableau 17 Résultats des ANCOVA sur la production moyenne d'azote ammoniacal par individu avec le facteur température et la variable concomitante masse des crabes.

Aliment	Degrés de liberté	<u>Comparaison des pentes</u>	
		F	p
Chair de crevette	3, 31	10,833	<0,0001
Ophiure	3, 32	4,245	0,012
Calmar	3, 72	13,113	<0,0001

La production d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe avait tendance à baisser alors que la taille des crabes augmentait et ce pour tous les aliments ingérés et à toutes les températures (Figures 17 et 18). En général, la production d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe la plus faible était à $-1,5^{\circ}\text{C}$.

Nous avons déterminé pour les crabes de stades IV et V que ni la température ni le stade de croissance n'avaient un effet significatif sur la production d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe après un repas de crevette (Tableau 18). De plus, l'interaction entre la température et le stade de croissance n'était pas significative (Tableau 18). Les données pour les crabes de stades II, III et VI étaient manquantes à certaines températures.

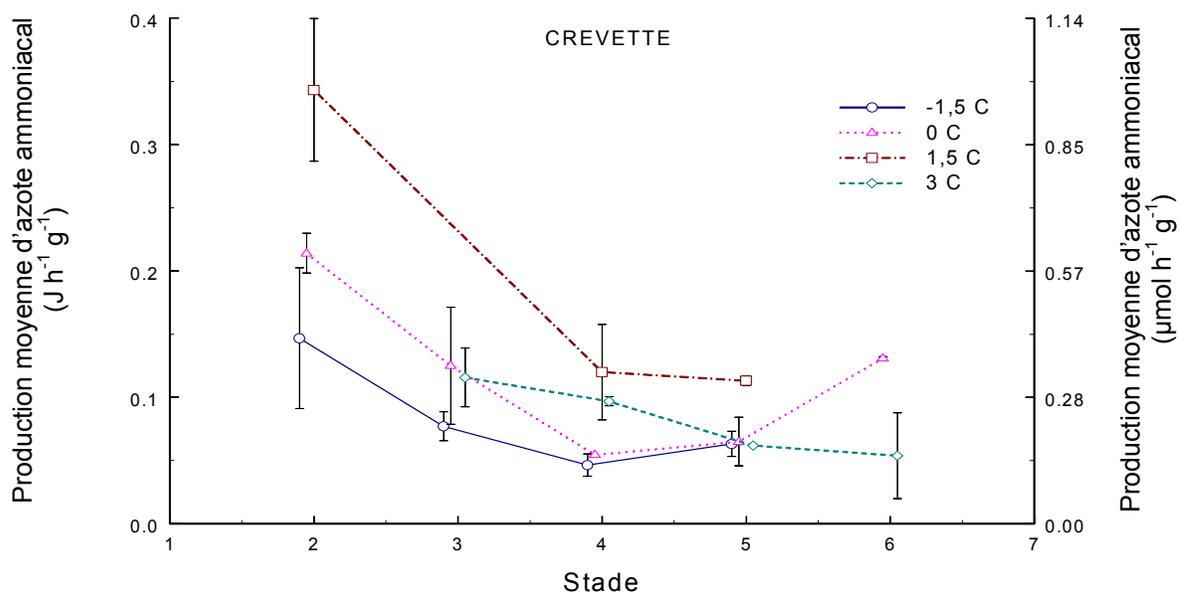


Figure 17 Production moyenne d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe aux températures expérimentales après un repas de crevette (barres d'erreur = erreur type).

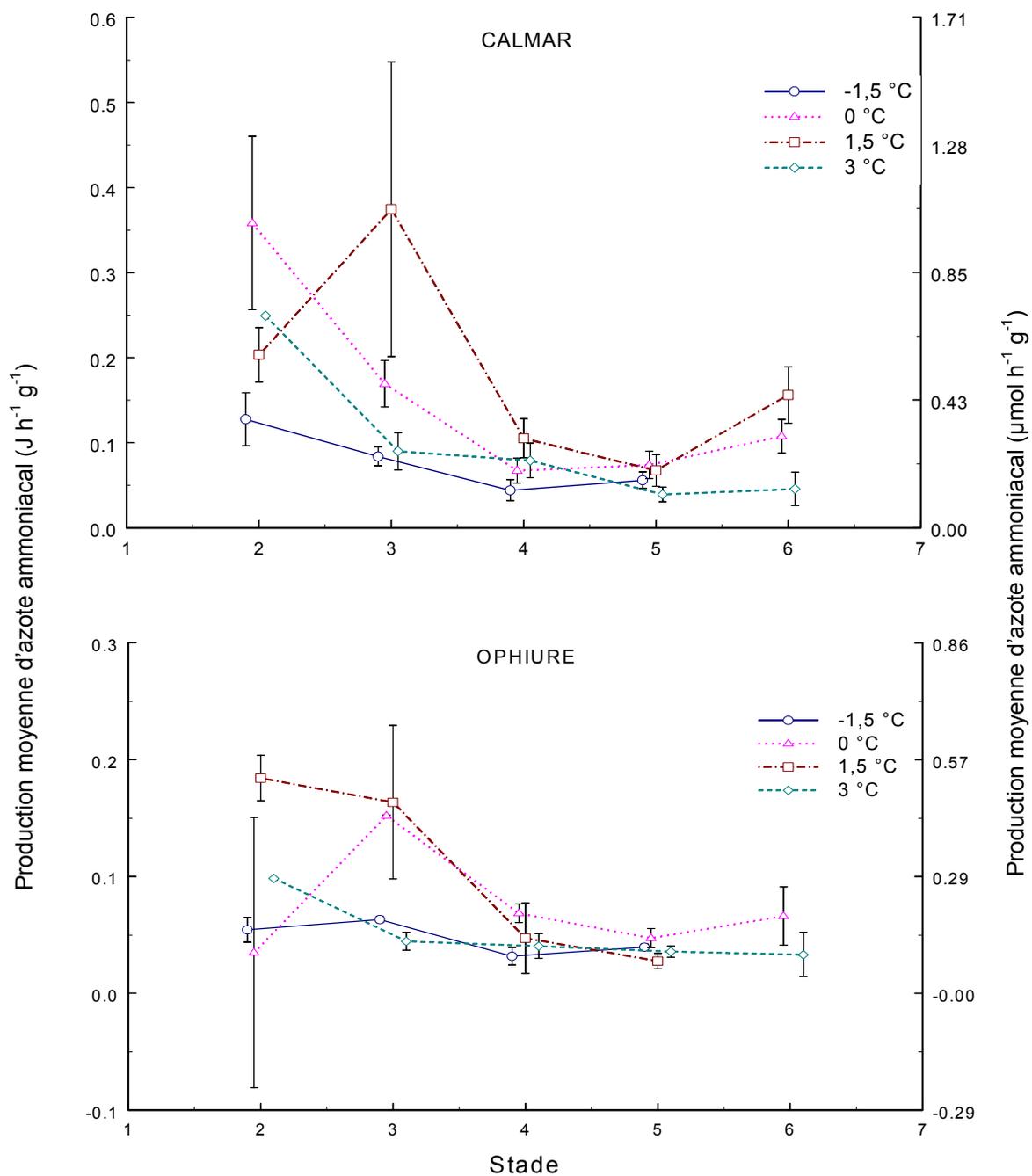


Figure 18 Production moyenne d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe aux températures expérimentales après un repas de calmar ou d'ophiure (barres d'erreur = erreur type).

Après un repas de calmar, l'effet de la température et du stade de croissance étaient significatifs mais l'interaction entre les deux facteurs ne l'était pas pour les crabes de stades II, III, IV et V (Tableau 18). La production d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe était plus faible à $-1,5$ qu'à 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$ (Tukey, $p = 0,018$ et $p = 0,009$, respectivement). De plus, les crabes de stade IV et V produisaient de l'azote ammoniacal à un taux significativement plus faible que les crabes de stade II (Tukey, $p < 0,0001$ et $p < 0,0001$, respectivement) et de stade III (Tukey, $p = 0,002$ et $p < 0,001$, respectivement).

Finalement, après un repas d'ophiure les effets de la température, du stade de croissance et l'interaction étaient tous significatifs pour les crabes de stades II, III, IV et V (Tableau 18). La production d'azote ammoniacal était significativement plus faible à $-1,5$ qu'à 0°C (Tukey, $p < 0,001$) et plus faible à 3 qu'à 0°C (Tukey, $p = 0,003$). De plus, les crabes de stades IV et V avaient une production plus faible relativement à leur masse que les crabes de stade II (Tukey, $p < 0,001$ et $p < 0,0001$, respectivement) et de stade III (Tukey, $p = 0,004$ et $p < 0,001$).

Tableau 18 Résultats des ANOVA à deux facteurs sur la production moyenne d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe.

Aliment	Source	Degrés de liberté	F	P
Crevette	Température	3, 12	2,015	0,166
	Stade	1, 12	0,028	0,871
	Temp. × Stade	3, 12	0,495	0,692
Calmar	Température	3, 54	4,928	0,004
	Stade	3, 54	16,098	< 0,0001
	Temp. × Stade	9, 54	1,307	0,255
Ophiure	Température	3, 19	9,291	0,001
	Stade	3, 19	20,099	< 0,0001
	Temp. × Stade	9, 19	2,666	0,034

3.4 Fèces

La quantité de fèces recueillies pendant 11 semaines est équivalente à approximativement 0,117 et 0,382 J/crabe/semaine pour les crabes de stade IV et ceux de stades V et VI, respectivement. Ces valeurs signifient que l'efficacité de digestion (efficacité de digestion = $100 \text{ (Ingestion - Fèces) / Ingestion}$) est d'environ 99,90 % de la nourriture ingérée en une semaine pour les crabes de stade IV et d'approximativement 99,92 % pour les crabes de stades V et VI. Puisque ces valeurs semblaient trop élevées par rapport aux valeurs rapportées dans la littérature, une valeur constante de 5%, représentant la perte d'énergie par les fèces rapportée par Paul et Fuji (1989), a été utilisée pour les calculs des bilans énergétiques.

3.5 Bilan énergétique

À toutes les températures et à tous les stades, les crabes avaient des bilans énergétiques positifs à l'exception des crabes de stades II et III à 1,5°C pour lesquels nous avons calculé un bilan légèrement négatif ($-0,125$ et $-0,032 \text{ J h}^{-1}$, respectivement) (Figure 19). De plus, l'énergie disponible pour la croissance augmentait avec la masse des crabes (Figure 19). Globalement, il n'y a pas de tendance nette en fonction de la température. La quantité d'énergie disponible pour la croissance des crabes de stade II atteignait son apogée à 3°C, alors que pour les stades III le maximum a été observé à 0°C (Figure 20). On remarque que pour les crabes de stades IV et V les bilans les plus faibles ont été observés à -1,5 et 3°C (Figure 20), les deux bilans les plus élevés étant à 0 et 1,5°C. Les bilans

pour les crabes de stade VI ne sont disponibles que pour trois températures seulement puisque aucun crabe dans le bassin à $-1,5^{\circ}\text{C}$ n'a mué jusqu'à ce stade. C'est à 3°C qu'il y a le moins d'énergie disponible et à 0°C qu'il y en a le plus (Figure 20). La quantité d'énergie disponible pour la croissance par unité de masse de crabe était plus élevée chez les crabes de plus petite taille à toutes les températures expérimentales, à l'exception de $1,5^{\circ}\text{C}$ (Figure 21). L'observation de mues à toutes les températures pendant la durée des expériences corrobore nos bilans énergétiques positifs et indique que les crabes accumulaient assez d'énergie pour croître (voir Annexe 8).

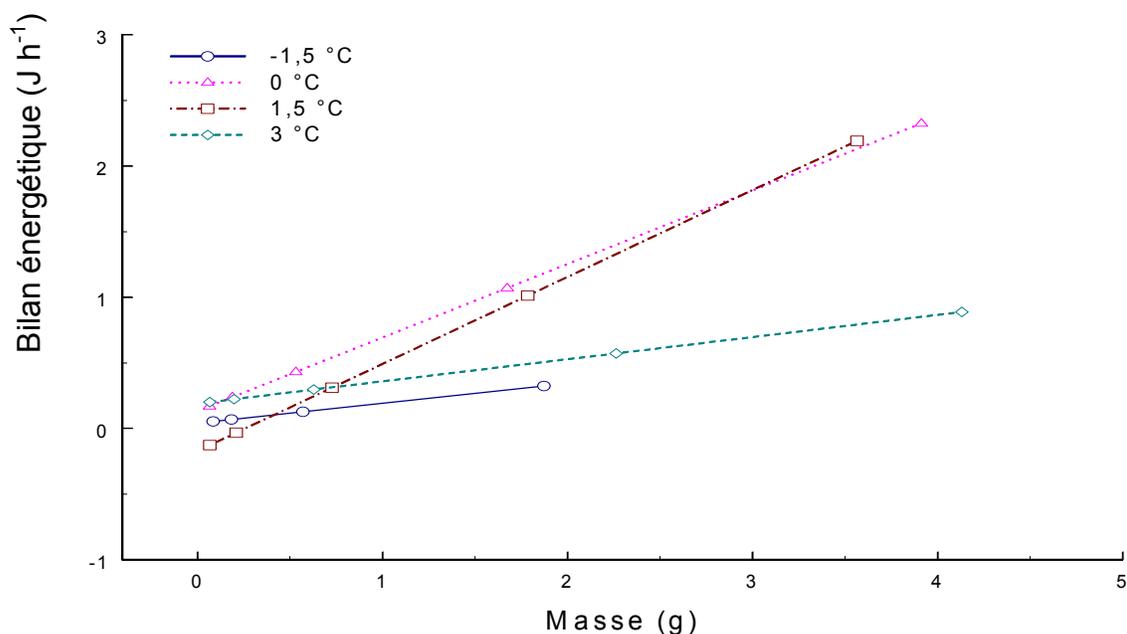


Figure 19 Quantité d'énergie disponible pour la croissance en fonction de la masse des crabes aux températures expérimentales.

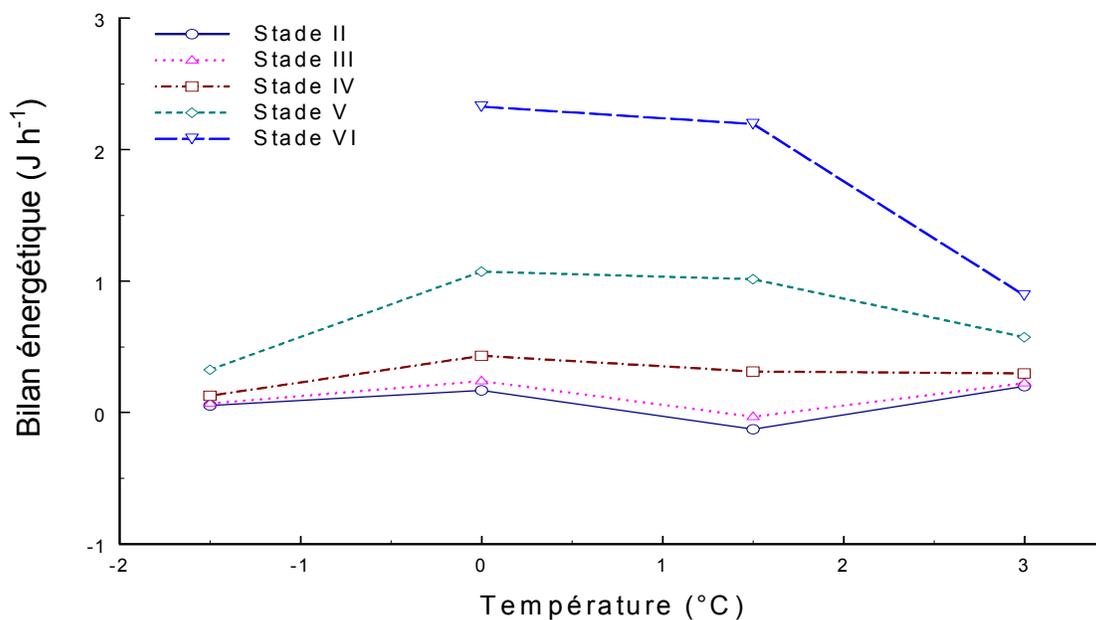


Figure 20 Quantité d'énergie disponible pour la croissance en fonction de la température pour les différents stades de croissance.

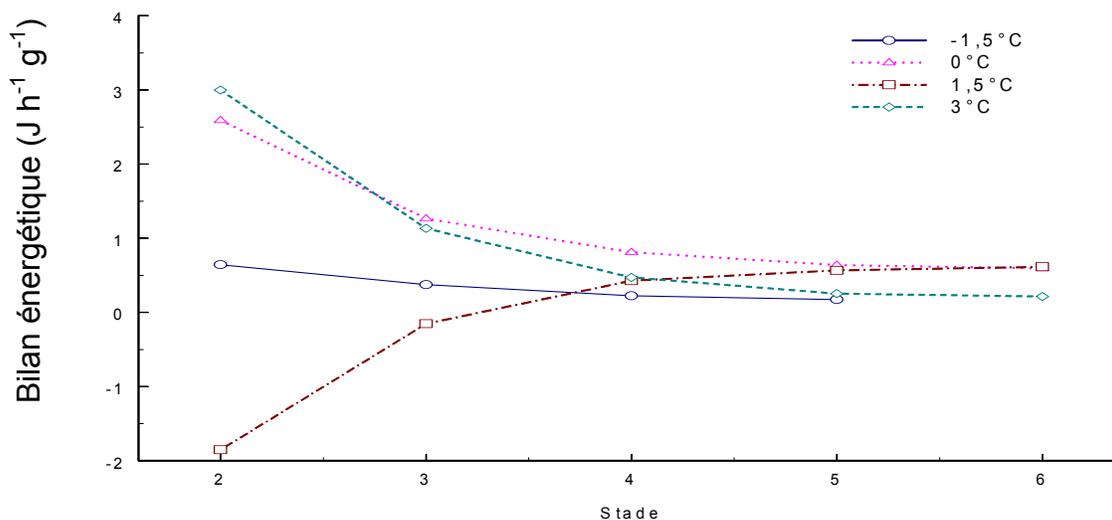


Figure 21 Quantité d'énergie par unité de masse de crabe disponible pour la croissance aux températures expérimentales.

3.6 Mortalités et pourcentage de mues

Pour la durée des expériences, la mortalité totale a varié entre 15,9 et 22,4%, selon la température. La mortalité tendait à être plus élevée aux deux températures extrêmes (Tableau 19), cependant le test du χ^2 n'a démontré aucune différence entre les traitements ($p = 0,758$).

Tableau 19 Tableau de contingence pour la fréquence des mortalités tout au long des expériences à chaque température expérimentale. Les chiffres entre parenthèses représentent le pourcentage à chaque température.

Température	Nombre de crabes vivants	Nombre de mortalités
-1,5	43 (78,2)	12 (21,8)
0	45 (83,3)	9 (16,7)
1,5	37 (84,1)	7 (15,9)
3	52 (77,6)	15 (22,4)

Le pourcentage de mues a varié entre 37,5 et 57,7%, selon la température pendant la durée des expériences (Tableau 20). Nous avons observé un pourcentage de mue plus faible à $-1,5^{\circ}\text{C}$ qu'aux autres températures, cependant les différences entre les traitements n'étaient pas significatives (χ^2 , $p = 0,369$).

Tableau 20 Tableau de contingence pour le pourcentage des mues tout au long des expériences à chaque température expérimentale. Les chiffres entre parenthèses représentent le pourcentage de mue à chaque température.

Température	Nombre de crabes n'ayant jamais mué	Nombre de crabes ayant mué une fois
-1,5	20 (62,5)	12 (37,5)
0	13 (43,3)	17 (56,7)
1,5	13 (50)	13 (50)
3	11 (42,3)	15 (57,7)

4.0 DISCUSSION

L'hypothèse de départ a été vérifiée, à savoir que le bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges était positif aux températures retrouvées dans leur milieu naturel. Les seuls bilans énergétiques estimés jusqu'à maintenant pour *Chionoecetes opilio* ont été déterminés sur des crabes de plus de 10 g à -1°C (Thompson et Hawryluk 1989) ou sur des mâles adultes à des températures supérieures à 0°C (Foyle *et al.* 1989). Les résultats de l'étude de Thompson et Hawryluk extrapolés aux juvéniles de stades II à VI suggèrent que ces petits crabes auraient un bilan négatif à -1°C . Nos résultats n'appuient pas cette extrapolation.

Nos données démontrent que la quantité d'énergie disponible pour la croissance augmente avec la masse des crabes pour la fourchette de températures de $-1,5$ à 3°C . Par contre, la quantité d'énergie, par unité de masse de crabe, disponible pour la croissance est plus élevée chez les petits crabes que chez les crabes de plus grande taille à toutes les températures expérimentales, à l'exception de $1,5^{\circ}\text{C}$. Nos données démontrent également que la quantité d'énergie totale disponible pour la croissance est dépendante de la température chez les crabes de plus grande taille (stades V et VI). Un tel effet n'a pas été démontré pour les plus petits crabes (stades II, III et IV), avec les techniques utilisées. Finalement, nos résultats suggèrent que $-1,5$ et 3°C ne sont pas des températures optimales pour la croissance des juvéniles du crabe des neiges

puisque les quantités d'énergie disponible pour la croissance sont plus faibles qu'à 0 et 1,5°C.

Les bilans énergétiques estimés pour les juvéniles du crabe des neiges seront abordés en examinant chaque variable mesurée individuellement : ingestion de nourriture (section 4.1), consommation d'oxygène (section 4.2), production d'ammoniaque (section 4.3) et production de fèces (section 4.4). Finalement, nous discuterons des bilans énergétiques (section 4.5) estimés pour les crabes de stade II à VI pour chaque température expérimentale.

4.1 Alimentation

4.1.1 Essais de différentes méthodes d'alimentation

La première méthode de nourrissage que nous avons essayée consistait à préparer des portions pré-pesées de nourriture fraîche ou décongelée et de les offrir aux crabes le temps qu'ils s'alimentent, pour ensuite récupérer les portions non-ingérées et les peser à nouveau. Cet essai préliminaire nous a permis de constater l'effet de l'immersion dans l'eau sur la nourriture. Une méthode alternative a été de préparer des portions de nourriture fraîche, de les faire sécher et de les peser avant de les offrir aux crabes. Les portions restantes après la période d'alimentation étaient récupérées, séchées à nouveau puis pesées. L'inconvénient de cette méthode était que les morceaux de nourriture séchée flottaient à la surface de l'eau et que les crabes de stades II à IV étaient incapables de les atteindre. Nous avons donc dû utiliser de la nourriture décongelée et évaluer

l'impact de l'immersion pour mesurer la quantité ingérée. Cette solution n'était pas parfaite, surtout qu'en appliquant le facteur de correction nous avons obtenu à quelques reprises, comme Kondzela et Shirley (1993), des valeurs d'ingestion négatives.

Dans l'étude de Thompson et Hawryluk (1989), les crabes ont été nourris avec des portions pré-pesées de moules fraîches. À la fin de la période d'alimentation, les restants de moules étaient éponnés pour enlever l'excédent d'eau. Si l'immersion dans l'eau salée a le même effet sur les moules que sur la chair de crevette et le calmar, les moules se sont probablement imbibées d'eau. Les auteurs ne mentionnent à aucun moment s'ils ont essayé de corriger cet effet d'immersion. Conséquemment, ils ont probablement sous-estimé la quantité de nourriture ingérée, ce qui a pu contribuer à la détermination de bilans négatifs pour les crabes de 10 à 200 g.

4.1.2 Ingestion de nourriture en fonction de la masse des crabes

Pour la chair de crevette et la chair de calmar, la quantité ingérée augmentait avec la masse des crabes (Figure 6). Thompson et Hawryluk (1989) ont obtenu des résultats identiques avec des crabes des neiges beaucoup plus gros. Les mêmes tendances ont été obtenues dans une étude sur les larves et juvéniles du homard, *Homarus americanus* (Logan et Epifanio 1978) et sur les juvéniles du crabe vert, *Carcinus maenas* (Klein Breteler 1975a). Par contre, une étude effectuée sur des juvéniles du crabe dormeur, *Cancer magister*, a démontré qu'il n'y avait aucune relation entre la masse des crabes et l'ingestion de nourriture

(Kondzela et Shirley 1993). Les auteurs suggèrent que l'absence d'un effet de taille dans leur étude est due à l'étendue réduite des tailles utilisées (masses variant de 50 à 350 g). Cependant, la gamme de taille utilisée dans leur étude est en fait assez étendue, bien que moindre que celle utilisée dans notre étude (0.03 à 7.75 g). L'absence de lien entre l'ingestion et la taille est donc surprenante. Par contre, ces auteurs ont convenu qu'il puisse exister des différences de taux d'ingestion et de quantité de nourriture ingérée entre de petits et de gros crabes.

En utilisant l'équation de Thompson et Hawryluk (1989, p. 288) pour prédire l'ingestion de nourriture de crabes de la taille de nos plus gros crabes (1,87 g) à $-1,5^{\circ}\text{C}$, on obtient une ingestion de $0,002 \text{ g jour}^{-1}$ de chair de moule, ce qui est six fois moins que les $0,013 \text{ g jour}^{-1}$ de chair de crevette et trois fois moins que les $0,006 \text{ g jour}^{-1}$ de chair de calmar mesurés dans notre étude. L'ingestion plus élevée dans notre étude était possiblement causée par la variété des aliments offerts ou simplement par une préférence alimentaire pour les crustacés et le calmar en comparaison avec les moules. Il est aussi possible que le taux d'ingestion ait été sous-estimé par ces auteurs (voir 4.1.1).

Dans l'étude de Logan et Epifanio (1978), les valeurs d'ingestion de nourriture par des homards juvéniles de masse semblable à nos crabes de stade III, surpassent l'ingestion enregistrée dans la présente étude, probablement parce que la température d'élevage des homards était plus élevée (22°C). Les températures plus chaudes augmentent généralement le métabolisme et le taux d'ingestion (Hochachka et Somero 1984). Cependant, une autre explication d'un

taux d'ingestion plus faible dans la présente étude est que la capacité d'ingestion peut être une fonction de l'anatomie de l'espèce. Le crabe des neiges possède un estomac avec des structures rigides qui contraignent le volume de nourriture qu'il peut ingérer. Par comparaison, le homard a également un estomac avec des structures rigides, mais celles-ci contraignent moins l'estomac du homard ce qui permet une élasticité plus grande (Ruppert et Barnes 1994). Par conséquent le volume de nourriture qu'un homard peut ingérer est plus grand que celui d'un crabe des neiges à taille égale. Un autre exemple du rôle que joue l'anatomie dans la capacité d'ingestion est fourni par les amphipodes lysianassidés. Certains lysianassidés ont une énorme capacité d'ingestion puisque leur estomac peut se distendre jusqu'à ce qu'il remplisse entièrement la cavité thoracique et abdominale (Sainte-Marie 1992). Une étude sur la quantité de nourriture ingérée par le lysianassidé *Anonyx sarsi* démontre qu'un mâle à 2°C peut ingérer 9,1 mg de nourriture en un repas (Sainte-Marie 1987). Cette quantité représente 10 fois la quantité de calmar ingérée par un crabe de stade II à 1,5°C et trois fois la quantité ingérée par un crabe de stade III à la même température que celle utilisée dans notre étude, et ceci pour un organisme de masse semblable ou inférieure à un crabe de stade II.

La relation entre l'ingestion de nourriture et la masse d'un organisme est habituellement une relation allométrique avec une pente d'environ 0,75 (Eckert *et al.* 1988). En transformant nos données à leur logarithme, les pentes étaient autour de 0,75 pour chaque aliment à chaque température. Cependant, cette transformation n'améliorait pas le coefficient de détermination (r^2) des régressions,

ou le réduisait légèrement, probablement parce que la gamme de tailles utilisée était restreinte. Nous avons gardé les relations avec les meilleurs r^2 , qui étaient linéaires. Ceci s'applique aussi aux données de consommation d'oxygène et d'excrétion d'ammoniaque.

4.1.3 Ingestion de nourriture selon les aliments disponibles et les préférences des crabes

L'ingestion quasiment nulle de cuticule de crevette et d'ophiure notée à toutes les températures expérimentales (Figure 5) pourrait refléter un effet de la fréquence de nourrissage ainsi qu'une préférence alimentaire. En effet, la quantité de nourriture ingérée et le taux d'ingestion peuvent être affectés par le type d'aliment disponible et la fréquence de nourrissage (Bordner et Conklin 1981). Lovrich et Sainte-Marie (1997) ont déterminé que de toutes les proies disponibles dans l'habitat naturel de crabes des neiges de taille inférieure à 15 mm, seulement 10% étaient des échinodermes, surtout des ophiures. Le reste était constitué de crustacés (environ 70%) et d'annélides (environ 6%). Les ophiures, principalement constituées de calcaire, et la cuticule de crevette, constituée de chitine (Ruppert et Barnes 1994), n'ont pas une valeur énergétique très élevée (voir Annexe 1). Ces aliments pourraient donc constituer des proies que le crabe évite au profit de proies plus riches, quand ces dernières sont disponibles.

Les crabes dans l'étude de Thompson et Hawryluk (1989) étaient nourris aux deux jours, ce qui est comparable à la fréquence que nous avons utilisée, à l'exception du délai de trois jours entre le repas du vendredi et celui du lundi.

Cependant, comme nos crabes ne mangeaient pas des quantités perceptibles d'ophiure, ceci équivaut finalement à deux repas par semaine. Il est donc possible que la fréquence à laquelle la chair de crevette et le calmar étaient offerts était assez élevée, par rapport au taux de digestion du crabe des neiges à ces températures, que les crabes ne s'attardaient pas à manger une nourriture non préférée. Lovrich et Sainte-Marie (1997) ont déterminé que 48 heures après l'ingestion d'un repas, des crabes adultes maintenus à des températures variant entre 0 et 4,5°C, avaient encore l'estomac à moitié plein. Ceci est peut-être aussi vrai chez les juvéniles.

Il demeure que l'ophiure se retrouve partout dans l'habitat naturel des juvéniles du crabe des neiges et on en retrouve également dans leur estomac (Lovrich et Sainte-Marie 1997). Même si l'ophiure n'est pas une nourriture préférée, les crabes en mangent, possiblement pour répondre à un besoin métabolique, ou parce que des proies plus préférées ne sont pas assez disponibles. Nos résultats démontrent toutefois que quelques crabes en ingéraient probablement (Figure 5) mais qu'en général, s'il y avait ingestion, celle-ci était en deçà des limites de résolution de la méthodologie employée. Donc, nous pouvons présumer que les crabes ont une préférence pour les aliments riches en protéines et lipides avec une haute teneur en énergie afin de répondre à leurs besoins énergétiques.

4.1.4 Effet de la température et du stade de croissance sur l'ingestion de nourriture

L'ingestion de chair de crevette était la plus faible aux températures les plus froides (Figure 6). Foyle *et al.* (1989) ont observé des valeurs d'ingestion considérablement plus faibles à 0°C qu'aux autres températures expérimentales, qui s'étalaient de 0 à 18°C, chez les crabes des neiges mâles adultes. La même tendance a été observée par Kondzela et Shirley (1993) chez le crabe dormeur à des températures expérimentales s'étalant de 0 à 20°C. De plus, ces auteurs ont obtenu des valeurs d'ingestion presque nulles à 0°C. Cependant, le crabe dormeur est une espèce d'eau tempérée tandis que le crabe des neiges est une espèce arctique-boréale, donc une ingestion, quoi que faible, à -1,5°C pour ce dernier n'est pas surprenante.

La diminution de l'ingestion de chair de crevette notée à 3°C pourrait refléter une contrainte physiologique associée à la faible variation thermique observée dans les strates exploitées par les crabes juvéniles, en milieu naturel. En effet, Foyle *et al.* (1989) ont observé que l'ingestion était proportionnelle à la température jusqu'à 6°C puis qu'elle diminuait aux températures plus élevées avec un arrêt d'ingestion à des températures supérieures à 12°C. L'augmentation de l'ingestion observée entre 0 et 6°C est facilement expliquée par la relation entre le métabolisme et la température. Une des conséquences de l'augmentation de température est une accélération des réactions chimiques (Hochachka et Somero 1984; Eckert *et al.* 1988), incluant celles impliquées dans la digestion. Selon Foyle *et al.* (1989), les raisons pour lesquelles l'ingestion et la digestion sont aussi

sensibles à la température ne sont pas claires. Néanmoins, ils suggèrent que la baisse d'ingestion aux températures plus élevées est peut-être causée par l'inefficacité des enzymes digestives. À des températures plus élevées, l'assimilation des nutriments pourrait devenir moins efficace. Par contre, la baisse d'ingestion observée à 3°C dans la présente étude, alors que l'ingestion continuait d'augmenter jusqu'à 6°C chez les adultes dans l'étude de Foyle *et al.* (1989), pourrait refléter une plus grande sténothermie chez les juvéniles que chez les adultes. Chez les mâles adultes du crabe des neiges, la température létale se situe autour de 12 à 18°C selon la durée d'exposition et la salinité (McLeese 1968; Foyle *et al.* 1989; Hardy *et al.* 1994). La température létale chez les juvéniles du crabe des neiges est inconnue; une étude sur leur température létale pourrait peut-être éclaircir cette diminution d'ingestion à 3°C. Mais dans les faits, on ne trouve pas en nature de juvéniles sur des fonds à 3 ou 4°C alors que les adultes se retrouvent jusqu'à 7 ou 8°C, ce qui permet de supposer que le métabolisme des juvéniles n'est pas adapté à des températures de 3 ou 4°C.

L'absence d'une différence d'ingestion de chair de calmar entre les traitements de température (Tableau 4) peut être expliquée par le fait que le calmar n'est pas une nourriture préférée des juvéniles du crabe des neiges. Dans notre étude, les crabes ont systématiquement reçu de la crevette en début de semaine, suivi par de l'ophiure et du calmar en toute fin. En supposant que les crabes se nourrissent jusqu'à satiété en présence d'une nourriture préférée, comme la crevette, on suppose que lorsqu'une nourriture non préférée, tel le calmar ou l'ophiure, leur est présentée les crabes n'en ingèrent qu'une petite

quantité. De plus, puisque le calmar est une nourriture plus dense que la crevette, à volume ingéré égal, la masse de calmar serait plus grande que celle de crevette. Dans nos résultats, la masse de calmar ingérée était toujours plus petite que celle de la crevette ce qui signifie clairement que les crabes n'ingéraient pas de calmar à satiété.

L'absence d'un effet de la température sur l'ingestion par unité de masse de crabe (Tableau 6) signifie qu'à toutes les températures, les crabes mangeaient la même quantité de nourriture, par gramme de masse corporelle. Par contre, à certaines températures, les crabes étaient plus gros à stade de croissance égal (voir Annexe 7). Si les crabes ingéraient tous environ la même quantité de nourriture par unité de masse de crabe, ceci signifie que les crabes de plus grande taille ingéraient plus de nourriture que les plus petits crabes.

L'absence d'un effet du stade de croissance sur l'ingestion par unité de masse de crabe, bien que les différences étaient marginalement non significatives, pourrait refléter la gamme restreinte de tailles utilisées dans notre étude ou le fait que les périodes d'alimentation étaient limitées à trois par semaine. De plus, la majorité des petits organismes ont un métabolisme plus élevé par unité de masse corporelle que ce qui est observé chez des organismes plus gros, et doivent donc manger plus pour satisfaire leurs besoins métaboliques (Aldrich 1974).

4.1.5 « Gaspillage » de nourriture lors de l'alimentation

0

Comme le crabe des neiges déchiquète sa nourriture en mangeant, de petites particules pouvaient facilement se défaire du bloc principal de nourriture et être perdues par lessivage. Les bilans énergétiques ne tenant pas compte du « gaspillage » de nourriture pourraient surestimer la quantité de nourriture ingérée par les organismes. Nous n'avons pas réussi à mesurer la quantité de nourriture ainsi perdue dans cette étude. Paul et Fuji (1989) ont évalué les pertes à 6% pour des individus de 5 à 175 g d'une espèce très similaire, *Chionoecetes bairdi*. Dagg (1974) a déterminé que chez l'amphipode *Calliopius laeviusculus*, la quantité de nourriture perdue était inversement proportionnelle à la taille du prédateur, et qu'elle était influencée par le comportement alimentaire de ce dernier, le temps nécessaire pour ingérer la nourriture, la taille de la portion de nourriture relativement à la taille du prédateur, la concentration de nourriture disponible et l'appétit du prédateur. La quantité minimale de nourriture perdue s'élevait à 25% pour *C. laeviusculus*. Klein Breteler (1975a) a estimé cette quantité à un peu plus de 50% pour le crabe vert. Puisque *C. bairdi* est l'espèce la plus rapprochée de *C. opilio*, nous avons utilisé la valeur obtenue par Paul et Fuji (1989) dans le calcul du bilan énergétique, même si les tailles des crabes étaient différentes.

4.2 Consommation d'oxygène

Nos résultats de production d'ammoniaque (c.-à-d., différences entre les mesures d'une même session) suggèrent que nos mesures de consommation d'oxygène aient pu être influencées à la hausse par une période de stress en début de période expérimentale, mais cet effet aurait été présent pour toutes les tailles de crabe, et toutes les températures, et fait partie de l'erreur expérimentale dans nos données

Le métabolisme chez les organismes implique la libération chimique de l'énergie et peut s'effectuer en la présence (aérobie) ou l'absence (anaérobie) d'oxygène. La consommation d'oxygène en métabolisme aérobie est proportionnelle à la chaleur produite pendant la libération de l'énergie. Donc, la consommation d'oxygène est une excellente mesure de l'énergie utilisée pour le métabolisme d'un organisme, car la plupart des organismes n'utilisent le métabolisme anaérobie que rarement et que pour de courtes périodes de temps (Zoutendyk 1989).

4.2.1 Consommation d'oxygène en fonction de la masse des crabes

La consommation totale d'oxygène est proportionnelle à la masse des organismes étudiés (Tableau 9 et Figure 9, McMahon et Wilkens 1983). Ce phénomène physiologique est bien connu et a été démontré chez plusieurs espèces de crustacés dont le crabe vert (Klein Breteler 1975b), le crabe des neiges (Foyle *et al.* 1989; Thompson et Hawryluk 1989), l'amphipode *Talitrus*

saltator (Spicer *et al.* 1994), des décapodes benthiques d'eau profonde (Company et Sardà 1998), le crabe dormeur (Brown et Terwilliger 1999), trois espèces de crabes infratidaux *Necora puber*, *Cancer pagarus*, *Maja squinado* (Watt *et al.* 1999), et la langouste *Jasus edwardsii* (Crear et Forteath 2000).

Dans notre étude, de simples régressions linéaires entre le métabolisme et la masse des crabes expliquaient autant, et parfois plus, de variance que des régressions allométriques (Tableau 9). Selon Zeuthen (1953), en règle générale chez les organismes poïkilothermes, la pente de la consommation d'oxygène en fonction de la masse n'est pas très prononcée pour des organismes de petite taille tandis que pour des organismes plus gros la pente est beaucoup plus importante. Dans la présente étude, la transformation de nos résultats à leur logarithme (pentes variant entre 0,702 et 1,014) n'a pas amélioré le coefficient de détermination (r^2).

4.2.2 Effet de la température et du stade de croissance sur la consommation d'oxygène

L'effet prononcé de la température sur la consommation d'oxygène, par unité de masse de crabe, observée dans la présente étude (Tableau 13) reflète l'importance de ce facteur sur le métabolisme. En effet, la température est une des variables qui influence le plus le métabolisme chez les poïkilothermes (Winget 1969; Leffler 1972; Aldrich 1975; Crisp 1984; Bayne *et al.* 1985; Foyle *et al.* 1989; Brown et Terwilliger 1999; Carvalho et Phan 1997; Watt *et al.* 1999; Whiteley *et al.* 1997; Crear et Forteath 2000) et donc, la consommation d'oxygène est

directement proportionnelle à la température. Ce phénomène est lié aux taux de réactions chimiques et enzymatiques (Hochachka et Somero 1984; Eckert *et al.* 1988). Il n'est donc pas surprenant que la consommation d'oxygène ait été significativement plus faible à $-1,5$ qu'à 3°C , même avec un si petit écart de température. Par contre, l'absence d'un effet de la température pour les mesures du Jour 1 suivant un repas d'ophiure est probablement à cause du fait qu'il n'y avait aucune digestion puisque les crabes, en général, n'ingéraient pas d'ophiure. Conséquemment, nous comparons des valeurs plus petites et plus près du métabolisme basal donc, toute différence due à la température est aussi plus petite.

La baisse de consommation d'oxygène, par unité de masse de crabe, en fonction du stade de croissance après un repas de crevette démontre que lorsqu'un organisme croît et change de stade de croissance, plusieurs changements physiologiques prennent place (Capuzzo et Lancaster 1979a; Capuzzo et Lancaster 1979b; Alcaraz et Sardà 1981; Chang 1995; Brown et Terwilliger 1999). De plus, chez le juvénile du crabe des neiges, lorsqu'un individu croît, il se déplace, change de régime alimentaire et subit une croissance somatique (Lovrich *et al.* 1995; Lovrich et Sainte-Marie 1997). Selon Watt *et al.* (1999) la consommation d'oxygène est régulée pour concorder avec les demandes en oxygène de l'organisme, des demandes qui peuvent varier selon des différences intra-spécifiques au niveau des activités, du comportement et du mode de vie. Le fait que le calmar n'était pas la nourriture préférée des crabes dans la présente étude peut expliquer l'absence d'un effet du stade de croissance sur la

consommation d'oxygène par unité de masse de crabe pour les crabes ayant ingéré du calmar. La digestion était peut-être trop faible pour qu'une différence ne soit détectée.

La baisse de consommation par unité de masse de crabe en fonction du stade de croissance observée dans notre étude est conforme à la règle générale d'une consommation d'oxygène standardisée qui est inversement proportionnelle à la taille des organismes (Zeuthen 1953; Nelson *et al.* 1977b; Capuzzo et Lancaster 1979a; Capuzzo et Lancaster 1979b; Gutermuth et Armstrong 1989; Kurmaly *et al.* 1989; Zoutendyk 1989; Spicer *et al.* 1994; Brown et Terwilliger 1999). Cette baisse de consommation correspondrait à une augmentation relative des tissus ne consommant pas d'oxygène (Wallace 1973; Shumway 1978) comme, par exemple, la plus grande proportion de la masse de la cuticule par rapport à la masse totale des crabes (Capuzzo et Lancaster 1979b). La respiration élevée chez les plus petits crabes serait aussi due, en partie, à leur besoin d'accélérer l'approvisionnement et la transformation de la nourriture pour assurer une croissance rapide jusqu'à l'obtention d'une taille les protégeant du cannibalisme (Stevens *et al.* 1982; Armstrong *et al.* 1994; Lovrich et Sainte-Marie 1997) et de la prédation (Gutermuth et Armstrong 1989).

4.2.3 Effet des aliments ingérés sur la consommation d'oxygène

Chez les crustacés, la première étape du processus de digestion débute environ une à deux heures après l'ingestion de nourriture (Legeay et Massabuau 1999). Les études antérieures démontrent toutes une augmentation de

consommation d'oxygène en fonction du métabolisme pré-prandial (McLeese et Watson 1968; Aldrich 1975; Foyle *et al.* 1989; Paul et Fuji 1989; Legeay et Massabuau 1999; Crear et Forteath 2000). L'augmentation du métabolisme postprandial est associée à l'énergie nécessaire pour le transport de la nourriture dans le tube digestif, la digestion de cette nourriture et les processus métaboliques reliés à l'absorption et post-absorption des éléments nutritifs (Crear et Forteath 2000).

Dans notre étude, pour chaque aliment et chaque température les pentes de consommation d'oxygène ne différaient pas significativement entre le Jour 1 et le Jour 2 (Tableau 10). Par contre, l'ANOVA à mesures répétées révèle une différence significative de consommation d'oxygène entre le Jour 1 et le Jour 2 (Tableau 8). La sensibilité accrue de cette analyse est probablement liée au fait que chaque crabe devient son propre témoin. Par ailleurs, la consommation d'oxygène n'a pas été mesurée assez longtemps après un repas pour déterminer combien de temps le métabolisme demeure élevé à ces températures. Il est probable que la digestion soit très lente à des températures aussi froides, ce qui réduirait la différence de métabolisme entre le Jour 1 et le Jour 2 après un repas.

Généralement la consommation d'oxygène postprandiale est affectée par le type d'aliment ingéré. Nelson *et al.* (1977a et b) ont réalisé une étude sur des crevettes juvéniles, *Macrobrachium rosenbergii*. Leur expérience consistait à offrir différents types d'aliments aux crevettes et à mesurer la consommation d'oxygène postprandiale afin de déterminer si le niveau trophique auquel les crevettes se

trouvaient pouvait affecter leur métabolisme. Le métabolisme des crevettes après un repas d'origine animale (vers tubificidés) augmentait de 40% comparativement à celui de crevettes non-alimentées. Après un repas d'algues filamenteuses (*Cladophora* sp.), cette augmentation était plutôt de 7%, alors qu'elle était de 20% après un repas de moulée commerciale (Purina^{MD}). Conséquemment, ils ont conclu que les dépenses énergétiques pour le métabolisme postprandial étaient influencées par le type de nourriture ingérée.

Nous nous attendions à voir la même influence du type d'aliment sur le métabolisme postprandial de nos crabes, surtout au niveau d'une différence entre la consommation d'oxygène après un repas d'ophiure et celle après un repas soit de chair de crevette ou de calmar, mais ce ne fut pas le cas. Capuzzo *et al.* (1979) ont mesuré la consommation d'oxygène du homard, après des repas de nourriture à base de crevette avec des teneurs différentes en protéines et en glucides. Cependant, ces différents types d'aliments n'ont pas eu d'effet sur la consommation d'oxygène des homards, comme dans notre étude. Il se peut donc que ces différences soient minimes et difficiles à détecter. On s'attendait aussi à ce que la consommation d'oxygène après un repas d'ophiure soit beaucoup plus faible parce que les crabes n'ingéraient pas d'ophiure. Par contre, la possibilité demeure que les crabes ne soient jamais revenus à un niveau pré-prandial si la digestion est lente à ces températures. Il est donc possible que les mesures aient été faites avec des repas mixtes et que même suivant un repas d'ophiure durant lequel les crabes n'ingéraient rien, la digestion du repas précédent n'était pas terminée.

Nos résultats de production d'ammoniaque (c.-à-d. différences entre les mesures d'une même session) suggèrent que nos mesures de consommation d'oxygène aient pu, elles aussi, être influencées à la hausse par une période de stress en début de période expérimentale. Cet effet aurait été présent pour toutes les tailles de crabe, et toutes les températures, et fait partie de l'erreur expérimentale dans nos données. Il aurait eu pour principal effet d'augmenter les dépenses énergétiques des crabes dans nos calculs. Comme nous avons obtenu des bilans positifs (avec deux exceptions), une technique de mesure nous ayant permis d'assurer que le stress n'augmentait pas la consommation d'oxygène aurait augmenté notre estimation de l'énergie disponible pour la croissance. Un autre effet d'un effet de stress, si présent, pourrait être de rendre notre technique moins sensible (rapport signal:bruit plus faible), ce qui pourrait nous avoir empêché de détecter des effets de type d'aliment ou de température dans certains de nos tests.

4.3 Production d'azote ammoniacal

4.3.1 Excrétion de produits azotés chez les crustacés

Chez les crustacés seule une petite proportion, environ 1% ou moins (Klein Breteler 1975a; Paul et Fuji 1989), de l'énergie totale absorbée est excrétée sous forme de résidus métaboliques azotés (Bayne *et al.* 1985) principalement via l'épithélium branchial (Apold 1979; Regnault 1987; Young-Lai *et al.* 1991; Chen et Chia 1996). Ces produits azotés excrétés peuvent être de l'urée, des acides aminés ou de l'ammoniaque (de 59 à 90%, selon l'espèce, Claybrook 1983). Conséquemment, les crustacés sont des organismes ammoniotéliques (Horne

1968). L'excrétion d'ammoniaque est considérée comme étant la méthode la plus primitive d'élimination des déchets azotés (Forster et Goldstein 1969), mais également la moins coûteuse par rapport aux demandes en énergie (Horne 1968) puisqu'elle se fait principalement par diffusion passive à travers l'épithélium branchial (Regnault 1987) et par échange ionique actif du NH_4^+ pour du Na^+ au niveau de la membrane apicale des cellules branchiales (Towle *et al.* 1976; Chen et Chia 1996). De plus, une très petite quantité d'ammoniaque est excrétée via un néphropore relié à la glande antennulaire (Ruppert et Barnes 1994). Les produits d'excrétion azotés sont dérivés du catabolisme des protéines par voie de transamination et désamination des acides aminés et dégradation des acides nucléiques (Apold 1979; Bayne *et al.* 1985), suivis de la formation de l'ammoniaque (Chen et Chia 1996).

4.3.2 Production d'azote ammoniacal en fonction de la masse

Nous avons déterminé que les premières mesures de production d'azote ammoniacal durant chaque séance de mesure étaient trop élevées, possiblement en raison d'un stress causé par la manipulation et le transfert des crabes dans les bouteilles. Des observations semblables ont été signalées par Bayne *et al.* (1985), Cockroft et Wooldridge (1985), Quarmby (1985), Dall et Smith (1986) et Thompson et Hawryluk (1989).

Dans la présente étude, l'excrétion d'azote ammoniacal était proportionnelle à la masse des crabes (Figures 15 et 16). Ceci concorde avec les résultats rapportés dans la littérature, où tous les auteurs ont également observé cette

relation entre la quantité d'ammoniaque excrétée et la masse des organismes étudiés (Logan et Epifanio 1978; Koshio 1985; Regnault 1987; Thompson et Hawryluk 1989).

Comme pour l'ingestion de nourriture et la consommation d'oxygène, la pente pour le taux d'excrétion d'azote ammoniacal en fonction de la masse d'un organisme (après transformation logarithmique) est généralement égale à 0,75 (Peck *et al.* 1986; Carvalho et Phan 1997). Pour nos résultats, une telle transformation logarithmique résultait en une pente d'environ 0,75 pour chaque aliment à chaque température mais en général cette transformation et représentation des données n'améliorait pas le coefficient de détermination (r^2) des régressions, ou causait même une détérioration, probablement parce que la gamme de tailles utilisée était restreinte. Les relations linéaires ont donc été conservées.

4.3.3 Effet de la température et du stade de croissance sur la production d'azote ammoniacal

Comme pour l'ingestion de nourriture nous croyons que la température optimale est autour de 0 à 1,5°C puisque le taux d'excrétion, normalement proportionnel à la température, diminuait à des températures supérieures à 0 à 1,5°C. Dans l'étude de Foyle *et al.* (1989), les concentrations d'ammoniaque dans l'hémolymphe des crabes ont été mesurées à plusieurs températures, variant entre 1 et 18°C, et la concentration d'ammoniaque dans l'hémolymphe était inversement

proportionnelle à la température. La baisse qu'ils ont observée entre 1 et 4°C pourrait correspondre à la baisse que nous avons observée entre 0 et 3°C.

Nous avons démontré que la température a un effet sur la production d'azote ammoniacal par unité de masse de crabe après des repas de chair de calmar (Tableau 18). Après un repas de chair de crevette, aucun effet de température n'a été observé. Cependant, seules les données pour les crabes de stades IV et V ont été utilisées pour cette analyse puisqu'il manquait trop d'individus des autres stades à diverses températures pour pouvoir les inclure dans l'analyse statistique.

La production d'azote ammoniacal, par unité de masse de crabe, plus élevée chez les plus petits crabes, relativement à leur masse, est un phénomène qui a déjà été rapporté dans la littérature (Nelson *et al.* 1979; Quarmby 1985; Chen *et al.* 1991). De plus, Conover et Corner (1968) ont rapporté que l'excrétion d'azote ammoniacal dépendait du stade de croissance. L'absence d'un effet du stade de croissance après un repas de chair de crevette n'est pas surprenant puisque seules les données pour les crabes de stades IV et V ont été utilisées.

Après un repas d'ophiure, il y avait un effet de la température et du stade de croissance sur la production d'azote ammoniacal. Chaque facteur (température et stade de croissance), de même que l'interaction de ces facteurs affectaient significativement la production d'azote ammoniacal.

4.3.4 Effet des aliments ingérés sur la production d'azote ammoniacal

L'ingestion étant minimale, à $-1,5$ et 3°C pour la chair de crevette et la chair de calmar, il n'est pas surprenant que les taux de production d'azote ammoniacal étaient alors les plus faibles. La quantité de nourriture ingérée (Nelson *et al.* 1979; Quarmby 1985; Cockroft et McLachlan 1987; Carvalho et Phan 1997) et plus directement la quantité de protéines présente dans les aliments (Horne 1968; Koshio 1985; Jarboe 1995) ont un effet sur la quantité d'azote ammoniacal excrétée.

Par ailleurs, l'excrétion d'azote ammoniacal était significativement plus faible pour les crabes après un repas d'ophiure. Ceci est en accord avec le fait qu'en moyenne les crabes n'ingéraient pas d'ophiure et digéraient probablement encore leur précédent repas de crevette. Dans la littérature on a également signalé que la qualité et la nature des protéines dans l'alimentation (Nelson *et al.* 1977a; Quarmby 1985; Regnault 1987) étaient des facteurs importants affectant l'excrétion d'azote ammoniacal. Par contre, les organismes aquatiques excrètent continuellement de l'azote ammoniacal mais c'est le taux auquel ils excrètent qui est modifié par les différents facteurs (Regnault 1987).

La quantité d'azote ammoniacal excrétée par les juvéniles représentait en moyenne 1,82% de l'énergie totale absorbée, ce qui est similaire à la valeur de 1% rapportée dans la littérature pour d'autres crabes brachyours (Klein Breteler 1975a; Paul et Fuji 1989).

4.4 Fèces

Très peu d'études ont été effectuées sur l'efficacité de digestion chez les décapodes d'eau froide, mais selon Paul et Fuji (1989), leur efficacité de digestion est élevée. Logan et Epifanio (1978) ont démontré que chez les juvéniles du homard, nourris deux à trois fois par semaine à une température de 22°C, l'efficacité de digestion était de 82% comparativement à des valeurs de 99,90% pour les crabes de stade IV et 99,92% pour les crabes de stades V et VI regroupés dans notre étude avec environ la même fréquence de nourrissage. La production de fèces a probablement été sous-estimée dans notre étude. Vu la petite taille des crabes, des fragments de fèces ont pu être manqués. Le lessivage a aussi pu réduire la valeur énergétique des fèces prélevées.

Puisque les valeurs énergétiques des fèces récoltées étaient très faibles, mais basées sur relativement peu d'échantillons, nous avons préféré utiliser la valeur de 5% de Paul et Fuji (1989) pour les pertes d'énergie associées à l'émission des fèces et ainsi être prudents dans le calcul du bilan énergétique.

4.5 Bilan énergétique

Les bilans énergétiques étaient positifs pour tous les stades à toutes les températures, à l'exception des crabes de stades II et III à 1,5°C, qui avaient des bilans légèrement négatifs (Figure 18).

La production de tissus est une propriété fondamentale de tout organisme vivant (Bayne *et al.* 1985). Chez les crabes des neiges juvéniles, il n'y a aucune

production de gonades ou de gamètes, uniquement de la croissance somatique. La quantité d'énergie disponible pour la croissance peut varier entre des valeurs négatives et des valeurs positives. Un bilan négatif indique que les pertes énergétiques excèdent l'apport en énergie et qu'un animal va utiliser ses réserves d'énergie pour maintenir ses fonctions métaboliques. Les bilans énergétiques positifs démontrent que les crabes avaient un apport de nourriture et une capacité de digestion et d'absorption plus élevés que les pertes d'énergie engendrées pour soutenir les processus vitaux (Bayne *et al.* 1985). Conséquemment, ils avaient suffisamment d'énergie pour la croissance somatique. La croissance somatique a été observée tout au long des expériences par les mues des crabes à toutes les températures.

Les bilans négatifs pour les crabes de stades II et III à 1,5°C s'expliquent peut-être par la limite de résolution de nos méthodes qui rendent les mesures difficiles pour de petits organismes avec de faibles taux d'ingestion, de consommation d'oxygène et d'excrétion d'ammoniaque. Une autre explication est qu'il y a eu une diminution de l'apport en énergie ou une augmentation des pertes d'énergie. Selon Bayne *et al.* (1985), une baisse dans l'apport en énergie peut être causée par un ou plusieurs des facteurs suivants : (i) taux d'ingestion plus faible; (ii) efficacité de digestion et d'absorption de nourriture réduite. Il semble que pour ces crabes de stades II et III à 1,5°C, l'ingestion de nourriture est plus faible que pour les autres températures, pour une raison inconnue. Par ailleurs, une augmentation des pertes en énergie peut être causée par une augmentation de la consommation d'oxygène ou une augmentation du taux d'excrétion d'azote

ammoniacal. Nous avons déjà signalé la possibilité que nos données de consommation d'oxygène puissent être trop élevées si les sujets étaient stressés une partie du temps qu'ils passaient dans les bouteilles. Cette erreur aurait pu être suffisante pour provoquer un bilan négatif pour ces stades à 1,5°C. D'après Hunt et Scheibling (1997), les organismes nouvellement établis au fond sont généralement plus susceptibles au stress physiologique que les juvéniles et les adultes. Ce phénomène a été attribué à un ratio supérieur du rapport surface/volume chez les petits organismes et à une capacité inférieure à réduire la consommation d'énergie sous des conditions de stress.

La quantité d'énergie totale disponible pour la croissance est proportionnelle à la masse et au stade de croissance des crabes puisque les plus gros organismes doivent produire plus de tissus que les petits pour muer (Figure 18). Le bilan énergétique calculé pour les larves et juvéniles du homard démontre que la quantité d'énergie disponible pour la croissance augmente de 0,063 à 1.633 J h⁻¹ avec l'augmentation de la masse de 0,97 à 180 mg (Logan et Epifanio 1978). Thompson et Hawryluk (1989) ont également observé une hausse de l'énergie disponible pour la croissance avec l'augmentation de la masse chez le crabe des neiges. Par contre, l'énergie disponible, par unité de masse de crabe, était relativement plus élevée chez les plus petits crabes que chez les gros crabes, à l'exception des stades II et III à 1,5°C où les valeurs étaient négatives.

La quantité totale d'énergie disponible pour la croissance chez les plus gros crabes juvéniles semble dépendante de la température tandis que chez les plus

petits crabes, la quantité d'énergie disponible semble indépendante de la température. Il est possible que nous n'ayons simplement pas réussi à démontrer un effet de température si la résolution et la précision de nos méthodes étaient insuffisantes pour des mesures sur de si petits organismes. Pour les crabes de stades V et VI, il semblait y avoir un écart important entre la quantité d'énergie disponible pour la croissance à $-1,5$ et 3°C et 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$. Comme pour l'ingestion de nourriture et l'excrétion d'azote ammoniacal, les valeurs les plus élevées sont à 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$ et on retrouve une baisse à $-1,5$ et 3°C avec un minimum à $-1,5^{\circ}\text{C}$. Chez les plus petits crabes, c'est-à-dire, les stades II, III et IV, il n'y a aucune tendance remarquable. Nous nous attendions à un effet assez marqué de la température sur le bilan énergétique, spécialement pour les plus petits crabes. Puisque chaque variable mesurée semblait indépendante de la température pour les plus petits stades, peut-être ceux-ci sont-ils moins sensibles à la température que les plus gros stades.

Nos mesures de consommation d'oxygène ne prenaient pas en considération les coûts de l'activité, qui devraient être minimales dans des cubicules d'élevage mais qui pourraient être plus élevés dans l'habitat naturel des crabes. Thompson et Hawryluk (1989) soulignent que les mesures de consommation d'oxygène effectuées en laboratoire peuvent sous-estimer la consommation d'oxygène réelle d'un animal dans son habitat naturel puisqu'en laboratoire les mouvements des organismes sont réduits par l'espace disponible. Ainsi, ils ont jugé nécessaire de doubler la consommation d'oxygène estimée dans leur calcul du budget énergétique. Cependant, dans certaines études, notamment celle de

Zoutendyk (1989) effectuée sur la langouste, *J. lalandii*, les pertes d'énergie causées par l'activité de l'organisme étudié n'ont pas été considérées puisque l'organisme est de nature cryptique et se cache, la majeure partie du temps, dans des crevasses ou sous des roches. Ce mode de vie cryptique est également observé chez les juvéniles du crabe des neiges jusqu'au stade IV (Lovrich *et al.* 1995), ce qui justifie le fait que nous n'ayons pas corrigé pour tenir compte du métabolisme de l'activité.

Par ailleurs, il semble que les coûts énergétiques liés à l'activité sont minimes et sont de l'ordre de 5 à 9% de l'ingestion alimentaire chez les juvéniles du homard (Koshio 1985) et seulement de 3% chez la pieuvre, *Octopus* sp. (O'Dor et Wells 1987). Une autre étude chez *Octopus vulgaris* démontre que même dans son habitat naturel, la pieuvre dépense très peu d'énergie pour l'activité (Mather 1988). L'énergie utilisée pour l'activité chez des adultes du crabe des neiges a été estimée à 50% du « maximum scope », ce qui est probablement une surestimation puisque les auteurs ont également déterminé que l'activité ne représente qu'une petite fraction des coûts totaux chez le crabe des neiges (Foyle *et al.* 1989).

Si on présume que les coûts liés à l'activité chez les juvéniles du crabe des neiges sont semblables à ceux estimés pour le homard, et que l'on calcule les bilans énergétiques en ajoutant des coûts d'activité équivalent à 9% de l'ingestion totale, l'énergie disponible pour la croissance est moindre mais les bilans demeurent positifs, à l'exception des crabes de stade II et III à 1,5°C pour qui les bilans énergétiques étaient déjà négatifs.

4.5.1 Installation au fond des mégalopes en fonction de la température et implication des bilans énergétiques

Un organisme benthique, comme le crabe des neiges, qui possède des stades larvaires planctoniques doit être en mesure d'effectuer avec succès la transition du plancton au benthos (Jackson 1986). Dès que les larves sont libérées dans l'eau, elles sont transportées horizontalement par les courants et contre-courants (Jackson 1986). Par contre, on croit qu'elles peuvent migrer verticalement afin de « profiter » de différents courants pour demeurer près de l'habitat des adultes (Ennis 1983; Boudreau *et al.* 1991). Outre les courants, les conditions océaniques (température, salinité, remontée d'eaux froides, etc.) affectent également la dispersion et la survie des larves planctoniques (Kon 1980).

Les larves qui atteignent le stade mégalope, généralement capables de nager, dépendent de la migration verticale et de leur propre performance natatoire pour retourner ou se maintenir près des lieux d'établissement (Moloney *et al.* 1994). Certains auteurs affirment que l'établissement au fond des mégalopes s'effectue lorsque ces dernières ont trouvé un substrat approprié qu'elles détectent par des signaux biotiques et abiotiques : texture ou chimie de la surface, présence ou absence de congénères ou d'autres espèces macro benthiques, etc. (Hunt et Scheibling 1997). Par contre, d'autres avancent que la relation entre le type de substrat et la présence des plus jeunes stades benthiques est plus opportuniste que dirigée activement par les crabes (Conan *et al.* 1996).

Dans les eaux de Wakasa Bay au Japon, où la CIF est beaucoup plus profonde que dans le golfe du Saint-Laurent, Kon (1980) a démontré que plus les larves du crabe des neiges se développent, plus elles se trouvent à de grandes profondeurs dans la colonne d'eau, et plus elles sont exposées à des températures froides. Par exemple, les zoés I sont concentrées à des profondeurs de 100 m et moins. Les zoés II se retrouvent à des profondeurs variant entre 150 à 200 m et finalement les mégalopes se retrouvent à des profondeurs d'environ 355 m à des températures inférieures à 5°C. Jusqu'à maintenant, aucune étude n'a été effectuée pour déterminer si les mégalopes recherchent activement certaines températures optimales pour s'établir où si elles sont simplement exposées aux températures environnantes présentes là où elles se déposent. Avec des données de distribution comme celles de Kon (1980), il est difficile de déterminer si une préférence thermique ou d'autres facteurs déterminent la profondeur où les mégalopes se concentrent et se déposent (disponibilité de la nourriture, absence de prédateurs, etc.).

Une étude sur les réponses comportementales des stades planctoniques du homard à des gradients thermiques a été réalisée par Boudreau *et al.* (1991). Leur étude a démontré que la distribution verticale des larves de homard était fortement influencée par les gradients thermiques. Les larves étaient quasi-totalement confinées au-dessus de la thermocline créée dans la colonne d'eau expérimentale. De plus, des observations en milieu naturel ont démontré que les larves de homard sont restreintes au premier 30 m dans la colonne d'eau, ce qui correspond à la région au-dessus de la thermocline (Harding *et al.* 1987). Dans une autre étude sur

le comportement par rapport au changement de température, Forward (1990) a observé que deux espèces de crabes, *Rhithropanopeus harrisi* et *Neopanope sayi*, nageaient vers le haut de la colonne d'eau lorsqu'elles rencontraient une couche d'eau froide.

Ces deux études impliquaient des espèces d'eau tempérée à chaude. Un comportement inverse pourrait être observé pour des espèces d'eau froide. Les observations de Kon (1980) à l'effet que les larves du crabe des neiges se trouvent plus profondément dans la colonne d'eau, sont peut-être une indication qu'elles ont une réponse comportementale directement liée au gradient de température.

Les résultats de notre étude suggèrent qu'il serait avantageux pour les mégalopes de s'établir à des températures d'environ 0 à 1,5°C. Si les crabes ne choisissent pas leur lieu d'établissement en fonction de la température, ils pourraient être dans des conditions défavorables, ce qui pourrait par la suite augmenter le niveau de mortalité et affecter la distribution des juvéniles, surtout que les crabes nouvellement établis au fond n'ont pas nécessairement le potentiel migratoire pour se rendre dans un habitat où les températures sont plus favorables à la croissance.

5.0 CONCLUSION

Ce travail a établi que le bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges en laboratoire est généralement positif à des températures représentatives de celles de leur milieu naturel ($-1,5$ à 3°C). De plus, la température optimale pour la croissance et le potentiel de survie semble se situer entre 0 et $1,5^{\circ}\text{C}$. La résolution et la précision des mesures étant peut-être en cause pour les deux bilans négatifs (stades II et III à $1,5^{\circ}\text{C}$), il serait important de poursuivre le développement de techniques afin d'obtenir une résolution et une précision encore plus élevée pour des mesures sur de si petits organismes. La poursuite de la recherche sur les effets de la température sur la croissance et les préférences thermiques des larves planctoniques et des juvéniles est essentielle à la bonne compréhension des processus de recrutement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alcaraz, M. et Sardà, F. 1981. Oxygen consumption by *Nephrops norvegicus* (L.), (Crustacea: Decapoda) in relationship with its moulting stage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 54: 113-118.
- Aldrich, J. C. 1974. Allometric studies on energy relationships in the spider crab *Libinia emarginata* (Leach). *The Biological Bulletin* 147: 257-273.
- Aldrich, J. C. 1975. Individual variability in oxygen consumption rates of fed and starved *Cancer pagurus* and *Maia squinado*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 51A: 175-183.
- Alunno-Bruscia, M. et Sainte-Marie, B. 1998. Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 459-477.
- Aminot, A. 1983. Dosage de l'azote ammoniacal. *Dans Manuel des analyses chimiques en milieu marin*. A. Aminot et M. Chaussepied (éd.). Centre National pour l'Exploitation des Océans. p. 107-118.
- Anonyme. 1998. Plan de gestion intégré de la pêche du crabe des neiges de la zone 17 1998-2002. Ministère des Pêches et Océans, Région Laurentienne.
- Andersen, M. 1993. Inshore survey for snow crab, *Chionoecetes opilio*, in West Greenland. *International Council for Exploration of the Sea (ICES) C.M.* 1993/K:47: 1-9.
- Apold, W. O. 1979. Ammonia production and removal in recirculating refrigerated lobster (*Homarus americanus*) impoundments. Masters of Engineering, Nova Scotia Technical College, Halifax.
- Armstrong, D., Fernández, M. et Iribarne, O. 1994. Bioenergetics of intertidal 0+ Dungeness crab (*Cancer magister*): Does demand exceed supply? *Journal of Shellfish Research* 13: 291.
- Banks, R. E. 1966. The cold layer in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Geophysical Research* 71: 1603-1610.
- Bailey, R. F. J. et Elner, R. W. 1989. Northwest Atlantic snow crab fisheries: lessons in research and management. *Dans Marine invertebrate fisheries: their assessment and management*. J. F. Caddy (éd.). John Wiley and Sons, New York, p. 261-280.

- Bayne, B. L., Brown, D. A., Burns, K., Dixon, D. R., Ivanovici, A., Livingstone, D. R., Lowe, D. M., Moore, M. N., Stebbing, A. R. D. et Widdows, J. 1985. The effects of stress and pollution on marine animals. Prager Scientific, Toronto. 384 p.
- Bordner, C. E. et Conklin, D. E. 1981, Food consumption and growth of juvenile lobsters. *Aquaculture* 24: 285-300.
- Boudreau, B., Simard, Y. et Bourget, E. 1991. Behavioural responses of the planktonic stages of the American lobster *Homarus americanus* to thermal gradients, and ecological implications. *Marine Ecology Progress Series* 76: 13-23.
- Brêthes, J.-C. F., Coulombe, F., Lafleur, P. E. et Bouchard, R. 1987. Habitat and spatial distribution of early benthic stages of the snow crab *Chionoecetes opilio* O. Fabricius off the north shore of the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Crustacean Biology* 7: 667-681.
- Brown, A. C. et Terwilliger, N. B. 1999. Developmental changes in oxygen uptake in *Cancer magister* (Dana) in response to changes in salinity and temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 241: 179-192.
- Bugden, G. L. 1991. Changes in the temperature-salinity characteristics of the deeper waters of the Gulf of St. Lawrence over the past several decades. *Dans Proceedings of a Workshop on The Gulf of St. Lawrence: Small Ocean or Big Estuary?*, March 14-17 1989, Institut Maurice-Lamontagne, Mont-Joli, Québec, J.-C. Therriault (éd.), Publication spéciale canadienne des sciences halieutiques et aquatiques 113 p. 139-147.
- Capuzzo, J. M. et Lancaster, B. A. 1979a. Larval development in the American lobster: changes in metabolic activity and the O:N ratio. *Canadian Journal of Zoology* 57: 1845-1848.
- Capuzzo, J. M. et Lancaster, B. A. 1979b. Some physiological and biochemical considerations of larval development in the American lobster, *Homarus americanus* Milne Edwards. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 40: 53-62.
- Capuzzo, J. M., Lancaster, B. A. et Avault, J. W., Jr. 1979. The effects of dietary carbohydrate levels on protein utilization in the American lobster (*Homarus americanus*). *Dans Proceedings of the 10th Annual Meeting of the World Mariculture Society*, 22 January 1979, Honolulu, HI (USA). World Mariculture Society. p. 689-700.

- Carvalho, P. S. M. et Phan, V. N. 1997. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Xiphopenaeus kroyeri* Heller (Penaeidae) in relation to mass, temperature and experimental procedures. Shrimp oxygen uptake and ammonia excretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209: 143-156.
- Chang, E. S. 1995. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: an overview. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193: 1-14.
- Chen, J. -C., Nan, F. -H. et Kuo, C. -M. 1991. Oxygen consumption and ammonia-N excretion of prawns (*Penaeus chinensis*) exposed to ambient ammonia. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 21: 377-382.
- Chen, J.-C. et Chia, P.-G. 1996. Oxygen uptake and nitrogen excretion of juvenile *Scylla serrata* at different temperature and salinity levels. *Journal of Crustacean Biology* 16: 437-442.
- Claybrook, D. L. 1983. Nitrogen metabolism. *Dans Internal Anatomy and Physiological Regulation*. L. H. Mantel (éd.). Academic Press, Inc., New York. p. 163-213.
- Cockroft, A. C. et McLachlan, A. 1987. Nitrogen regeneration by the surf zone penaeid prawn *Macropetasma africanus*. *Marine Biology* 96: 343-348.
- Cockroft, A. C. et Wooldridge, T. 1985. The effects of mass, temperature and molting on the respiration of *Macropetasma africanus* Balss (Decapoda: Penaeoidea). *Comparative Biochemistry and Physiology* 81A: 143-148.
- Comeau, M. et Conan, G. Y. 1992. Morphometry and gonad maturity of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2460-2468.
- Comeau, M., Conan, G. Y., Maynou, F., Robichaud, G., Therriault, J. C. et Starr, M. 1998. Growth, spatial distribution, and abundance of benthic stages of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Bonne Bay, Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 262-279.
- Comeau, M., Conan, G. Y., Robichaud, G. et Jones, A. 1991. Life history patterns and population fluctuations of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the fjord of Bonne Bay on the west coast of Newfoundland, Canada — from 1983 to 1990. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* No. 1817 82p.

- Company, J. B. et Sardà, F. 1998. Metabolic rates and energy content of deep-sea benthic decapod crustaceans in the western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research* 45: 1861-1880.
- Conan, G. Y. et Comeau, M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1710-1719.
- Conan, G. Y., Comeau, M., Starr, M., Therriault, J. C. et Robichaud, G. 1996. Life history and stock management strategies of the Atlantic snow crab *Chionoecetes opilio*: The case study of the Bonne Bay Fjord population. *Dans Proceedings of the international symposium on biology, management, and economics of crabs from high latitude habitats, Anchorage, Alaska*, B. Melteff (éd.), Alaska Sea Grant College Program Report No. 96-02, University of Alaska, Fairbanks, p. 59-97.
- Conan, G. Y. et Maynard, D. R. 1987. Estimates of snow crab (*Chionoecetes opilio*) abundance by underwater television — a method for population studies on benthic fisheries resources. *Journal of Applied Ichthyology* 3: 158-165.
- Conover, R. J. et Corner, D. S. 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48: 49-75.
- Coulombe, F., Brêthes, J. -C., Bouchard, R., et Desrosiers, G. 1985. Ségrégation édaphique et bathymétrique chez le crabe des neiges, *Chionoecetes opilio* (O. Fabr.), dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 169-180.
- Crear, B. J. et Forteach, G. N. R. 2000. The effect of extrinsic and intrinsic factors on oxygen consumption by the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 252: 129-147.
- Crisp, D. J. 1984. Energy flow measurements. *Dans Methods for the Study of Marine Benthos*. N. A. Holme et A. D. McIntyre (éd.) Deuxième édition. Blackwell, Oxford. p. 284-372.
- Dagg, M. J. 1974. Loss of prey body contents during feeding by an aquatic predator. *Ecology* 55: 903-906.
- Dall, W. et Smith, D. M. 1986. Oxygen consumption and ammonia-N excretion in fed and starved tiger prawns, *Penaeus esculentus* Haswell. *Aquaculture* 55: 23-33.

- Eckert, R., Randall, D. et Augustine, G. 1988. Animal energetics and temperature relations. *Dans* Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations. Troisième édition. W. H. Freeman and Company, New York. p. 555-605.
- Elnor, R. W. et Beninger, P. G. 1992. The reproductive biology of snow crab, *Chionoecetes opilio* : a synthesis of recent contributions. *American Zoologist* 32: 524-533.
- Ennis, G. P. 1983. The effect of wind direction on the abundance and distribution of decapod crustacean larvae in a Newfoundland near-shore area. Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences no. 1138. 23 p.
- Forster, R. P. et Goldstein, L. 1969. Formation of excretory products. *Dans* Fish Physiology. W. S. Hoar et R. D. J. (éd.). Academic Press, New York. p. 313-350.
- Forward, R. B., Jr. 1990. Behavioral responses of crustacean larvae to rates of temperature change. *The Biological Bulletin* 178: 195-204.
- Foyle, T. P., O'Dor, R. K. et Elnor, R. W. 1989. Energetically defining the thermal limits of the snow crab. *Journal of Experimental Biology* 145: 371-393.
- Gilbert, D. et Pettigrew, B. 1997. Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54(Suppl. 1): 57-67.
- Gutermuth, F. B. et Armstrong, D. A. 1989. Temperature-dependent metabolic response of juvenile Dungeness crab *Cancer magister* Dana: ecological implications for estuarine and coastal populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 126: 135-144.
- Harding, G. C., Pringle, J. D., Vass, W. P., Pearre, S., Jr. et Smith, S. J. 1987. Vertical distribution and daily movements of larval lobsters *Homarus americanus* over Browns Bank, Nova Scotia. *Marine Ecology Progress Series* 41: 29-41.
- Hardy, D., Dutil, J. -D., Munro, J., Provencher, L., Bailey, R. F. J. et Brêthes, J. -C. F. 1994. La stabulation du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). Rapport canadien à l'industrie sur les sciences halieutiques et aquatiques 224. 38 p.
- Hartnoll, R. G. 1969. Mating in the Brachyura. *Crustaceana* 16: 161-181.
- Hochachka, P. W. et Somero, G. N. 1984. Temperature adaptation. *Dans* Biochemical Adaptation. Princeton University Press, New Jersey. p. 355-449.

- Horne, F. R. 1968. Nitrogen excretion in Crustacea - I. The herbivorous land crab *Cardisoma guanhumi* Latreille. *Comparative Biochemistry and Physiology* 26: 687-695.
- Hunt, H. L. et Scheibling, R. E. 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 155: 269-301.
- Jackson, G. A. 1986. Interaction of physical and biological processes in the settlement of planktonic larvae. *Bulletin of Marine Science* 39: 202-212.
- Jarboe, H. H. 1995. Diel dissolved oxygen consumption and total ammonia nitrogen production by fingerling channel catfish following feeding at different times. *Progressive Fish-Culturist* 57: 156-160.
- Jason, A. C. et Kent, M. 1979. Physical properties and process. *Dans Jubilee Conference of the Torry Research Station, 23-27 July, Aberdeen, Scotland, J. J. Connell (éd.), Fishing News Books Ltd. p. 158-175.*
- Klein Breteler, W. C. 1975a. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Netherlands Journal of Sea Research* 9: 255-272.
- Klein Breteler, W. C. 1975b. Oxygen consumption and respiratory levels of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in relation to weight and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* 9: 243-254.
- Kon, T. 1980. Studies on the life history of the zuwai crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). Special Publication from the Sado Marine Biological Station, Niigata University. Published by the Faculty of Science, Niigata University, Japan. [Canadian Translation of Fisheries and Aquatic Sciences no. 5634].
- Kondzela, C. M. et Shirley, T. C. 1993. Survival, feeding, and growth of juvenile Dungeness crabs from southeastern Alaska reared at different temperatures. *Journal of Crustacean Biology* 13: 25-35.
- Koshio, S. 1985. The effects of eyestalk ablation, diets, and environmental factors on growth, survival, and energy utilization of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*, as applied to aquaculture. Ph.D., Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia.

- Koutitonsky, V. G. et Bugden, G. L. 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion. *Dans Proceedings of a Workshop on the Gulf of St. Lawrence: Small Ocean or Big Estuary?*, March 14-17 1989, Institut Maurice-Lamontagne, Mont-Joli, Québec, J.-C. Therriault (éd.), Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences 113 p. 57-90.
- Kurmaly, K., Yule, A. B. et Jones, D. A. 1989. Effects of body size and temperature on the metabolic rate of *Penaeus monodon*. *Marine Biology* 103: 25-30.
- Lanteigne, M. 1985. Distribution spatio-temporelle des larves de crabe appartenant aux genres *Chionoecetes* et *Hyas*, dans la Baie des Chaleurs, Canada. M.Sc., Université de Moncton, Moncton.
- Lefebvre, L. et Brêthes, J. -C. F. 1991. Influence de la croissance et de facteurs du milieu sur l'alimentation du crabe des neiges, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), dans le sud-ouest du golfe du Saint-Laurent. *Canadian Journal of Zoology* 69: 489-494.
- Leffler, C. W. 1972. Some effects of temperature on the growth and metabolic rate of juvenile blue crabs, *Callinectes sapidus*, in the laboratory. *Marine Biology* 14: 104-110.
- Legeay, A. et Massabuau, J. C. 1999. Blood oxygen requirements in resting crab (*Carcinus maenas*) 24 h after feeding. *Canadian Journal of Zoology* 77: 784-794.
- Levy, E. M., Cunningham, C. C., Conrad, C. D. W. et Moffat, J. D. 1977. The determination of dissolved oxygen in sea water. Report Series BI-R-77-9. Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth, Nova Scotia, Canada.
- Logan, D. T. et Epifanio, C. E. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Homarus americanus*. *Marine Biology* 47: 381-389.
- Lovrich, G. A. et Sainte-Marie, B. 1997. Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 211: 225-245.
- Lovrich, G. A., Sainte-Marie, B. et Smith, B. D. 1995. Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1712-1726.
- Lucas, A. 1993. Bioénergétique des animaux aquatiques. Masson, Paris. 172 p.

- Mather, J. A. 1988. Daytime activity of juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda. *Malacologia* 29: 69-76.
- McLeese, D. W. 1968. Temperature resistance of the spider crab *Chionoecetes opilio*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25: 1733-1736.
- McLeese, D. W. et Watson, J. 1968. Oxygen consumption of the spider crab (*Chionoecetes opilio*) and the American lobster (*Homarus americanus*) at a low temperature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25: 1729-1732.
- McMahon, B. R. et Wilkens, J. L. 1983. Ventilation, perfusion, and oxygen uptake. *Dans The Biology of Crustacea*. L. H. Mantel (éd.). New York Academic Press, New York. p. 289-372.
- Miller, R. J. et O'Keefe, P. G. 1981. Seasonal and depth distribution, size, and molt cycle of the spider crabs, *Chionoecetes opilio*, *Hyas araneus*, and *Hyas coarctatus* in a Newfoundland Bay. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1003. Department of Fisheries and Oceans, St. John's.
- Moloney, C. L., Botsford, L. W. et Largier, J. L. 1994. Development, survival and timing of metamorphosis of planktonic larvae in a variable environment: the Dungeness crab as an example. *Marine Ecology Progress Series* 113: 61-79.
- Moriyasu, M., Conan, G. Y., Mallet, P. et Chiasson, Y. J. 1987. Growth at molt, molting season and mating of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in relation to functional and morphometric maturity. ICES, Copenhagen, Denmark ICES-CM-1987 / K:21. 14p.
- Moriyasu, M. et Lanteigne, C. 1998. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2040-2048.
- Nelson, S. G., Knight, A. W. et Li, H. W. 1977a. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 57A: 67-72.
- Nelson, S. G., Li, H. W. et Knight, A. W. 1977b. Calory, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea, Palaemonidae) with regard to trophic position. *Comparative Biochemistry and Physiology* 58A: 319-327.

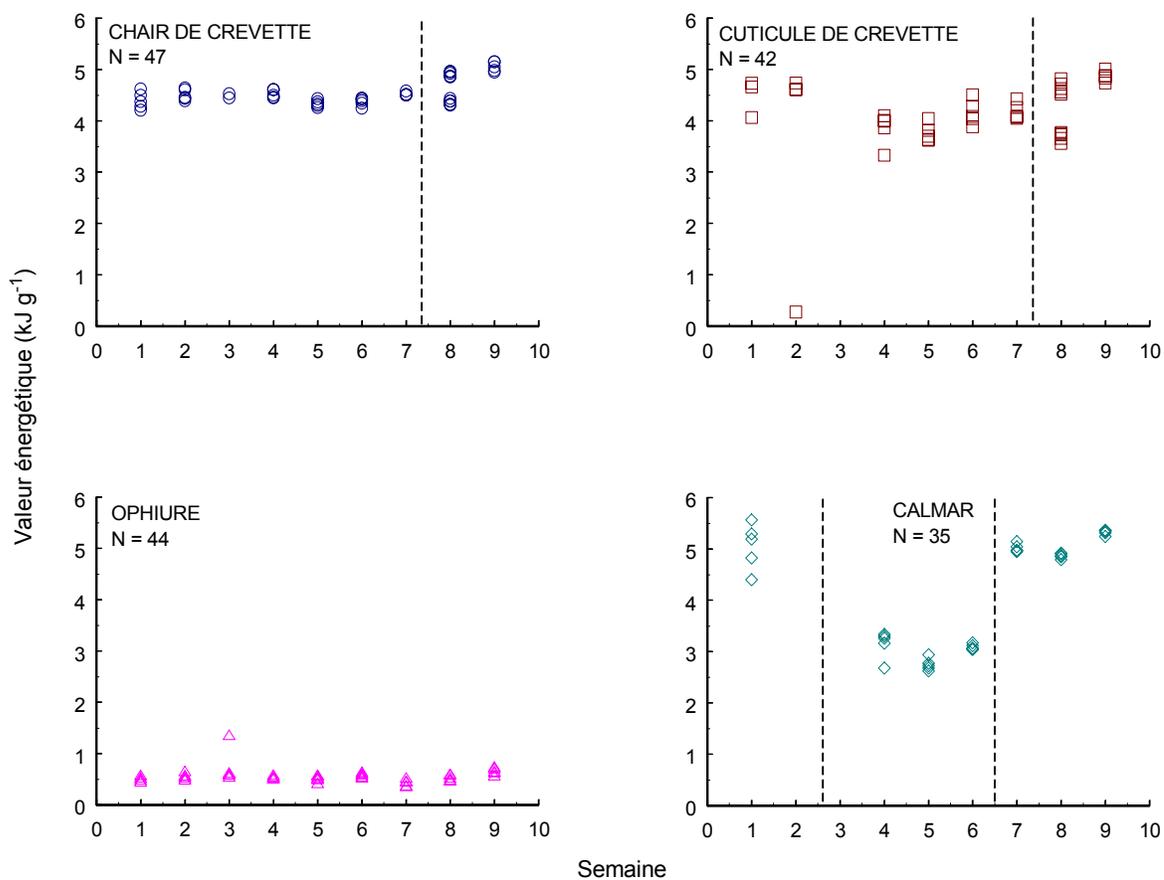
- Nelson, S. G., Simmons, M. A. et Knight, A. W. 1979. Ammonia excretion by the benthic estuarine shrimp *Crangon franciscorum* (Crustacea: Crangonidae) in relation to diet. *Marine Biology* 54: 25-31.
- O'Dor, R. K. et Wells, M. J. 1987. Energy and nutrient flow. *Dans Cephalopod Life Cycles*. P. R. Boyle (éd.). Academic Press, London. p. 109-133.
- O'Halloran, M. J. et O'Dor, R. K. 1988. Molt cycle of male snow crabs, *Chionoecetes opilio*, from observations of external features, setal changes, and feeding behavior. *Journal of Crustacean Biology* 8: 164-176.
- Paul, A. J. et Fuji, A. 1989. Bioenergetics of the Alaskan crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: Majidae). *Journal of Crustacean Biology* 9: 25-36.
- Peck, L. S., Morris, D. J., Clarke, A. et Holmes, L. J. 1986. Oxygen consumption and nitrogen excretion in the Antarctic brachiopod *Liothyrella uva* (Jackson, 1912) under simulated winter conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104: 203-213.
- Quarmby, L. M. 1985. The influence of temperature and salinity on the nitrogenous excretion of the spot prawn, *Pandalus platyceros* Brandt. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 87: 229-239.
- Regnault, M. 1987. Nitrogen excretion in marine and fresh-water Crustacea. *Biological Review* 62: 1-24.
- Ruppert, E. E. et Barnes, R. D. 1994. *Invertebrate zoology*. Sixième édition. Saunders College Publishing, Montréal. 1056 p.
- Robichaud, D. A., Bailey, R. F. J. et Elner, R. W. 1989. Growth and distribution of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the southeastern Gulf of St. Lawrence. *Journal of Shellfish Research* 8: 13-23.
- Sainte-Marie, B. 1987. Meal size and feeding rate of the shallow-water lysianassid *Anonyx sarsi* (Crustacea: Amphipoda). *Marine Ecology Progress Series* 40: 219-219.
- Sainte-Marie, B. 1992. Foraging of scavenging deep-sea lysianassoid amphipods. *Dans Deep-sea food chains and the global carbon cycle*. G. T. Rowe et V. Pariente (éd.). Kluwer Academic Publishers, Netherlands. p. 105-124.
- Sainte-Marie, B. 1993. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the Northwest Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2147-2156.

- Sainte-Marie, B. et Gilbert, D. 1998. Possible effects of changes in CIL temperature and thickness on population dynamics of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the Gulf of Saint Lawrence. Canadian Stock Assessment Secretariat Research Document 98/38. Fisheries and Oceans Canada, Ottawa.
- Sainte-Marie, B. et Hazel, F. 1992. Moulting and mating of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in shallow waters of the northwestern Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 1282-1293.
- Sainte-Marie, B., Raymond, S. et Brêthes, J.-C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52: 903-924.
- Shumway, S. E. 1978. Osmotic balance and respiration in the hermit crab, *Pagurus bernhardus*, exposed to fluctuating salinities. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 58: 869-876.
- Slizkin, A. G. 1982. Distribution of snow crabs of the genus *Chionoecetes* and their habitat in the northern part of the Pacific Ocean. *Dans* Population dynamics and reproductive conditions of commercial invertebrates and algae in the far Eastern seas, Izvestiya TINRO, Vladisvostok, vol 106, p. 26-33. [Canadian Translations of Fisheries and Aquatic Sciences no. 5664].
- Sokal, R. R. et Rohlf, F. J. 1995. Biometry, Troisième édition. W. H. Freeman and Company, New York. 887 p.
- Spicer, J. I., Morrill, D. et Taylor, A. C. 1994. Effect of low temperature on oxygen uptake and haemolymph ions in the sandhopper *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 74: 313-321.
- Starr, M., Therriault, J. -C., Conan, G. Y., Comeau, M. et Robichaud, G. 1994. Larval release in a sub-euphotic zone triggered by sinking phytoplankton particles. Journal of Plankton Research 16: 1137-1147.
- Stevens, B. G., Armstrong, D. A. et Cusimano, R. 1982. Feeding habits of the Dungeness crab *Cancer magister* as determined by the index of relative importance. Marine Biology 72: 135-145.
- Thompson, R. J. et Hawryluk, M. 1989. Physiological energetics of the snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Dans* Proceedings of the International Symposium on the King and Tanner Crabs, Anchorage, Alaska, B. Melteff (éd.), Alaska Sea Grant College Program Report No. 90-04, University of Alaska, Fairbanks, p. 283-291.

- Towle, D. W., Palmer, G. E. et Harris III, J. L. 1976. Role of gill Na⁺ + K⁺-dependent ATPase in acclimation of blue crabs (*Callinectes sapidus*) to low salinity. *Journal of Experimental Zoology* 196: 315-322.
- Tremblay, M. J. 1997. Snow crab (*Chionoecetes opilio*) distribution limits and abundance trends on the Scotian Shelf. *Journal of the Northwest Atlantic Fisheries Sciences* 128: 7-22.
- Wallace, J. C. 1973. Feeding, starvation and metabolic rate in the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Biology* 20: 277-281.
- Watson, J. 1970. Maturity, mating, and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 27: 1607-1616.
- Watson, J. 1972. Mating behavior in the spider crab, *Chionoecetes opilio*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 447-449.
- Watt, A. J. S., Whiteley, N. M. et Taylor, E. W. 1999. An in situ study of respiratory variables in three British sublittoral crabs with different routine rates of activity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 239: 1-21.
- Whiteley, N. M., Taylor, E. W. et El Haj, A. J. 1997. Seasonal and latitudinal adaptation to temperature in crustaceans. *Journal of Thermal Biology* 22: 419-427.
- Wieczorek, S. K. et Hooper, R. G. 1995. Relationships between diet and food availability in the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) in Bonne Bay, Newfoundland. *Journal of Crustacean Biology* 15: 236-247.
- Winget, R. R. 1969. Oxygen consumption and respiratory energetics in the spiny lobster, *Panulirus interruptus* (Randall). *Biological Bulletin*. 136: 301-312.
- Young-Lai, W. W., Charmantier-Daures, M. et Charmantier, G. 1991. Effect of ammonia on survival and osmoregulation in different life stages of the lobster *Homarus americanus*. *Marine Biology* 110: 293-300.
- Zeuthen, E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *The Quarterly Review of Biology* 28: 1-12.
- Zoutendyk, P. 1989. Oxygen consumption by the cape rock lobster *Jasus lalandii*. *South African Journal of Marine Science* 8: 219-230.

ANNEXES

Annexe 1 Valeur énergétique des différents aliments à chaque semaine de l'expérience (en terme de masse fraîche). Les lignes verticales pointillées indiquent un changement de lot de nourriture.



Annexe 2 Valeurs aberrantes lors du calcul des relations entre les masses humides post- et pré-immersion des aliments utilisés dans cette étude.

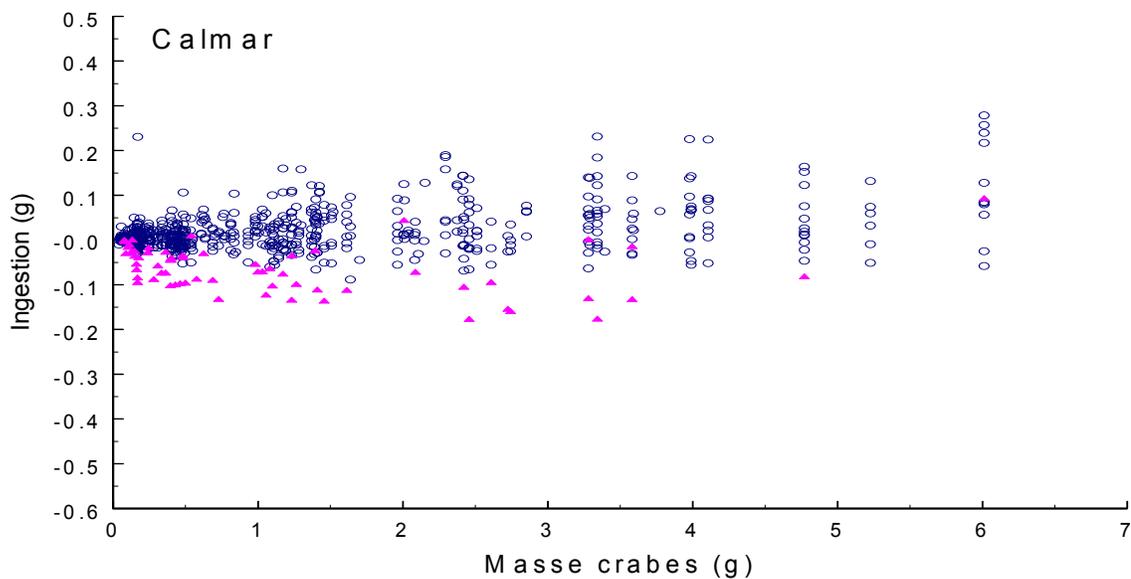
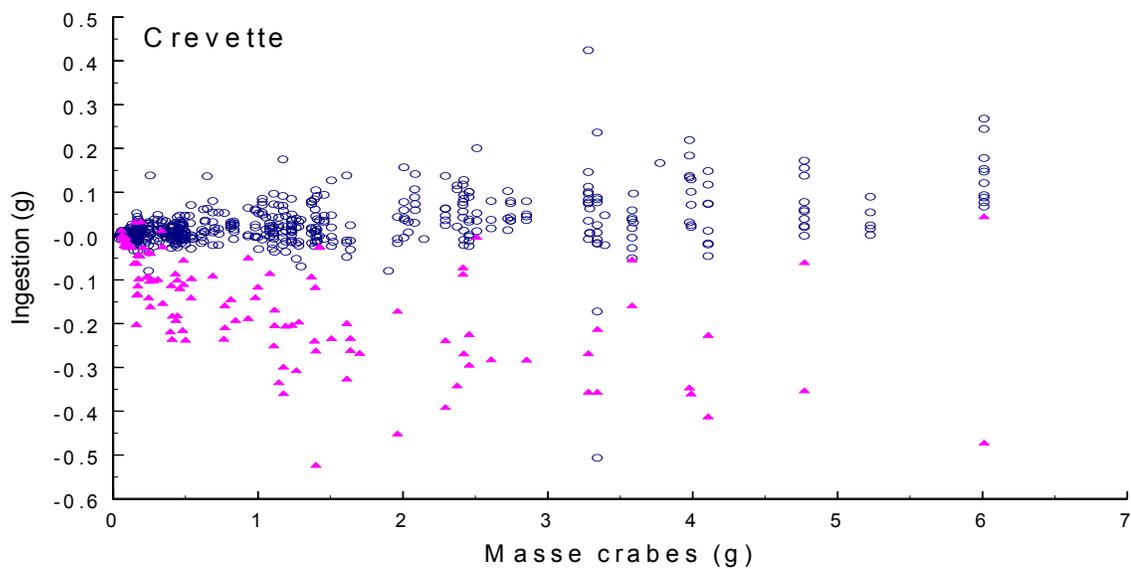
Aliment	Date	Masse pré-immersion (g)	Masse post-immersion (g)	Résidu de Student
Chair de crevette	27-07-99	0,770	0,821	-12,07
	30-11-99	0,717	0,759	-8,00
Cuticule de crevette	27-07-99	0,045	0,033	-3,60
	27-07-99	0,023	0,053	4,91
	07-09-99	0,017	0,001	-5,38
	07-09-99	0,013	0,029	2,22
	05-10-99	0,02	0,029	3,38
	16-11-99	0,014	0,01	-3,05
	16-11-99	0,016	0,028	4,91
	30-11-99	0,003	0,009	4,50

Annexe 3 Relation entre la masse humide après 4 heures d'immersion dans l'eau de mer et la masse humide pré-immersion pour les différentes dates d'échantillonnage pour chacun des types d'aliment utilisés (pour chaque échantillon $p < 0,0001$).

Aliment	Date (1999)	Équation	r²
Crevette - chair	06-28	$M_{pst} = 0,0149867 + 1,26132 * M_{pré}$	0,996
	07-13	$M_{pst} = 0,0042722 + 1,31653 * M_{pré}$	0,996
	07-27	$M_{pst} = 0,0082892 + 1,24357 * M_{pré}$	0,999
	08-10	$M_{pst} = 0,0121215 + 1,22818 * M_{pré}$	0,996
	08-24	$M_{pst} = 0,0091953 + 0,73581 * M_{pré}$	0,997
	09-07	$M_{pst} = -0,001234 + 0,79941 * M_{pré}$	0,990
	09-21	$M_{pst} = 0,0041506 + 1,28082 * M_{pré}$	0,996
	10-05	$M_{pst} = 0,0094938 + 1,22833 * M_{pré}$	0,998
	10-19	$M_{pst} = 0,0130612 + 1,34981 * M_{pré}$	0,996
	11-02	$M_{pst} = 0,0001019 + 1,33377 * M_{pré}$	0,995
	11-16	$M_{pst} = 0,0136158 + 1,28233 * M_{pré}$	0,996
	11-30	$M_{pst} = 0,0090136 + 1,29238 * M_{pré}$	0,994
Crevette - cuticule	06-28	$M_{pst} = -0,001132 + 1,30434 * M_{pré}$	0,927
	07-13	$M_{pst} = -0,000610 + 1,60037 * M_{pré}$	0,860
	07-27	$M_{pst} = -0,000703 + 1,27505 * M_{pré}$	0,986
	08-10	$M_{pst} = -0,000975 + 1,70264 * M_{pré}$	0,909
	08-24	$M_{pst} = -0,000074 + 1,23574 * M_{pré}$	0,946
	09-07	$M_{pst} = 0,0004484 + 1,27751 * M_{pré}$	0,987
	09-21	$M_{pst} = -0,000834 + 1,63517 * M_{pré}$	0,924
	10-05	$M_{pst} = 0,0009404 + 1,01638 * M_{pré}$	0,987
	10-19	$M_{pst} = 0,0009675 + 1,22563 * M_{pré}$	0,931
	11-02	$M_{pst} = 0,0002916 + 0,92365 * M_{pré}$	0,932
	11-16	$M_{pst} = -0,001196 + 1,27244 * M_{pré}$	0,973
	11-30	$M_{pst} = -0,001315 + 1,62336 * M_{pré}$	0,726
Ophiure	06-28	$M_{pst} = -0,000712 + 0,92927 * M_{pré}$	0,994
	07-13	$M_{pst} = 0,0004896 + 0,96474 * M_{pré}$	0,997
	07-27	$M_{pst} = -0,000760 + 0,88525 * M_{pré}$	0,997
	08-10	$M_{pst} = 0,0023996 + 0,91952 * M_{pré}$	0,997
	08-24	$M_{pst} = 0,0010339 + 0,88608 * M_{pré}$	0,993
	09-07	$M_{pst} = -0,000280 + 0,88135 * M_{pré}$	0,994
	09-21	$M_{pst} = 0,0000709 + 0,81802 * M_{pré}$	0,997
	10-05	$M_{pst} = -0,000650 + 0,89982 * M_{pré}$	0,998
	10-19	$M_{pst} = 0,0003179 + 0,86261 * M_{pré}$	0,999
	11-02	$M_{pst} = -0,000002 + 0,86787 * M_{pré}$	0,995
	11-16	$M_{pst} = 0,0001929 + 0,89572 * M_{pré}$	0,999
	11-30	$M_{pst} = 0,0011548 + 1,0015 * M_{pré}$	0,990
Calmar	06-28	$M_{pst} = 0,0149412 + 1,18565 * M_{pré}$	0,992

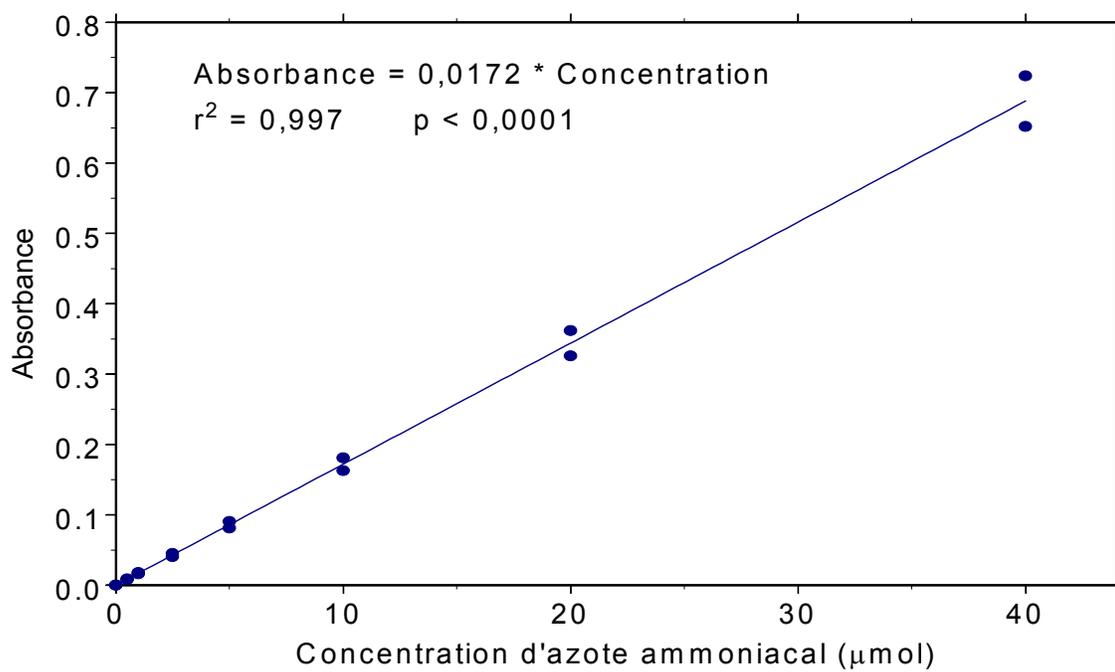
Aliment	Date (1999)	Équation	r²
Calmar	07-13	$M_{pst} = 0,01695 + 1,12916 * M_{pré}$	0,987
	07-27	$M_{pst} = 0,0052829 + 1,1433 * M_{pré}$	0,996
	08-10	$M_{pst} = 0,0067705 + 1,08183 * M_{pré}$	0,988
	09-21	$M_{pst} = 0,0051479 + 1,14833 * M_{pré}$	0,988
	10-05	$M_{pst} = -0,000786 + 1,09315 * M_{pré}$	0,986
	10-19	$M_{pst} = 0,0097815 + 1,03113 * M_{pré}$	0,990
	11-02	$M_{pst} = 0,0056006 + 1,29691 * M_{pré}$	0,997
	11-16	$M_{pst} = 0,0095562 + 1,2233 * M_{pré}$	0,999
	11-30	$M_{pst} = 0,0057532 + 1,12635 * M_{pré}$	0,996

Annexe 4 Valeurs de consommation de chair de crevette et de chair de calmar douteuses (triangles). Les données ont été prises les 23 octobre, 3, 7 et 13 septembre 1999 pour la crevette et les 22 et 29 octobre 1999 pour le calmar.



Annexe 5 Courbe étalon moyenne utilisée pour calculer la production d'azote ammoniacal à partir de l'absorbance des échantillons.

Courbe étalon pour la production d'azote ammoniacal



Annexe 6 Exemple des calculs effectués pour déterminer la quantité d'énergie disponible pour la croissance somatique des crabes juvéniles.

Exemple d'un crabe de stade V avec une masse moyenne de 1,8737 g à $-1,5^{\circ}\text{C}$:

Quantité de nourriture ingérée :

$$\text{Chair de crevette (Joules)} = 7,93 + (57,39 \text{ J g}^{-1}) (1,87 \text{ g}) \quad \text{Équation (1) (Figure 6)}$$

$$\text{Calmar (Joules)} = 9,40 + (33,42 \text{ J g}^{-1}) (1,87 \text{ g}) \quad \text{Équation (2) (Figure 6)}$$

$$\text{Équation (1) + Équation (2) = Consommation (Joules/ 7 jours)} \quad \text{Équation (3)}$$

$$\text{Équation (3) / 168 heures = Consommation (J h}^{-1}\text{)} \quad \text{Équation (4)}$$

$$\text{Équation (4) - (5\% (fèces) + 6\% (pertes en mangeant)) =} \\ \text{Consommation corrigée} \quad \text{Équation (5)}$$

Quantité d'oxygène consommée :

$$\text{Crevette (Jour 1) (J h}^{-1}\text{)} = 0,004 + 0,023 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 13,6 \text{ J mg O}_2^{-1} \\ \text{Équation (6) (Figure 9)}$$

$$\text{Crevette (Jour 2) (J h}^{-1}\text{)} = 0,006 + 0,018 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 13,6 \text{ J mg O}_2^{-1} \\ \text{Équation (7) (Figure 9)}$$

$$\text{Calmar (Jour 1) (J h}^{-1}\text{)} = 0,002 + 0,022 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 13,6 \text{ J mg O}_2^{-1} \\ \text{Équation (8) (Figure 9)}$$

$$\text{Calmar (Jour 2) (J h}^{-1}\text{)} = 0,001 + 0,017 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 13,6 \text{ J mg O}_2^{-1} \\ \text{Équation (9) (Figure 9)}$$

$$\text{Ophiure (Jour 1) (J h}^{-1}\text{)} = 0,002 + 0,022 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 13,6 \text{ J mg O}_2^{-1} \\ \text{Équation (10) (Figure 10)}$$

$$\text{Ophiure (Jour 2) (J h}^{-1}\text{)} = 0,006 + 0,021 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 13,6 \text{ J mg O}_2^{-1} \\ \text{Équation (11) (Figure 10)}$$

$$\text{Moyenne (jour 7) (J h}^{-1}\text{)} = (\text{Équation (7)} + \text{Équation (9)} + \text{Équation (11)}) / 3$$

Équation (12)

Pour convertir de mg O₂ h⁻¹ à Joules h⁻¹ on devait multiplier Équation (6) à (12) par 13,6.

La consommation moyenne sur un cycle de 7 jours était la moyenne des équations 6 à 12 :

$$\text{Consommation O}_2 \text{ (J h}^{-1}\text{)} = \text{VO}_{2 \text{ crev J1}} + \text{VO}_{2 \text{ crev J2}} \dots / 7$$

Équation (13)

Quantité d'azote ammoniacal produite :

$$\text{Crevette (J h}^{-1}\text{)} = -0,011 + 0,194 \mu\text{mol h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 0,3499 \text{ J } \mu\text{mol NH}_3^{-1}$$

Équation (14) (Figure 15)

$$\text{Ophiure (J h}^{-1}\text{)} = 0,004 + 0,108 \mu\text{mol h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 0,3499 \text{ J } \mu\text{mol NH}_3^{-1}$$

Équation (15) (Figure 16)

$$\text{Calmar (J h}^{-1}\text{)} = -0,005 + 0,170 \mu\text{mol h}^{-1} \text{ g}^{-1} \times 1,87 \text{ g} \times 0,3499 \text{ J } \mu\text{mol NH}_3^{-1}$$

Équation (16) (Figure 16)

$$\text{Jour 7} = \text{moyenne des équations (14), (15) et (16)}$$

Équation (17)

Pour convertir de μmol à Joules on devait multiplier les équations (14), (15) et (16) par 0,3499.

La production moyenne pour un cycle de 7 jours était obtenue en prenant la moyenne des excréctions pour chaque aliment (pondérées par 2) et celle du jour 7 :

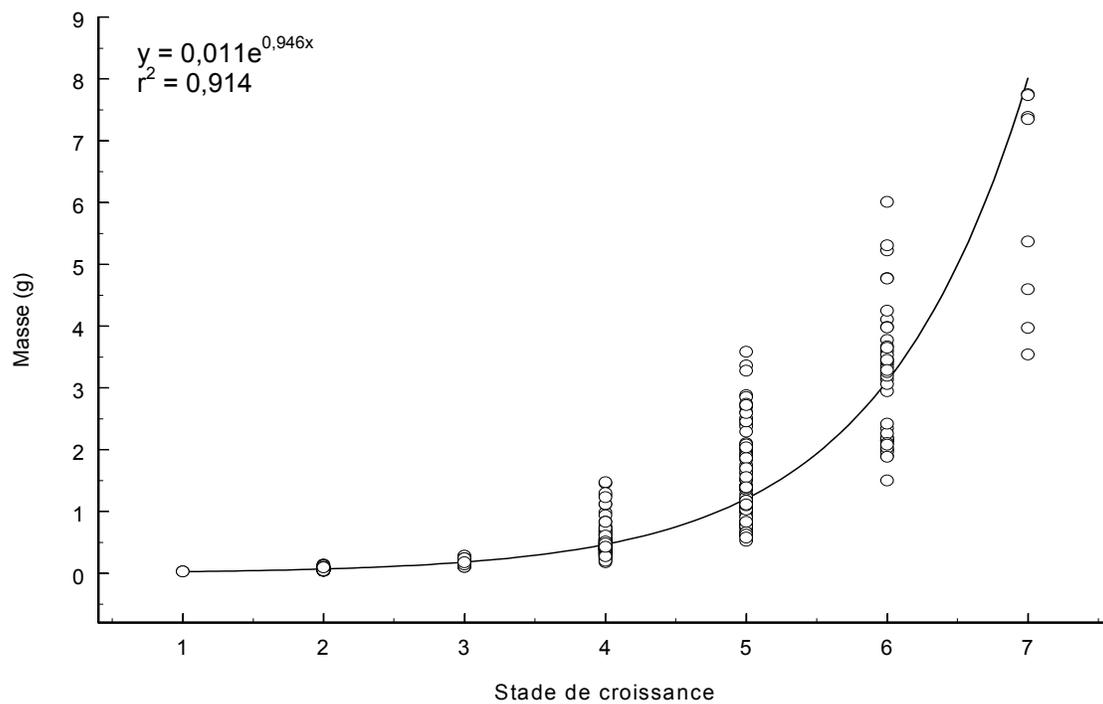
$$\text{Excrétion moyenne (J h}^{-1}\text{)} = 2 \cdot \text{Exc}_{\text{crev}} + 2 \cdot \text{Exc}_{\text{cal}} + 2 \cdot \text{Exc}_{\text{oph}} + 2 \cdot \text{Exc}_{\text{J7}} / 7$$

Équation (18)

Quantité d'énergie disponible pour la croissance :

$$\text{Énergie (J h}^{-1}\text{)} = \text{Équation (5)} - (\text{Équation (13)} + \text{Équation (18)})$$

Annexe 7 Relation exponentielle de la masse des crabe en fonction du stade de croissance.



Annexe 8 Régression linéaire de la LC post-mue en fonction de la LC pré-mue pour tous les crabes ayant mué à chaque température.

