UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

VARIABILITÉ SPATIO-TEMPORELLE DE LA STRUCTURE DE LA POPULATION DE CRABE DES NEIGES (*CHIONOECETES OPILIO*) DE L'ESTUAIRE ET DU NORD DU GOLFE DU SAINT-LAURENT (QUEBEC, CANADA) ENTRE 1985 ET 2006

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR © ANTOINE RIVIERRE

Décembre 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire. ii

Composition du jury :

Philippe Archambault, président du jury, ISMER-UQAR Daniel Duplisea, directeur de recherche, professeur associé UQAR Jean-Claude Brêthes, codirecteur de recherche, ISMER-UQAR Bernard Sainte-Marie, examinateur externe, professeur associé UQAR

Dépôt initial le 22 août 2013

Dépôt final le 17 décembre 2013

iv

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à exprimer mes plus sincères remerciements à Daniel Duplisea, mon directeur, pour m'avoir fait confiance dès le début sans même me connaître. Je me souviens parfaitement de notre première rencontre et de ses premiers mots : « *L'important ce n'est pas l'expérience, mais c'est la motivation et tu m'as l'air d'être motivé* ». Pouvoir effectuer ce travail à ses côtés a été pour moi une fabuleuse expérience tant professionnelle que personnelle. À partir de ce projet, j'ai autant appris sur le crabe et sur la pêche que sur moi-même, mes limites et mes capacités et pour ça je lui en suis reconnaissant. Je tiens également à remercier mon codirecteur Jean-Claude Brêthes pour ses conseils et son aide dans l'interprétation des analyses statistiques. Ses connaissances et son expertise dans le domaine des pêches m'ont été d'une aide plus que précieuse.

Ce projet n'aurait jamais pu aboutir sans les nombreuses contributions et aides qui m'ont été offertes. Ainsi, je tiens à remercier très chaleureusement Bernard Sainte-Marie pour ses nombreux conseils toujours judicieux, et le temps passé dans la lecture de mes premières versions de manuscrit (aussi bien devis, que chapitre de maîtrise). Sa vision et son expérience dans l'étude du crabe des neiges ont énormément contribué à orienter mon projet personnel.

Je tiens également à remercier l'ensemble de l'équipe de la DSHA à l'Institut Maurice-Lamontagne et tout particulièrement Jean Lambert et Jean-Paul Dallaire. Les moments passés en votre compagnie lors de la campagne d'échantillonnage sur le Calanus II resteront pour moi de formidables instants. Grâce à vous j'ai pu découvrir un peu plus cette région fabuleuse qu'est la Basse-Côte-Nord. Un grand merci également à Peter Galbraith pour m'avoir fourni les données de températures indispensables à mes analyses. Je tiens également à remercier sincèrement Denis Chabot, Thomas Doniol-Valcroze, Alain Caron et Benoit Bruneau pour m'avoir apporté cette aide indispensable avec le logiciel R. Quand tu n'as plus aucune solution pour arriver à bout du message d'erreur de R, que tu penses avoir tout essayé, que la seule chose qui te vienne en tête c'est jeter ton ordinateur par la fenêtre, j'ai pu compter sur votre aide. Merci grâce à vous, R est devenu mon ami.

À propos d'amis, je tiens tout particulièrement à remercier mes nombreux partenaires de pauses café, Sophie, Thibault, Paul et bien d'autres, sans vous ma maîtrise aurait peutêtre duré moins longtemps, mais elle aurait surtout été moins agréable. Merci beaucoup pour ces bons moments, à parler de tout, et surtout de rien (de bien perspicace en tout cas), autour d'une boisson chaude ou froide en fonction de la saison, alcoolisée ou non en fonction de l'heure... Sans tous vous nommer pour ne vexer personne, je voudrais remercier tous les autres pour la quantité innombrable de bons moments passés en votre compagnie. Merci les amis.

Je voudrais également dédier ce travail à l'ensemble de ma famille sans qui rien de tout ça n'aurait été possible. Durant tout mon cursus universitaire, j'ai pu compter sur leur soutien moral et financier et sur leurs encouragements. Même avec la distance qui nous sépare je pense bien fort à vous tous.

Pour terminer, je voudrais tout particulièrement remercier celle qui m'a enduré pendant toute la période de cette maîtrise, celle qui a essayé de me changer les idées lorsque les statistiques n'allaient pas, celle qui a corrigé mes fautes d'orthographe. Mais aussi celle qui m'a écouté répéter mes présentations et celle qui finalement m'a accompagné et soutenu.

Ce projet a été réalisé grâce au soutien financier du Programme de collaboration en Science halieutique (PCSH) et de l'International Gouvernance fund (IGF) du Ministère des Pêches et des Océans.

RÉSUMÉ

Le crabe des neiges est la principale espèce de crabe exploitée sur la côte atlantique du Canada où il fait l'objet d'une pêche commerciale depuis le début des années 1960. Depuis le début de l'exploitation commerciale, les débarquements et les taux de capture ont montré une très forte variabilité inter-annuelle. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces variations. L'alternance de cohortes de faibles abondances avec des cohortes d'abondances beaucoup plus élevées et les variations annuelles des conditions océanographiques peuvent, par exemple, influencer directement la dynamique des populations. L'objectif principal de cette étude est donc de fournir une vision à grande échelle de la structure spatiale et de la dynamique temporelle de la population de crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent afin de mieux comprendre les mécanismes du recrutement à la pêche. Pour ce faire, les données issues de la pêche commerciale ont été utilisées. Les prises par unité d'effort standardisées (PUES) ainsi que la structure en taille de la population ont été analysées. Une classification ascendante hiérarchique a révélé une structure spatiale à grande échelle qui différencie cinq unités bien distinctes qui ne correspondent pas forcément aux zones de pêches en vigueur. La zone située à l'extrémité nord-est du golfe du Saint-Laurent, proche du détroit de Belle-Île, se distingue du reste du golfe. Cette unité, avec une PUES moyenne de 684,5 kg.std montre une productivité 40% plus faible et une dynamique démographique complètement dissociée des autres zones. L'analyse de la structure en taille de la population a pour sa part révélé un gradient croissant de la taille moyenne des crabes de l'est vers l'ouest. L'analyse factorielle des correspondances multiples a montré que des conditions environnementales plus froides ainsi qu'un taux d'exploitation trop élevé par le passé pouvaient expliquer cette dissociation qui peut être faite entre le stock de crabes de l'estuaire et du golfe et celui situé à l'extrémité nord-est. Ce dernier apparaît donc ici comme une population puits.

Mots clés : Crabe des neiges, Prises par unité d'effort, Structure en taille, golfe du Saint-Laurent, influence environnementale.

Х

ABSTRACT

Snow crab is the main crab species exploited on the Atlantic coast of Canada, where it is the subject of a commercial fishery since the early 1960s. Since the start of commercial operations, landings and catch rates have shown a very high inter-annual variability. Several hypotheses may explain these variations. The alternating cohorts of low abundances with cohorts of much higher abundances, and the annual changes in oceanographic conditions can, for example, directly influence population dynamics. The main objective of this study is therefore to provide a large-scale spatial structure and temporal dynamics of the estuary and northern Gulf of St. Lawrence snow crab population, to better understand recruitment mechanisms of the fishery. To do this, data from commercial fisheries were used. The standardized catch per unit effort (sCPUE) and the size structure of the populations were analyzed. An ascending hierarchical classification revealed a large-scale spatial structure that differentiates five distinct units that do not necessarily correspond to current zones of exploitation. The north-eastern Gulf of St. Lawrence, near the Strait of Belle Isle, is distinguished from the rest of the Gulf. This unit, with an average CPUE of 684.5 kg.std, shows a 40% lower productivity than other areas and a completely different population dynamics. Analysis of the size structure of the population revealed an increasing east to west gradient of the average size of crabs. Multiple correspondences analysis showed that colder environmental conditions and a too high rate of exploitation in the past might explain this dissociation between the crab stocks in the estuary and the Gulf from those located at the northeast end of the Gulf. This unit appears as a population sink.

Keywords : Commercial fisheries, Gulf of St. Lawrence, oceanographic conditions, snow crab population dynamics

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS
RÉSUMÉix
ABSTRACTxi
TABLE DES MATIÈRES xiii
LISTE DES TABLEAUXxv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMESxix
INTRODUCTION
1.1 Mise en Contexte1
1.2 L'ESPECE D'INTERET : LE CRABE DES NEIGES (CHIONOECETES OPILIO)2
1.3 CYCLE DE RECRUTEMENT ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS
1.4 PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS
MATERIEL ET METHODE9
1.5 ZONE D'ETUDE
1.6 ORIGINE DES DONNEES
1.6.1 Prises par unité d'effort10
1.6.2 Largeur de carapace moyenne
1.7 ANALYSES STATISTIQUES
1.7.1 Étude de la structure spatiale de la population14
1.7.2 Étude des variations temporelles14
1.7.3 Influence de la température de l'eau en profondeur15
RÉSULTATS19
1.8 STRUCTURE GEOGRAPHIQUE DE LA POPULATION

1.8.1	Effort de pêche 1	9
1.8.2	Prises par unité d'effort standardisées2	20
1.8.3	Taille moyenne de la carapace 2	25
1.9	VARIATIONS TEMPORELLES DE LA PRODUCTIVITE ET DE LA STRUCTURE EN	
	TAILLE DE LA POPULATION	27
1.9.1	Influence de la température	36
DISCU	USSION	39
1.10	STRUCTURE SPATIALE A GRANDE ECHELLE DE LA POPULATION DE CRABE	
	DES NEIGES DU GOLFE DU SAINT-LAURENT.	39
1.11	VARIATIONS TEMPORELLES	1
1.12	INFLUENCE DE LA TEMPERATURE	14
CONC	CLUSION GÉNÉRALE	17
1.13	IMPLICATIONS POUR LA GESTION DE LA PÊCHERIE 4	17
1.14	PERSPECTIVES DE RECHERCHES	50
ANNE	XES	53
RÉFÉ	RENCES BIBLIOGRAPHIQUES	55

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Identification des trois classes de valeurs utilisées pour transformer les	
variables quantitatives continues en variables qualitatives	16
Tableau 2: Résultats des comparaisons appariées à l'aide du test t de Student. Les	
valeurs significatives sont indiquées en caractère gras	23

xvi

-

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Illustration du golfe du Saint-Laurent et des principales zones de gestion de la pêche au crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe. L'isobathe des 200m est montré	9
Figure 2: Relation entre les prises par unité d'effort (PUE) et le total admissible de capture (TAC) durant la période 1985-2006 pour l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent.	12
Figure 3: Distribution géographique de l'effort de pêche. Le nombre d'années d'exploitation est calculé pour chaque unité spatiale. Les discontinuités dans l'effort de pêche sont représentées par les lignes rouges proches de Havre Saint-Pierre et Banc Bauger (BB).	20
Figure 4: Dendrogramme basé sur la méthode "Ward" illustrant la classification des unités spatiales selon leur similarité en termes de PUES	21
Figure 5: Représentation géographique des groupes d'unités spatiales discriminés par la classification ascendante hiérarchique. La CAH ont été réalisée à partir des données de PUES. Les unités spatiales de la même couleur forment un même groupe. Les zones de gestion sont représentées.	22
Figure 6: Représentation en boite à moustache des PUES annuelles pour chaque groupe d'unités spatiales entre 1985 et 2006. La PUES minimum, le premier quartile, la médiane, le troisième quartile et la valeur maximale sont représentés. La valeur maximum de PUES observée pour le groupe 1 est considérée comme une donnée aberrante et est représentée par un cercle.	24
Figure 7: Dendrogramme basé sur la méthode "Ward" illustrant la classification des unités spatiales selon leur similarité en termes de largeur de carapace	26
Figure 8: Représentation géographique des groupes d'unités spatiales discriminés par la classification ascendante hiérarchique sur la base de leur similarité. La CAH a été réalisée à partir des largeurs de carapace moyenne. Les unités spatiales de la même couleur forment un même groupe. Les zones de gestion sont représentées	26

Figure 9: Distribution des fréquences de tailles des mâles crabes des neiges capturés entre 1994 et 2006 pour chaque groupe d'unités spatiales discriminées par la CAH......27 Figure 10: Illustration des années de l'étude sur le premier plan factoriel de l'analyse en composante principale, pour l'ensemble des sous-groupes géographiques. Les Figure 11: Variations temporelles de la PUES moyenne pour chacun des groupes discriminés par la CAH. Les quatre périodes identifiées par l'ACP sont représentées. 30 Figure 12: Indices de corrélations croisées calculés pour chaque groupe discriminé par la CAH sur la base des PUES moyennes pour une plage de temps s'étendant de -10 jusqu'à +10 années. Les deux lignes bleues représentent l'intervalle de confiance à Figure 13: Résultat de l'analyse factorielle des correspondances représentant l'évolution temporelle de la structure en taille des crabes des neiges échantillonnés entre 1994 et 2006. La projection sur un plan généré par le premier et le second axe factoriel des classes de taille et des années est représentée pour chaque groupe

Figure 14: Résultats de l'analyse des correspondances multiples. La position des
unités spatiales est représentée sur le plan délimité par les deux premiers de l'AFCM.
Les principales caractéristiques (Variables) associées aux unités spatiales sont
également représentées. La position relative des variables les unes avec les autres est
utilisée pour l'interprétation du schéma

xviii

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ACP	Analyse en Composante Principale			
AFC	Analyse Factorielle des Correspondances			
AFCM	Analyse Factorielle des Correspondances Multiples			
AP	Approche de Précaution			
САН	Classification Ascendante Hiérarchique			
MPO	Ministère des Pêches et des Océans du Canada			
PUE	Prises par Unité d'Effort			
PUES	Prises par Unité d'Effort Standardisées			
TAC	Total Admissible de Capture			

ХХ

INTRODUCTION

1.1 MISE EN CONTEXTE

En 2011, le Canada occupait le 20^e rang mondial en termes de volume total des captures, avec 850 mille tonnes débarquées ce qui correspond à 1 % de la production mondiale toutes pêches confondues (MPO, 2012). Auparavant dominée par les poissons de fond, tant au niveau des captures que de la transformation, l'industrie de la pêche au Canada s'est profondément transformée au cours des années 1990 après la chute des stocks de poissons de fond. La contribution de ces espèces a alors peu à peu diminué au profit des crustacés. Ainsi en 2011, la valeur des débarquements de crustacés représentait 68 % de la valeur totale des débarquements pour seulement 37 % des volumes totaux capturés (MPO, 2012). En l'espace de trois décennies, le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*, Brachyura, Majoidea) est devenu la deuxième espèce la plus importante après le homard en termes de valeur commerciale au Canada ataignant à elle seule 22 % de la valeur totale débarquée en 2011 (MPO, 2012).

Le crabe des neiges est la principale espèce de crabe exploitée sur la côte atlantique du Canada où il fait l'objet d'une pêche commerciale côtière ou semi-hauturière (Chiasson *et al.*, 1992). Dans le golfe du Saint-Laurent, la pêche au crabe des neiges a débuté au début des années 1960 dans la partie sud et en 1969 dans la partie nord. Cependant, ce n'est qu'à partir du milieu des années 1980 que cette activité s'est développée avec l'instauration d'une série de permis « côtiers » (Conan et Comeau, 1986 ; Comeau *et al.*, 1998 ; Biron *et al.*, 2008). Par la suite, un deuxième développement a eu lieu au milieu des années 1990 avec la crise du poisson de fond (Comeau *et al.*, 1998).

Au Québec, neuf zones de pêche localisées dans l'estuaire du fleuve Saint-Laurent et au nord du chenal Laurentien ont été mises en place à partir de 1984 avec pour chacune, un contrôle de la durée de la saison de pêche, un nombre de licences de pêche fixé, un nombre de casiers par licence limité et un TAC annuel par zone divisé en quotas individuels (Dufour, 2003). D'autres mesures techniques sont également en place, comme le contrôle de la taille et du maillage des casiers, l'interdiction de capturer des femelles et des crabes blancs et l'instauration d'une taille minimale de capture (largeur de carapace) fixée à 95 mm. Cette taille limite de capture est censée protéger le potentiel reproducteur de la population (Sainte-Marie *et al.*, 1996). Elle n'autorise, en effet, ni la capture des femelles (qui n'atteignent que très rarement cette taille), ni celle de la majorité des mâles adolescents (Sainte-Marie *et al.*, 1995). De plus, la fermeture de secteurs de pêche ou d'une zone de pêche peut être décrétée lorsque la proportion de crabes qui vient de muer (crabes blancs) dépasse 20% de l'ensemble des captures de la zone (Dufour, 2003). Il est alors essentiel de bien connaître la biologie de l'espèce et son comportement.

1.2 L'ESPECE D'INTERET : LE CRABE DES NEIGES (*CHIONOECETES OPILIO*)

Le crabe des neiges est une espèce de crustacé décapode subarctique qui fréquente les eaux profondes et froides de l'océan Atlantique nord-ouest, mais est également présent dans l'océan Pacifique Nord, l'océan Arctique, la mer de Beaufort et la mer de Barents. La distribution de l'espèce s'étend du Groenland jusqu'au golfe du Maine. Dans le golfe du Saint-Laurent, cette espèce occupe traditionnellement les vasières froides et profondes (Squires, 1990). Le crabe des neiges est une espèce grégaire qui, dans sa phase benthique, possède une capacité de dispersion restreinte (Sainte-Marie *et al.*, 2005). Il y a à la fois une migration ontogénique chez les juvéniles et les femelles (associée à la mue terminale chez ces dernières) et des migrations saisonnières pour les mâles adolescents et adultes (associées à la mue et à la reproduction). L'ampleur de ces migrations varie de quelques kilomètres à plusieurs dizaines de kilomètres selon les localités. (Lefebvre et Brêthes, 1991a, Lovrich *et al.*, 1995 ; Comeau *et al.*, 1998 ; Ernst *et al.*, 2005). Son régime

alimentaire est hétérogène et dépend de la composition de la faune benthique ainsi que de la taille des individus (Brêthes *et al.*, 1984 ; Brêthes *et al.*, 1987 ; Lefebvre et Brêthes, 1991b).

Le crabe des neiges est une espèce ovipare. Après fécondation, les œufs sont incubés par les femelles pendant une période qui varie entre une et deux années en fonction des conditions environnementales (Sainte-Marie, 1993). Les œufs sont ensuite relâchés dans la colonne d'eau entre les mois d'avril et juin et donnent des larves pélagiques qui seront dispersées par le biais des courants et des vents. Une particularité de cette espèce réside dans la très longue phase de dispersion larvaire qui peut durer entre trois et cinq mois. Ceci permet alors de maintenir une connectivité démographique à grande échelle géographique (Puebla *et al.*, 2008). À la fin de cette période de dispersion, les larves se métamorphosent en juvéniles et se déposent vers la fin de l'été (Sainte-Marie *et al.*, 1995).

Chez les mâles, trois stades de développement ont été identifiés et bien documentés par Comeau et Conan (1992). En reprenant la terminologie de Sainte-Marie *et al.*, (1995), les mâles se développent en trois étapes. Au début de leur vie benthique, les individus sont « immatures », ils n'ont pas de spermatophore. Les individus deviennent par la suite « adolescents » après une mue de puberté. Pendant cette phase, les individus possèdent des spermatophores, mais leurs pinces restent non différenciées. À la fin de leur croissance, les pinces se différencient et les individus deviennent « adultes ».

Les procédés de croissance et de maturation ont été élucidés par Sainte-Marie *et al.*, (1995) à partir de l'étude des distributions de fréquence de taille, du développement des gonades et de la relation allométrique entre la taille de la carapace et celle des pinces. La croissance du crabe des neiges est ponctuée de mues et se termine par une mue critique dite « terminale » qui marque le passage du stade adolescent au stade adulte (Conan et Comeau, 1986 ; Sainte-Marie *et al.*, 1995). Une fois adultes, les individus cessent de croître. Par conséquent, certains crabes dont la taille observée après la mue terminale peut varier de 40 à 155 mm, n'atteindront jamais la taille minimale de capture autorisée. L'espérance de vie du crabe des neiges après la mue terminale est de 7 à 9 ans soit environ 16 à 17 ans au total et peut occasionnellement dépasser les quinze années (Fonseca *et al.*, 1995 ; Kon *et al.*,

2010). Par ailleurs, l'espérance de vie moyenne est certainement moindre pour les femelles étant donné le taux de croissance comparable jusqu'à la mue terminale que les femelles effectuent en moyenne plus tôt. Il est important de souligner que la valeur commerciale des crabes décroit avec le temps écoulé depuis la mue terminale, la carapace devenant de plus en plus sale puis molle et la perte des pattes. Un dimorphisme sexuel important existe pour cette espèce. La carapace des femelles atteint rarement 95 mm de largeur, tandis que les mâles peuvent dépasser 140 mm de largeur. Ses principaux prédateurs sont les poissons de fond, les phoques et les membres de sa propre espèce (Lovrich *et al.*, 1997; Chabot *et al.*, 2008).

1.3 CYCLE DE RECRUTEMENT ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

La pêcherie de crabes des neiges a toujours montré d'importantes fluctuations tant dans les quantités débarquées que dans les taux de capture (Dufour 1995; Sainte-Marie et al., 1996; Caddy et al., 2005). Les débarquements commerciaux ont atteint des maximums en 1995 et en 2002 (respectivement 7460 tonnes et 10470 tonnes pour l'ensemble de l'estuaire et du nord du golfe), et ils se situent autour de 8000 tonnes depuis 2006. Ceci témoignerait de l'alternance de cohortes de faibles abondances avec des cohortes d'abondance beaucoup plus élevée du fait de la grande variabilité du taux de recrutement (Lovrich et al., 1995, Sainte-Marie et al., 1996). Dans le nord du golfe du Saint-Laurent, des cycles de recrutement de 8 à 12 ans avec des vagues et des creux de recrutement ont été suggérés (Sainte-Marie et al., 1996). Des campagnes annuelles d'échantillonnage dans la baie Sainte-Marguerite sur la Côte-Nord du golfe du Saint-Laurent (Québec, Canada) montrent des vagues de recrutement d'au maximum cinq cohortes de fortes abondances suivies par un creux d'au moins trois cohortes d'abondances plus faibles (Lovrich et al., 1995; Sainte-Marie et al., 1996). Cependant, depuis 1998, l'apparente cyclicité observée dans les indices de pêche commerciale est moins évidente. De plus, une baisse importante des indices d'abondance pour l'ensemble de l'estuaire et du nord du golfe a été observée en 2003 et ces derniers sont demeurés très faibles dans la partie nord-est du golfe. Ceci a entraîné la mise en place d'un moratoire pour la zone à l'extrémité nord-est du golfe (Zone

13) jusqu'en 2008 où seul un très faible quota de 150 tonnes a été récemment autorisé (MPO 2008).

Les facteurs environnementaux comme la température de l'eau peuvent influencer les cycles de recrutement du crabe des neiges. En effet, il est admis pour d'autres espèces de crustacés que les fluctuations climatiques ont un effet direct sur la dynamique des populations en induisant une variation du taux de survie et de l'abondance (Garcia, 1984; Clark *et al.*, 2000, Koeller *et al.*, 2009).

Chez les femelles de l'espèce, la fécondité est proportionnelle à leur taille (Sainte-Marie 1993, Comeau *et al.*, 1999). Or le taux de croissance et la taille à l'âge adulte sont positivement corrélés à la température (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie 1998, Sainte-Marie et Gilbert 1998, Orensanz *et al.*, 2007, Sainte-Marie *et al.*, 2008). Chez les mâles, il existe une forte relation entre la taille à la mue terminale et la température (Burmeister et Sainte-Marie, 2010; Dawe *et al.*, 2012). De plus, dans le golfe du Saint-Laurent, l'habitat benthique du crabe est intimement lié à la couche intermédiaire froide (CIF) (Sainte-Marie et Gilbert, 1998; Briand, 2003). Or, le volume de cette couche d'eau ainsi que sa température varient annuellement. Depuis le milieu des années 1980, cette couche d'eau est globalement plus épaisse et plus froide que par le passé, et ceci était encore plus flagrant entre 1990 et 1994 (Gilbert et Pettigrew 1997). Depuis environ 2005, la tendance est au rétrécissement et au réchauffement de la CIF.

Des facteurs endogènes densité-dépendants ont également été proposés pour expliquer la variabilité du taux de recrutement (Sainte-Marie *et al.*, 1996, Caddy *et al.*, 2005). En effet, comme les types de substrats affectent la sédimentation des larves de crustacés et que les premiers stades benthiques sont supposés être très sténothermes, les individus récemment sédimentés n'ont seulement accès qu'à une partie restreinte de la niche écologique (Dionne *et al.*, 2003; Sainte-Marie *et al.*, 2005). Lorsque la densité d'individus est trop élevée et que l'ensemble de l'espace est déjà occupé par les cohortes précédentes, les individus juvéniles subissent alors une prédation importante exercée à la

fois par les individus adolescents du crabe des neiges, mais aussi par les autres espèces benthiques (Dutil *et al.*, 1997, Lovrich et Sainte-Marie., 1997; Squires et Dawe 2003).

Cependant, l'attrition par cannibalisme/compétition ainsi que la dispersion éventuelle, du fait de leur plus grande mobilité, des plus vieilles cohortes juvéniles accumulées permet de libérer de l'espace, autorisant du même coup le recrutement d'une nouvelle cohorte dans des proportions importantes (Sainte-Marie *et al.*, 1996 ; Lovrich et Sainte-Marie, 1997 ; Comeau *et al.*, 1998). Ce déplacement est déterminé à la fois par les facteurs environnementaux et par les facteurs de densité-dépendance. Dans le golfe du Saint-Laurent, les facteurs densité-dépendants ont été proposés comme étant une des principales causes de variations du recrutement (Sainte-Marie *et al.*, 1996 ; Caddy *et al.*, 2005). Cependant, du fait de la croissance lente du crabe des neiges, un délai important par rapport à la force relative des cohortes subsiste avant que la variation ne soit visible dans les débarquements.

1.4 PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS

Tout comme les facteurs environnementaux, la pêche doit être considérée comme une perturbation physique qui peut influencer de manière importante la dynamique des populations (Blanchard *et al.*, 2004 ; Sainte-Marie *et al.*, 2008). Dans un contexte général de surexploitation de la ressource et de déclin généralisé des différents stocks de pêche à travers le monde, les chercheurs réfléchissent actuellement aux différentes possibilités de gestion pour permettre une exploitation durable de la ressource halieutique (Orensanz *et al.*, 1998 ; CCRH, 2005). Gestion intégrée, approches écosystémiques et modèles bioéconomiques sont autant d'outils proposés aux gestionnaires et aux instances politiques.

Parmi les stratégies développées, l'approche de précaution (AP) est une démarche de gestion qui préconise une prise de décision dans un contexte d'incertitude à l'égard des facteurs pouvant influencer la productivité des stocks (CCRH, 2005). L'AP est un cadre de travail destiné essentiellement à protéger les stocks de la surexploitation et doit permettre leur maintien à un niveau suffisant afin de garantir un succès reproducteur à long terme et

ainsi permettre une exploitation durable (CCRH, 2005). Cette approche préconise, entre autres, la mise en place de mesures prudentes dans le but d'éviter de causer des dommages irréversibles aux stocks et de faire correspondre la capacité d'exploitation à la productivité de la ressource. Dans cette optique, des seuils et des cibles concernant les taux d'exploitation sont nécessaires afin d'identifier les niveaux de risque liés aux différents niveaux d'exploitation.

Le MPO cherche donc à appliquer l'AP aux stocks de crabes des neiges. Or le développement d'une pêche durable passe obligatoirement par l'acquisition de connaissances suffisantes sur l'espèce afin d'optimiser la protection du stock de géniteurs et assurer un bon recrutement à la pêche (nombre de nouveaux individus disponibles pour la capture). Dans ce sens, le MPO cherche à améliorer les connaissances sur la structure des stocks de crabes des neiges dans tout l'Atlantique afin de pouvoir adapter des cibles et des limites d'exploitation appropriées.

Actuellement, les décisions de gestion sont prises dans un contexte d'incertitude concernant les facteurs qui ont une incidence sur le recrutement du crabe (CCRH, 2005). Par exemple, les frontières des zones de gestion de la pêche dans le golfe du Saint-Laurent ont été fixées à une période où les connaissances sur la biologie de l'espèce étaient encore limitées. Ces zones englobent parfois des territoires avec des caractéristiques physico-chimiques très différentes (Sainte-Marie *et al.*, 2005). Malgré l'inter-connectivité des zones assurée par le biais de la dispersion larvaire, une hétérogénéité dans les tendances démographiques à l'intérieur de chacune des zones a cependant été observée. L'absence de vision globale de la population de crabes des neiges de l'estuaire et du nord du golfe n'a jusqu'à présent pas permis de cerner les mécanismes du recrutement à la pêche du crabe des neiges au travers de l'ensemble de cette région.

Dans ce contexte, l'objectif principal de cette étude est de préciser la structure à grande échelle de la pêcherie de crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent afin de mieux comprendre les mécanismes qui engendrent des fluctuations dans la dynamique des populations. De cet objectif principal découlent trois objectifs spécifiques. Le premier objectif est d'identifier à partir des indices d'abondance et de la structure en taille de la population, les unités géographiques définies par des paramètres de population qui composent la population de crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent. Le deuxième objectif est d'identifier des relations temporelles à la fois pour les indices d'abondance et de taille entre les différentes unités géographiques. Le troisième objectif de cette étude est de mettre en lumière la relation entre les facteurs environnementaux et la dynamique de la population.

Les objectifs de ce projet ont été atteints en testant trois hypothèses de travail :

 HO_1 : Il n'existe pas d'unités démographiques distinctes au sein de la population du crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent.

 HO_2 : Il n'existe pas de liens entre les différentes unités démographiques.

 HO_3 : La température de l'eau n'a pas d'influence directe sur la dynamique de la population et sur la structure en tailles de la population.

Cette étude s'inscrit dans le cadre du projet d'évaluation des stratégies de gestion de la pêche au crabe, développé conjointement par les provinces de Québec et de Terre-Neuve. Ce projet doit permettre le développement d'une stratégie d'exploitation pour le crabe des neiges qui prend en compte les variations environnementales afin de mettre au point une approche de précaution concernant l'exploitation commerciale du crabe des neiges dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent.

MATERIEL ET METHODE

1.5 ZONE D'ETUDE

Le golfe du Saint-Laurent est une mer semi-fermée et très fortement stratifiée d'approximativement 226 000 km2 (Koutitonsky and Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003). Situé dans la partie est du Canada, le golfe est connecté à l'océan Atlantique par le détroit de Cabot au sud et par le détroit de Belle-Île au nord (Fig.1). L'estuaire maritime du Saint-Laurent est généralement inclus dans la définition élargie du golfe (Dufour et Ouellet, 2007).



Figure 1: Illustration du golfe du Saint-Laurent et des principales zones de gestion de la pêche au crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe. L'isobathe des 200m est montré.

La partie nord du golfe et l'estuaire du fleuve Saint-Laurent sont divisés en neuf zones de pêche. Afin de limiter les biais et de ne conserver que les données les plus représentatives, seules les données provenant des cinq zones traditionnelles de pêche au crabe des neiges les plus exploitées (13, 14 15, 16, et 17) ont été conservées pour l'étude.

Dans le nord du golfe du Saint-Laurent de deux chenaux partent du chenal Laurentien et atteignent des profondeurs de plus de 300 m. Le chenal d'Esquiman s'étend vers le détroit de Belle Isle, et le chenal d'Anticosti s'étend dans le détroit de Jacques-Cartier, au nord de l'île d'Anticosti (Fig. 1). Les masses d'eaux provenant du Labrador entrent par le détroit de Belle-Île et peuvent atteindre le fond, à plus de 200 m dans la fosse de Mécatina et ont des températures se rapprochant du point de congélation (-1,8 à 0 °C : Galbraith 2006). Le long de la Côte-Nord du golfe du Saint-Laurent, les principaux courants marins sont orientés de l'est vers l'ouest, longant la côte jusqu'à la gire cyclonique à l'ouest de l'île d'Anticosti avant de se joindre au courant de Gaspé (Dufour et Ouellet, 2007).

1.6 ORIGINE DES DONNEES

1.6.1 Prises par unité d'effort

Toutes les données de cette étude proviennent du ministère des Pêches et des Océans du Canada (MPO). Les journaux de bord des pêcheurs, les reçus de transactions des usines de débarquement ainsi que les données des échantillonnages commerciaux à quai et en mer ont été compilés pour la période de 1985 à 2006.

Pour chaque sortie de pêche, les capitaines doivent déclarer au ministère un certain nombre d'informations relatives à leurs pratiques de pêche telles que le nombre de casiers relevés, leur position géographique ainsi que la quantité de crabes capturés. Ces données ont permis de calculer des prises par unité d'effort (PUE) exprimées en kg/casier. Comme plusieurs types de casiers ont été utilisés entre 1985 et 2006, seules les données de pêche concernant les casiers de types « japonais » ont été gardées pour les analyses. Le casier japonais a une forme de cône tronqué au sommet avec un diamètre de 1,22 m à la base et de 0,71 m à l'apex pour une hauteur de 58 cm (Sainte-Marie et Turcotte, 2003). Ceci permet de s'affranchir des biais liés à la différence de capturabilité entre les différents casiers (Lafleur *et al.*, 1983; Sainte-Marie et Turcotte, 2003).

La PUE reflète l'efficacité de capture de la ressource et peut être considéré comme un indicateur d'abondance (Groeneveld *et al.*, 2003). Cependant, pour la pêcherie de crabe des neiges, un Total Admissible de Capture (TAC), exprimé en tonnes, est également déterminé pour chacune des zones de pêche. Ce TAC est ajusté tous les ans, sur la base des PUE, des données des relevés post-saison et des indices de condition biologique de la ressource (taille moyenne, indice de condition de carapace, poids moyen des réserves de sperme stockées par les femelles). De ce fait, il peut également être considéré comme un indice d'abondance estimé pour l'année. Les données de PUE reflètent donc la performance de la pêcherie qui est influencée par les décisions de gestion comme le TAC. Ces deux termes ne sont pas indépendants. La régression linéaire entre log(PUE) et log(TAC) révèle l'existence d'une relation positive significative (R² adj = 0.96; p < 0.001) (Fig. 2).

Il a donc été décidé de normaliser la PUE en fonction du TAC à partir de cette droite de régression pour obtenir une PUE standardisée (PUES) :

$$PUES = \frac{PUE}{TAC^{0.34}} \times 1000 \tag{1}$$

Selon cette formule, les PUES sont exprimées en kg.casier⁻¹.tonnes^{0.34}. Afin d'alléger le texte et de faciliter la lecture du document, cette unité sera simplifiée dans la suite du texte en « kilogramme standardisé » (abréviation kg.std)



Figure 2: Relation entre les prises par unité d'effort (PUE) et le total admissible de capture (TAC) durant la période 1985-2006 pour l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent.

Dans ce sens, si le TAC est bien ajusté aux fluctuations de l'abondance de crabe des neiges, cet indice standardisé devrait rester relativement constant. Cependant, des variations de l'indice PUES indiqueraient que les PUE et le TAC sont découplés. Ceci peut être dû à des mesures de gestion inadéquates liée à une évaluation erronée de l'état de la ressource se traduisant par une modification du TAC ou à des changements dans le succès de pêche se traduisant par une variation de l'indice de PUE. Cette dernière solution pourrait alors être le résultat de changements dans la population de crabes ou dans l'efficacité des pêcheurs. Dans ce contexte, les variations des PUES sont alors plus intéressantes que ses valeurs en elles-mêmes.

Afin d'identifier une structure géographique de la population de crabes des neiges, le golfe et l'estuaire du Saint-Laurent ont été divisés en unités spatiales de dix minutes de longitude par dix minutes de latitude, formant une grille couvrant l'ensemble de la zone

d'étude. Des valeurs moyennes de PUES ont alors été calculées par année pour chaque unité spatiale. Ceci nous permet de limiter les biais causés par les différences d'efficacité de chaque pêcheur et par la diminution de la ressource qui est fonction de l'avancement dans la saison de pêche. Le fait de moyenner les valeurs de PUES permet alors de réduire leur variabilité annuelle. Des 410 unités spatiales exploitées durant la période de l'étude, seules celles exploitées au moins 50 % du temps (un minimum de 11 années sur les 22 années de la base de données) ont été gardées pour les analyses de la PUES. Ceci résulte en une matrice de données formée de 112 unités spatiales pour 22 années d'observations.

1.6.2 Largeur de carapace moyenne

Afin d'étudier les variations spatiales et temporelles de la structure en taille de la population de crabes des neiges, les données issues de l'échantillonnage commercial en mer ont été utilisées. Les échantillonneurs du MPO mesurent la largeur de la carapace (1 mm de précision) depuis 1985, mais la couverture spatiale de l'échantillonnage a considérablement augmenté à partir de 1994. Par conséquent, seules les données récoltées entre 1994 et 2006 ont été utilisées. Tout comme pour les PUE, seules les données issues des casiers « japonais » ont été conservées dans l'optique de réduire les biais. Malgré la taille limite de capture, il est fréquent d'observer des crabes dont la taille est inférieure à 95 mm dans les casiers. Pour cette raison, les crabes des neiges dont la largeur de carapace était comprise entre 80 mm et 150 mm ont été gardés pour les analyses statistiques. Au-delà de ces bornes, fixées de manière arbitraire, les individus capturés étaient jugés non représentatifs de l'abondance de ces classes de taille dans la population. La taille moyenne des crabes a été calculée par année pour chaque unité spatiale décrite précédemment. Des 331 unités échantillonnées entre 1994 et 2006, seules les 74 unités les plus échantillonnées (plus de 50 % des années) ont été gardées pour les analyses statistiques de la largeur de carapace moyenne.

1.7 ANALYSES STATISTIQUES

1.7.1 Étude de la structure spatiale de la population.

Les analyses statistiques utilisées sont basées sur des méthodes descriptives multivariées qui incluent des analyses de classification et d'ordination (Pelletier et Ferraris, 2000; Verdoit *et al.*, 2003). Cette approche permet de définir des groupes d'unités spatiales qui sont similaires en se basant sur les variables d'abondance et de taille des individus.

La classification ascendante hiérarchique (CAH), basée sur le critère de variance minimum de Ward (Ward, 1963) a été utilisée afin d'identifier les différents groupes composés des unités spatiales les plus similaires entre elles. Les groupes ont été déterminés par associations successives de chaque unité spatiale. Cette analyse a été réalisée une première fois en utilisant les données de PUES moyennes et une seconde fois avec les données de largeur de carapace moyennes. Les données de PUES ont été transformées au préalable selon a relation y'= log (y+1) puis centrées et réduites. Les largeurs de carapace moyennes ont été centrées et réduites sans aucune transformation préalable. La fonction « hclust » du package ade4 du logiciel statistique R a été utilisée pour réaliser la classification des unités spatiales (Dray et Dufour, 2007). Une ANOVA à mesures répétées a ensuite été utilisée afin de tester statistiquement les différences entre les groupes d'unités spatiales déterminés sur la base des valeurs de PUES. La différence entre les groupes d'unités spatiales distinguées sur la base des largeurs de carapace moyenne a été testée avec le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis. Pour finir, tous les différents groupes d'unités spatiales ont été représentés sur des cartes.

1.7.2 Étude des variations temporelles

Afin d'étudier les relations temporelles qui existent entre les différentes unités spatiales identifiées au préalable sur la base des PUES, une analyse en composante principale a été utilisée pour identifier les années similaires entre 1985 et 2006 et identifier

des périodes. Comme chaque unité spatiale n'a pas forcément été exploitée chaque année durant la période d'étude, les valeurs manquantes ont été remplacées par les valeurs de PUES moyenne pour cette période. Une analyse statistique des séries temporelles a également été réalisée à l'aide de corrélations classiques. L'analyse des corrélations croisées permet d'étudier les relations statistiques entre chaque groupe d'unités spatiales discriminé par la classification ascendante hiérarchique et les variables environnementales. (Borges *et al.*, 2003). La fonction « ccf » du langage R a été utilisée afin de réaliser cette analyse.

Les variations temporelles de la largeur de carapace moyenne ont été analysées à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (Bouchard *et al.*, 1986). Cette technique permet d'obtenir une vue globale de la variation de la structure en taille de la population durant la période de l'étude. Pour les besoins de cette analyse, les largeurs de carapace ont auparavant été regroupées en classes de taille de 5 mm (voir Annexe). L'abondance de crabe a par la suite été évaluée pour chaque classe entre 1994 et 2006 afin de calculer la distribution de fréquence de taille annuelle.

1.7.3 Influence de la température de l'eau en profondeur

Les données de température du golfe du Saint-Laurent ont été obtenues à partir du programme du MPO « Atlantic zone Monitoring Program » (AZMP) et des campagnes d'échantillonnage du MPO (Galbraith *et al.*, 2008). Plus de détails concernant la prise des données sont disponibles dans les rapports annuels des conditions océanographiques dans le golfe du Saint-Laurent produit par le Secrétariat canadien de consultations scientifiques. Dans le cadre de cette étude, les données de température moyenne de l'eau à 150 m et à 200 m de profondeur ont été utilisées. Ces données couvrent une large zone géographique comprenant l'estuaire, le nord-ouest du golfe, le chenal d'Anticosti et le chenal Mecatina (Galbraith *et al.*, 2008).

La relation entre les PUES, les TAC et les données de température à 150, 200 et 250 m de profondeur a été mise en évidence à l'aide d'une analyse des correspondances

multiples. Cette méthode permet de représenter sur un même plan des variables quantitatives et qualitatives. Pour cela, la température, la PUES et le TAC ont au préalable été transformés en données qualitatives. Pour cela, les données ont été regroupées en trois classes d'égale importance. Le premier tiers des valeurs de chaque variable a été regroupé dans la catégorie 1 = Faible; le deuxième tiers des valeurs dans la catégorie 2 = Moyen; et le troisième dans la catégorie 3 : Élevée. L'ensemble des catégories est résumé dans le tableau 1. Par exemple, la variable « TAC.1 » correspond au premier tiers des unités spatiales qui ont le plus faible total admissible de capture et la variable « TAC.3 » correspond au tiers des unités spatiales qui ont le total admissible de capture le plus élevé. De cette manière, chaque unité spatiale en plus d'être définie par des variables de productivité (PUES moyenne, taille moyenne) est également définie par des variables est qualitatif, cela autorise la projection à la fois des unités spatiales et des variables sur un seul et unique plan factoriel qui permet de réaliser des regroupements de variables ainsi que des comparaisons.

Par la suite, un tableau disjonctif complet a été calculé en utilisant la fonction "acm.disjunctif". Cette matrice correspond à une table de fréquence. Par conséquent, il est possible de procéder à une simple analyse des correspondances sur les données ainsi transformées à l'aide de la fonction "dudi.coa" du package ade4 (Dray and Dufour, 2007).

Effectif	Valeur	Valeur	Classes	Variable
	max	min		
1006	636,6	12,0	PUES.1	PUES
1005	1053,9	636,6	PUES.2	
1006	6940,6	1054,0	PUES.3	

Tableau 1: Identification des trois classes de valeurs utilisées pour transformer les variables quantitatives continues en variables qualitatives.

TAC	TAC.1	18	889	1009
	TAC.2	910	2357	1045
	TAC.3	2367	5001	963
T°150m	T_150.1	-1,57	1,43	909
	T_150.2	1,54	2,74	906
	T_150.3	2,78	5,80	901
T°200m	T_200.1	-1,41	3,51	879
	T_200.2	3,54	4,32	885
	T_200.3	4,37	4,91	843
Taille	taille.1	89,29	102,09	326
	taille.2	102,14	108,06	325
	taille.3	108,06	120,62	326
RESULTATS

1.8 STRUCTURE GEOGRAPHIQUE DE LA POPULATION

1.8.1 Effort de pêche

Une première indication de la structure spatiale de la pêche commerciale au crabe des neiges dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent peut être évaluée à partir de l'étude de la répartition de l'effort de pêche. Ce dernier n'est pas uniformément distribué au travers des 331 unités spatiales qui quadrillent l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. En effet des zones où l'effort de pêche est plus intense, peuvent être identifiées et sont généralement situées à proximité des principaux ports de pêche (Fig. 3). On observe également deux discontinuités majeures dans l'effort de pêche qui correspondent à des zones peu ou pas exploitées. Ces zones sont situées vis-à-vis de Havre-Saint-Pierre et à proximité du Banc Bauger (BB). Ces deux zones ont déjà été identifiées par Sainte-Marie *et al.*, (2005) et sont composées d'unités spatiales exploitées moins de cinq années entre 1985 et 2006 (Fig. 3).



Figure 3: Distribution géographique de l'effort de pêche. Le nombre d'années d'exploitation est calculé pour chaque unité spatiale. Les discontinuités dans l'effort de pêche sont représentées par les lignes rouges proches de Havre Saint-Pierre et Banc Bauger (BB)

1.8.2 Prises par unité d'effort standardisées

La CAH réalisée à partir des données de PUES, distingue deux grands groupes (A, B) qui peuvent ensuite être divisés en cinq sous-groupes d'unités spatiales (Fig. 4). Chaque sous-groupe distingué par la CAH regroupe les unités spatiales qui présentent le plus de similarité en termes de productivité. L'ANOVA à mesures répétées confirme que les différents sous-groupes distingués par la CAH sont statistiquement différents (F=49,99; p<0,001) et le test de Leven indique que les variances des groupes sont homogènes (F=4,20; p =0,004) ce qui autorise la comparaison.



Figure 4: Dendrogramme basé sur la méthode "Ward" illustrant la classification des unités spatiales selon leur similarité en termes de PUES

En représentant les différents groupes distingués par les CAH sur une carte du golfe du Saint-Laurent, il est possible d'identifier la structure spatiale à grande échelle de la population de crabe des neiges (Fig. 5).



Figure 5: Représentation géographique des groupes d'unités spatiales discriminés par la classification ascendante hiérarchique. La CAH ont été réalisée à partir des données de PUES. Les unités spatiales de la même couleur forment un même groupe. Les zones de gestion sont représentées.

On constate ainsi que la zone localisée à l'extrémité nord-est du golfe du Saint-Laurent, à proximité du détroit de Belle-Île, correspond à un groupe d'unités spatiales complètement distinct du reste de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Cette région correspond au sous-groupe I discriminé par la CAH. Cette zone regroupe les unités spatiales qui présentent la plus faible productivité avec une valeur moyenne de PUES de 684,5 kg.std entre 1985 et 2006. Le test de comparaison appariée de moyenne de Student *a posteriori* révèle que la PUES moyenne du sous-groupe I est statistiquement différente de la PUES moyenne des sous-groupes 2, 4 et 5 (Tableau 2).

Sous-Groupe	Sous-Groupe	Sous-Groupe	Sous-Groupe		
1	2	3	4		
<0,001	-	-			
0,132	<0,001	-	-		
0,005	0,010	0,149	-		
<0,001	<0,001	<0,001	<0,001		
	Sous-Groupe 1 <0,001 0,132 0,005 <0,001	Sous-Groupe Sous-Groupe 1 2 <0,001	Sous-Groupe Sous-Groupe Sous-Groupe 1 2 3 <0,001		

Tableau 2: Résultats des comparaisons appariées à l'aide du test t de Student. Les valeurs significatives sont indiquées en caractère gras.

Plus à l'ouest de cette zone, la CAH discrimine une zone où la productivité est beaucoup plus élevée. Les unités spatiales exploitées entre dans les secteurs de Havre-Saint-Pierre et de La Tabatière sont, pour la grande majorité, regroupées dans les sous-groupes 2 et 5, caractérisée par des PUES moyenne de respectivement 1 219 kg.std et 1 771 kg.std (Fig. 6). Cette zone montre également une forte variabilité temporelle en terme de PUES avec des déviations standards de 347,4 et 322,3 kg.std.



Figure 6: Représentation en boite à moustache des PUES annuelles pour chaque groupe d'unités spatiales entre 1985 et 2006. La PUES minimum, le premier quartile, la médiane, le troisième quartile et la valeur maximale sont représentés. La valeur maximum de PUES observée pour le groupe I est considérée comme une donnée aberrante et est représentée par un cercle.

La CAH permet également de distinguer la région de Sept-Îles comme une zone ayant ses propres particularités. En effet, on observe entre Havre-Saint-Pierre et Sept-Îles un gradient de productivité négatif quand on se déplace de l'est vers l'ouest. Les unités spatiales localisées plus à l'est sont regroupées dans le sous-groupe 2 de la CAH qui possède une valeur moyenne de 1219,1 kg.std. Les unités spatiales plus à l'ouest de cette zone appartiennent, quant à elles, au sous-groupe 3. La valeur moyenne de PUES y est plus faible avec 842,2 kg.std.

La dernière zone géographique discriminée par la CAH correspond à l'estuaire du Saint-Laurent. Cette zone, située le plus à l'ouest de la zone d'étude, est majoritairement

associée aux sous-groupes 2 et 4. Les PUES moyenne des unités spatiales y sont respectivement de 1 219 kg.std et 966 kg.std. La comparaison des moyennes réalisée *a posteriori* indique que cette différence n'est pas statistiquement significative.

1.8.3 Taille moyenne de la carapace

La CAH réalisée à partir des largeurs de carapace moyennes permet de distinguer trois sous-groupes d'unités spatiales (Fig. 7). Le test de comparaison des rangs de Kruskal-Wallis confirme que les trois groupes identifiés sont statistiquement différents (p<0,001). Cette analyse révèle également que la zone localisée à l'extrémité nord-est du golfe du Saint-Laurent est distincte du reste de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (Fig. 8). Cette région correspond à elle seule, au sous-groupe 3 discriminé par la CAH. La faible productivité de cette zone est confirmée par des largeurs de carapace moyennes plus faibles que dans les autres secteurs du golfe et dans l'estuaire avec une prédominance de crabes de petite taille (80-95 mm) et une taille moyenne de 95,4 mm (\pm 1,1 mm) (Fig. 9).

Plus à l'ouest, entre les secteurs de Natashquan et de Havre-Saint-Pierre, les unités spatiales sont, pour la grande majorité, regroupées dans le sous-groupe 1 discriminé par la CAH (Fig. 8). La productivité plus élevée de la zone se traduit par une largeur moyenne de carapace plus importante que dans la zone localisée plus à l'est avec une valeur moyenne de 103,2 mm (\pm 1,3 mm) qui souligne la prédominance de crabes de tailles intermédiaires (90-105 mm) (Fig. 9).



Figure 7: Dendrogramme basé sur la méthode "Ward" illustrant la classification des unités spatiales selon leur similarité en termes de largeur de carapace.



Figure 8: Représentation géographique des groupes d'unités spatiales discriminés par la classification ascendante hiérarchique sur la base de leur similarité. La CAH a été réalisée à partir des largeurs de carapace moyenne. Les unités spatiales de la même couleur forment un même groupe. Les zones de gestion sont représentées.



Figure 9: Distribution des fréquences de tailles des mâles crabes des neiges capturés entre 1994 et 2006 pour chaque groupe d'unités spatiales discriminées par la CAH.

Entre Havre-Saint-Pierre et Sept-Îles, les unités spatiales localisées à l'est sont regroupées dans le sous-groupe 2 (Fig. 8). Ce groupe montre les valeurs les plus élevées de largeur de carapace avec une largeur moyenne de 108,6 mm ($\pm 1,9 \text{ mm}$). Les unités spatiales plus à l'ouest appartiennent au sous-groupe 1 (Fig. 8) et sont caractérisées par une valeur de taille moyenne plus faible avec 103,2 mm ($\pm 1,3 \text{ mm}$).

L'estuaire du Saint-Laurent est pratiquement complètement associé au sous-groupe 2 de la CAH réalisée avec les données de taille. Ceci témoigne que les individus capturés dans cette région sont en moyenne plus grands que dans le golfe du Saint-Laurent avec une largeur moyenne de 108,6 mm (±1,9 mm).

1.9 VARIATIONS TEMPORELLES DE LA PRODUCTIVITE ET DE LA STRUCTURE EN TAILLE DE LA POPULATION

L'évolution temporelle des PUES moyennes des cinq sous-groupes d'unités spatiales précédemment discriminés par la CAH est représenté sur la figure10. L'analyse en composante principale (ACP) réalisée à partir de ces données révèle que les variations temporelles des PUES sont moins claires que la structure spatiale de la population basée sur ce même indice. Malgré le fait que le premier plan de l'ACP défini par les deux premiers axes explique 51,7% de la variabilité totale des PUES, les groupes d'années ne sont pas facilement distinguables (Fig. 10). Néanmoins, une variation temporelle est bien visible dans les tendances des PUES et quatre périodes peuvent être identifiées (Fig. 11).



Figure 10: Illustration des années de l'étude sur le premier plan factoriel de l'analyse en composante principale, pour l'ensemble des sous-groupes géographiques. Les différentes périodes sont encerclées.

La première période correspond aux années 1985 à 1989 et se distingue particulièrement des autres années (Fig. 11). Elle est caractérisée par les plus faibles valeurs de PUES pour l'ensemble du golfe du Saint-Laurent (874,7 kg.std, ± 97,1 kg.std). Durant cette période les taux de captures de la zone à l'extrémité nord-est du golfe (sous-groupe 1) étaient parmi les plus élevés du golfe avec 824,8 kg.std ce qui témoigne d'une forte abondance locale de crabe dans le passé (Fig. 11). Après 1985, la PUES moyenne a rapidement diminué pour ce sous-groupe jusqu'à atteindre des valeurs inférieures à 600

kg.std. Après 1988, les PUES sont demeurées stables jusqu'en 2006 à un niveau faible compris entre 500 et 800 kg.std (Fig. 11).

La deuxième période de 1990 à 1997 correspond au passage d'une vague importante de recrutement. Les PUES ont, dans un premier temps, montré une augmentation importante généralisée pour l'ensemble des sous-groupes à l'exception du sous-groupe 1. Tous sous-groupes confondus, la PUES est passé de 929 kg.std en 1990 à 1342 kg.std en 1993. Cette augmentation est principalement due aux sous-groupes 2 et 3 qui ont montré une augmentation constante de leur PUES entre 1989 et 1993, passant de 946 kg.std à 1715 kg.std pour le sous-groupe 2 et de 579 kg.std à 1312 kg.std pour le groupe 3 (Fig. 11). Une tendance similaire est également observable pour les sous-groupes 4 et 5, dont les PUES sont passées de 659 kg.std en 1990 à 1 419 kg.std en 1993 pour le sous-groupe 4 et de 770 kg.std à 1021 kg.std pour le sous-groupe 5.

Par la suite, les PUES se sont stabilisées avant de diminuer de manière plus ou moins importante entre 1994 et 1997. Pour le sous-groupe 2, la PUES est ainsi passée de 1 664 kg.std à 1 113 kg.std alors que ce même indice a chuté de 1 312 kg.std à 1 021 kg.std pour le groupe 3 (Fig.8). De la même manière, la PUES moyenne du sous-groupe 4 est passée de 1 058 kg.std à 782 kg.std sur la même période (Fig. 11). Pour le sous-groupe 5, la diminution n'est pas aussi marquée puisque l'indice de PUES a progressivement diminué pour atteindre 940 kg.std en 2002 (Fig. 11).

La troisième période s'étend de 1998 à 2002. Elle est caractérisée par un indice global de PUES qui demeure stable entre 1 050 et 1 124 kg.std. Néanmoins cette période est caractérisée par un contraste entre l'estuaire du Saint-Laurent et le reste du golfe. Dans l'estuaire, principalement composé des unités spatiales du sous-groupe 4, on observe une augmentation des PUES qui passent de 782 kg.std en 1998 à 1 337 kg.std en 2002 (Fig. 8). Tous les autres groupes d'unités spatiales montrent des diminutions de la PUES de 54% pour le sous-groupe 1, 18% pour le sous-groupe 2, 72% pour le sous-groupe 3 et 23% pour le sous-groupe 5 (Fig. 11). Juste après cette importante diminution, les PUES moyennes ont



augmenté à nouveau pour atteindre leur maximum historique en 2005 avec une moyenne de 1 335 kg.std à l'échelle du golfe.

Figure 11: Variations temporelles de la PUES moyenne pour chacun des groupes discriminés par la CAH. Les quatre périodes identifiées par l'ACP sont représentées.

Les corrélations croisées (CCF) ont été utilisées pour identifier les relations temporelles entre les sous-groupes d'unités spatiales identifiés par la CAH sur un pas de temps de - 10 à +10 années (Fig. 12). Cette analyse révèle que les sous-groupes d'unités spatiales 2, 3 et 5, tous principalement situés au centre de la zone d'étude, entre Sept-Îles et La Tabatière, montrent une évolution temporelle des PUES moyennes qui est similaire. Les sous-groupes 2 et 3 évoluent en phase, c'est-à-dire que le niveau de corrélation maximum est le plus élevé au pas de temps de 0 année. Pour sa part, les PUES moyennes du sous-groupe 5 évoluent dans le temps avec une année de retard par rapport aux sous-groupes 2 et 3.

L'analyse des séries temporelles révèle également que les sous-groupes localisés aux extrémités de la zone d'étude c'est-à-dire l'estuaire du Saint-Laurent (sous-groupe 4) et le nord-est du golfe (sous-groupe 1) ne sont pas en phase avec les autres groupes. Le groupe 4 montre un degré de corrélation maximum avec les groupes 2 et 3 pour un pas de temps de – 9 ans (Fig.12). Ce résultat illustre que l'évolution temporelle des groupes 2 et 3 entre 1989 et 1997 est identique à l'évolution temporelle du groupe 4 entre 1998 et 2003 (Fig. 12). Quant au groupe 1, il ne montre aucune corrélation avec les autres groupes ce qui témoigne d'une dynamique complètement distincte (Fig. 12).



Figure 12: Indices de corrélations croisées calculés pour chaque groupe discriminé par la CAH sur la base des PUES moyennes pour une plage de temps s'étendant de -10 jusqu'à +10 années. Les deux lignes bleues représentent l'intervalle de confiance à un niveau de 95 %.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) a été utilisée afin d'évaluer les variations temporelles de la distribution en taille de la population de crabe des neiges. L'analyse a été réalisée à partir de la matrice de fréquence des tailles de crabes regroupées par classe de 5 mm, et ce, pour chaque année de la période d'étude et pour les trois sous-groupes discriminés par la CAH calculée à partir des largeurs de carapace moyenne (Annexe 1). Les résultats principaux de l'AFC sont illustrés sur la figure 13. Les deux premiers axes du plan factoriel expliquent 92,8 % de la variabilité totale des données. Ceci veut dire que pratiquement toute la variabilité des données de taille est décrite sur le plan délimité par les deux premiers axes de l'AFC.

Les classes de tailles sont représentées par les boites grises positionnées le long du premier axe. Un gradient positif en taille est observable le long du premier axe avec les classes les plus petites (80-95 mm) dans la partie gauche du plan (valeurs négatives de l'axe 1) et les tailles les plus grandes (115-145 mm) dans la partie droite du plan (valeurs positives de l'axe 1). Les classes de tailles intermédiaires (95-115 mm) sont situées dans la partie négative de l'axe 1. Les trois groupes discriminés par la CAH sur la base des largeurs de carapace moyennes sont également discriminés sur le plan factoriel. Les changements dans le positionnement des années correspondent à des variations dans la structure en taille. Ainsi un déplacement d'un point correspondant à une année vers une classe de taille signifiera une meilleure représentativité de cette classe de tailles pour l'année considérée.

Au début de la période d'étude des fréquences de taille (1994-1998), les groupes I et 2 présentaient une plus grande abondance de gros crabes dont la taille était comprise entre 110 et 125 mm pour le groupe 2 et entre 105 et 115 mm pour le groupe 1 (Fig.13). Après 1994, une diminution de la taille moyenne de carapace est observable avec une augmentation proportionnelle des plus petites classes de taille.

Les années 2000 à 2002 correspondent aux années où la taille des crabes du groupe 2 a atteint son minimum avec une prédominance de crabes mesurant entre 105 et 110 mm. Ce minimum est atteint avec un décalage d'un an pour le groupe 1 qui est alors caractérisé par une plus grande proportion de crabes entre 95 et 100 mm entre 2001 et 2003. Une augmentation de la taille moyenne est observable pour le groupe 2 après 2002 avec une plus grande proportion de crabes entre 110 et 120 mm. Cette augmentation est également observable pour le groupe 1 qui montre une plus grande proportion de crabes entre 100 et 110 mm après 2003.

Le groupe 3 ne montre pas de tendance régulière dans l'évolution temporelle de la distribution en taille. Ce groupe est caractérisé par une proportion importante de crabes dont la taille était inférieure à 95 mm. Cependant, en 2001-2002 on observe également une plus grande proportion de très petits crabes dont la taille est inférieure à 85mm. Depuis 2003 la taille moyenne des crabes du groupe 3 a cependant augmenté et les crabes de la classe de taille 90-100 mm sont alors devenu dominants.



Figure 13: Résultat de l'analyse factorielle des correspondances représentant l'évolution temporelle de la structure en taille des crabes des neiges échantillonnés entre 1994 et 2006. La projection sur un plan généré par le premier et le second axe factoriel des classes de taille et des années est représentée pour chaque groupe d'unités spatiales discriminées par la CAH.

1.9.1 Influence de la température

Afin d'évaluer l'influence de la température sur la dynamique et la structure en taille de la population de crabes des neiges dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, une analyse factorielle des correspondances multiples (AFCM) a été utilisée. Dans cette analyse, les groupes spatiaux correspondent aux unités administratives de gestion.

Le résultat de l'analyse factorielle des correspondances multiples est illustré dans la figure 14. La position relative des variables, les unes par rapport aux autres et par rapport au centre du graphique, est utilisée pour l'interprétation. Le plan délimité par les deux premiers axes explique 33 % de la variabilité totale. Le premier axe est associé à un gradient de température négatif avec les unités spatiales montrant une faible température de l'eau en profondeur (T_150.1 et T_200.1) du côté droit du plan et les unités spatiales avec une température plus élevée en profondeur (T_150.2, T_150.3, T_200.2 et T_200.3) sur la gauche du plan. Ainsi on remarque que les zones de gestion 13 et 14 sont fortement associées à une faible température en profondeur. Par opposition, la zone 17 est constituée d'unités spatiales majoritairement associées à une température en profondeur intermédiaire tandis que la zone de gestion 16, localisée dans la zone centrale de l'aire d'étude, est majoritairement constituée d'unités spatiales avec les températures en profondeur les plus élevées.



Figure 14: Résultats de l'analyse des correspondances multiples. La position des unités spatiales est représentée sur le plan délimité par les deux premiers de l'AFCM. Les principales caractéristiques (Variables) associées aux unités spatiales sont également représentées. La position relative des variables les unes avec les autres est utilisée pour l'interprétation du schéma.

Le deuxième axe est quant à lui majoritairement expliqué par les moyennes annuelles de PUES ainsi que par la largeur moyenne des carapaces. Ces deux variables semblent être corrélées l'une à l'autre et montrent un gradient positif dans la direction négative du deuxième axe.

Par conséquent, il est possible d'observer que les unités spatiales montrant les plus faibles PUES (PUES.1) sont principalement issues de la zone 13 et sont localisées dans la partie supérieure du plan défini par les deux premiers axes (Fig. 14). Ces unités spatiales ont également une plus grande proportion de petits crabes et montrent les plus faibles valeurs de largeur de carapace. Par opposition, les zones 17 et 15 ont une plus grande proportion d'unités spatiales qui montrent des moyennes annuelles de PUES parmi les plus élevées (PUES.3). La zone 17 est également constituée par une proportion plus importante d'unités spatiales avec les tailles de carapaces les plus élevées (taille.3)

Dans un contexte où l'efficacité de la pêche est directement reliée à l'abondance de la ressource, ces résultats tendent à suggérer une forte corrélation entre les performances de la pêcherie révélées par l'indice de PUES et les facteurs environnementaux comme la température en profondeur. Cette variable est également reliée à la moyenne annuelle de la largeur de carapace. Par conséquent, la zone de gestion 13, qui montre la plus grande proportion d'unités spatiales avec la plus faible température de l'eau en profondeur est également la zone où les crabes sont les plus petits et où les prises par unité d'effort sont les plus faibles. Par opposition, les zones de gestion 15 et 17 sont associées à une température de l'eau plus élevée (T_150.2 et T_200.2). Ces conditions environnementales semblent contribuer à une meilleure productivité des unités spatiales qui montrent alors une plus grande proportion de crabes de grande taille (taille.3) ainsi que des prises par unités d'effort parmi les plus élevées (PUES.3).

DISCUSSION

1.10 STRUCTURE SPATIALE A GRANDE ECHELLE DE LA POPULATION DE CRABE DES NEIGES DU GOLFE DU SAINT-LAURENT.

Cette étude permet d'identifier la structure à grande échelle de la pêcherie de crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent en se basant sur les données issues de la pêche commerciale. À partir des données de PUES et de largeur de carapace, les différentes analyses révèlent l'existence d'unités géographiques distinctes au sein de la population de crabes des neiges.

Sur la base des PUES, il est possible de distinguer cinq unités géographiques qui se répartissent le long de la Côte-Nord. À l'extrémité nord-est de la zone d'étude, le sousgroupe I qui chevauche complètement la zone de gestion 13 et qui inclue les cellules les plus à l'est de la zone 14, se distingue fortement des autres zones géographiques localisées dans le golfe du Saint-Laurent. Ce groupe est caractérisé par les plus faibles valeurs de PUES entre 1985 et 2006. Or ce groupe inclut une des zones les plus exploitées au début de la pêche commerciale du crabe dans le golfe du Saint-Laurent (Dufour, 1995). Un total de 49 pêcheurs y étaient en activité et ont débarqué plus de 5 720 tonnes de crabes des neiges entre 1981 et 1987 (Dufour, 1995 ; MPO, 2008). Cette unité géographique, caractérisée par une proportion plus importante de crabes de taille inférieure à la taille commerciale de 95 mm, est également différenciée par l'analyse de classification réalisée sur la base de la structure en taille de la population.

Plus à l'ouest, les zones de pêche localisées entre Natashquan et La Tabatière démontrent des PUES moyennes et des tailles moyennes de crabe plus élevées. Le sousgroupe 5, majoritairement localisé dans les zones de gestion 14 et 15 est ainsi caractérisé par la PUES moyenne la plus élevée. Or l'effort de pêche dans ces zones est modéré. Ces zones sont également les deux plus petites zones en termes de superficie exploitable. Seulement 21 et 8 pêcheurs ont respectivement capturé un total de 10 427 t et 6 884 t de crabes entre 1985 et 2006 (Dufour, 1995 ; Dufour et Dallaire, 1999 ; MPO, 2008). Pour ces deux zones, les TAC alloués n'ont jamais excédé 749 tonnes pour la zone 14 et 469 tonnes pour la zone 15.

Les sous-groupes I et 5 qui regroupent les zones de gestion 13, 14 et 15 correspondent aux limites administratives de la Basse-Côte-Nord. Or la distinction entre cette zone géographique et le reste du golfe n'est pas nouvelle. En effet, dans le cadre d'un exercice de redéfinition des unités de production de crabe des neiges, cette zone avait déjà été distinguée comme une unité froide (Sainte-Marie *et al.* 2005). Ces unités de production ont été délimitées sur la base de facteurs biologiques et physiques qui limitent la distribution et la dispersion du crabe des neiges (Sainte-Marie *et al.* 2005). Ainsi la présence de grandes profondeurs au sud de cette zone, dans le chenal Esquiman, limite la dispersion des individus lors de leur phase benthique (Sainte-Marie *et al.*, 2005)

Cette région est également séparée de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent dans la classification des habitats benthiques du golfe du Saint-Laurent proposée par Dutil *et al.* (2011). Cette distinction se base sur les données de salinité, de température, d'oxygène dissous, de profondeur, de pente et de variabilité du relief de même que sur les sédiments. Ainsi, selon cette classification, l'extrémité nord-est du golfe appartient à l'écorégion « North Gulf Neritic » où les conditions hypoxiques sont rares alors que le reste de l'estuaire et du nord du golfe appartient à l'écorégion « St. Lawrence estuarine area » ou les conditions hypoxiques sont beaucoup plus importantes (Dutil *et al.*, 2011).

La zone de pêche localisée au centre la zone d'étude ressort également comme une unité géographique bien distincte. Elle correspond globalement à la très grande zone de gestion 16. Les unités spatiales localisées à proximité de Sept-Îles sont regroupées dans le sous-groupe 3 de la classification réalisée sur la base des PUES. Ce sous-groupe correspond aux unités spatiales historiquement les plus exploitées avec une moyenne de 18 années sur les 22 possibles que compte l'étude. Ces unités montrent une PUES moyenne de 842,2 kg.std. La partie centrale de la zone d'étude correspond également au sous-groupe 1 de la classification réalisée sur la base de la structure en taille de la population et présente une taille moyenne de 103,3 mm. Il est intéressant de noter que cette zone correspond également à l'unité de production du nord-ouest du golfe proposée par Sainte-Marie *et al.* (2005). Cette unité est séparée des autres unités géographiques à l'est et à l'ouest par des fonds inhospitaliers pour l'espèce et qui ne semblent pas abriter une quantité importante de crabes (Sainte-Marie *et al.*, 2005).

Complètement à l'ouest de la zone d'étude, l'estuaire du Saint-Laurent est majoritairement composé d'unités spatiales présentant le plus faible taux de variation de PUES. Cette unité géographique correspond à la zone de gestion 17. Ce faible niveau de variabilité traduit alors un bon ajustement du niveau d'exploitation en réponse aux variations de l'indice de PUES. Cette région est également distinguée par la classification réalisée sur la base de la structure en taille. On retrouve dans cette zone, les plus gros individus avec une taille moyenne de 108,6 mm. Cette unité géographique correspond aux unités B et C décrites par Sainte-Marie *et al.* (2005). La distinction de cette zone au niveau de la production de la pêche peut être expliquée par le fait que cette région est soumise à une courantologie distincte du reste du golfe. Cette région est soumise au courant de Gaspé qui s'écoule de l'ouest vers l'est. Ceci laisse penser que le recrutement de petits crabes dans l'estuaire dépend des larves produites dans cette même zone (Sainte-Marie *et al.*, 2005)

1.11 VARIATIONS TEMPORELLES

L'évolution temporelle de la PUES et de la taille moyenne des crabes permet d'identifier quatre périodes distinctes dans la dynamique de la population de l'estuaire et du nord du golfe.

La première période de 1985 à 1990 est assez différente des années postérieures et peut être caractérisée par un important déclin des PUES dans toutes les zones de pêche. Cette période se définit également par une réduction importante de la totalité des débarquements dans le nord comme dans le sud du golfe (Hare et Dunn, 1993; Dufour,

1995). En accord avec le diagramme du développement progressif d'une pêcherie commerciale, cette diminution des taux de capture et des débarquements au début de la pêcherie peut être interprétée comme une entrée de cette dernière dans le stade de pêcherie « pleinement exploitée » (Garcia, 1984). Ce stade est caractérisé par une diminution importante des débarquements et des taux de capture avant que ces derniers ne se stabilisent. Cette crise à la fin des années 1980 a été attribuée en partie à une surexploitation du fait du manque de connaissances biologiques sur le crabe des neiges (Hare et Dunn, 1993; Sainte-Marie *et al.*, 1996). Cependant, un creux de recrutement de crabe des neiges prononcé et prolongé de façon assez synchronisé à l'échelle de l'ensemble du golfe du Saint-Laurent a aussi était mis en évidence dans la deuxième moitié de la décennie 1980 et peut expliquer la crise vécue à la fin des années 1980 (Sainte-Marie, 1997). Ce stade a été précédé par un stade de « développement » qui a montré une augmentation importante des débarquements passant de l 800 t en 1980 à 5 800 t en 1985. Cette augmentation a été accompagnée par une augmentation de l'effort de pêche du fait de l'expansion de la pêcherie (Garcia, 1984; Dufour, 1995).

Entre 1988 et 1998, une augmentation suivie d'une diminution de la PUES révèle un fort épisode de recrutement (période 2). Cette vague de recrutement a été particulièrement visible pour les groupes 2 et 3 qui évoluent en phase et qui sont principalement composés d'unités spatiales localisées dans la zone 16. Ce résultat est cohérent avec la littérature, car cette zone a contribué à 90 % de l'augmentation générale des débarquements en 1990 (Dufour, 1995). La vague de recrutement est due à l'entrée dans la pêcherie des importantes classes d'âge de 1980 à 1984 induisant une augmentation des débarquements entre 1990 et 1994 (Sainte-Marie *et al.*, 1996). L'année 1994 correspond également à l'année où la largeur de carapace était la plus importante. La diminution des taux de capture qui a eu lieu en 1995 est également bien visible avec notre indice standardisé pour les groupes 2 et 3. Cela correspond aux creux de la vague de recrutement causé par les faibles classes d'âge de 1985-1987 (Sainte-Marie et Dufour, 1994; Sainte-Marie *et al.*, 1996).

Le calcul des indices de corrélations croisées des séries temporelles révèle une relation positive entre la période de 1997 à 2002 dans l'estuaire et la vague de recrutement de 1988 à 1997 visible dans le golfe du Saint-Laurent. Ceci témoigne de l'existence de liens entre les différentes unités géographiques de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Dans l'estuaire, la PUES et les fluctuations d'abondance ont oscillé de manière cohérente avec la théorie des cycles de recrutement de l'espèce compris entre 8 et 12 ans, tel que proposé par Sainte-Marie *et al.* (1996). Pour les autres unités spatiales situées dans le golfe du Saint-Laurent, les PUES ont chuté de manière considérable. Cette diminution a été attribuée à un délai dans la mue ou à une mue terminale plus précoce causant une diminution des fortes classes d'âge (Dufour, 2003).

À l'exception de la zone située à l'extrémité nord-est du golfe, l'indice de taille moyenne montre une évolution cyclique. Une période de diminution de la largeur de carapace est observable entre 1994 et 2002-2003. Ceci peut être attribué à la diminution en proportion des plus gros crabes de la vague de recrutement de 1990-1994, du fait de leur retrait par la pêche, mais aussi de la mortalité naturelle des crabes dont la survie ne dépasse pas neuf années après la mue terminale (Sainte-Marie et al., 1996, Fonseca et al., 2008 ; Kon et al., 2010). La diminution observée de l'indice de taille est synchronisée avec le creux de recrutement et ceci est particulièrement observable dans la zone 16. L'augmentation en proportion de crabes de plus petite taille qui grandissent dans un contexte de forte compétition avec les fortes classes d'âge précédentes peut également expliquer la diminution de l'indice de taille de carapace. Les changements dans la structure en taille de la population de crabes des neiges apparaissent reliés aux patrons de recrutement qui traduisent l'alternance de cohortes de faibles abondances avec des cohortes de fortes abondances. Ceci est cohérent avec les hypothèses avancées par Sainte-Marie et al. (1996) qui suggèrent que les cycles de recrutement ont des répercussions sur les caractéristiques biologiques de la population. Du fait de l'arrêt de la croissance et de la durée de vie limitée après la mue terminale, les cycles de recrutement causent de profonds changements dans la structure en taille de la population (Sainte-Marie et al., 1996). Ces

changements se traduisent dans la pêcherie par une variation annuelle de la structure en taille des crabes débarqués (Sainte-Marie *et al.*, 1996).

1.12 INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

L'AFCM révèle que les zones de pêche les moins productives sont caractérisées par des températures de l'eau en profondeur très froides alors que les zones où l'eau est plus chaude sont majoritairement associées à des rendements de pêche plus élevés. Ainsi, l'extrémité nord-est du golfe qui montre la plus faible productivité de pêche est également une zone géographique où la température de l'eau en profondeur est plus froide que dans les autres zones du golfe. Ceci peut partiellement être expliqué par le courant du Labrador qui entre dans le golfe par le détroit de Belle-Ile. Il contribue à 44 % du volume d'eau du golfe du Saint-Laurent dont la température est inférieure à 0°C (Saucier *et al.*, 2003, Galbraith, 2006). Ainsi, dans la fosse de Mécatina, la couche intermédiaire froide est très importante et s'étend souvent jusqu'au fond. La masse d'eau qui s'y trouve semble ainsi être régulièrement renouvelée par les eaux très froides en provenance du détroit de Belle-Îles. Or entre 1986 et 1994, la température au cœur de la couche intermédiaire froide était inférieure à la normale. Cette période froide était d'ailleurs particulièrement intense entre 1990 et 1994 (Gilbert et Pettigrew, 1997). Cette période de refroidissement peut avoir affecté la population de crabes des neiges (Sainte-Marie et Gilbert, 1998).

Un gradient de taille a également été mis en évidence. Les crabes du groupe d'unités spatiales localisées dans la zone 13, dont la température est comprise entre -1,57°C et 1,43°C à 150 m de profondeur, ont une taille moyenne de 95,4 mm, alors que les crabes des unités spatiales principalement localisées dans l'estuaire (zone 16), où les températures sont comprises entre 2,78°C et 5,80°C montrent une taille moyenne de 108,6 mm.

La relation entre la température et la croissance du crabe n'est pas encore parfaitement élucidée. En fait, le moment où la température conditionne la taille à la mue terminale n'est pas clairement identifier. Certains auteurs suggèrent que les conditions de température et le taux de croissance dans les 2-3 premières années de vie sont déterminantes (Burmeister et Sainte-Marie, 2010). Pour d'autres, ce sont plutôt les conditions en fin de vie qui sont déterminantes (Dawe et al. 2012). Malgré cela, il a clairement été montré que le taux de croissance et la taille à l'âge adulte des crabes des neiges étaient plus élevés dans les zones où la température de l'eau était plus chaude (Sainte-Marie et Gilbert, 1998 ; Orensanz *et al.*, 2007). Ceci est cohérent avec l'analyse des structures en tailles. De plus, comme la fécondité est fonction de la taille du corps, une réduction de la taille des recrues à faible température serait également accompagnée d'une réduction de la production d'œufs, expliquant la plus faible productivité observée au nord-est du golfe (Sainte-Marie *et al.*, 2008).

Une importante diminution des PUES a été observée en 2003 dans la zone 13. Cette diminution s'est produite à peu près dix ans après la période froide de 1990-94 (Gilbert et Pettigrew, 1997). Cette réduction a été si importante qu'un moratoire fut imposé sur cette zone entre 2003 et 2008 (MPO, 2008). Ceci est attribuable au fait que la force d'une classe d'âge est déterminée deux ans après la sédimentation benthique des larves (Sainte-Marie *et al.*, 1996). La baisse de productivité de la zone 13 est également en partie liée à une diminution de la taille à la mue terminale associée au refroidissement des eaux. Par conséquent, une période froide aura un impact sur les débarquements de crabes commerciaux et sur les autres avec un délai compris entre huit et dix années (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Caddy *et al.*, 2005).

CONCLUSION GENERALE

Cette étude est une première étape dans la compréhension des variations spatiales et temporelles de la population de crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent. Notre indice standardisé nous a permis d'observer la structure spatiale à grande échelle de la population ainsi que les fluctuations d'abondance de la population. Ceci faisait partie des recommandations émises par le Conseil pour la Conservation des Ressources Halieutiques (CCRH) en 2005. Les résultats obtenus appuient l'hypothèse selon laquelle la structure spatiale de la population du nord du golfe et de l'estuaire ne coïncide pas avec les unités de gestion. La structure spatiale a révélé un gradient de productivité croissant d'est en ouest. Ainsi dans la zone 13, située à l'extrémité nord-est du golfe, la prise par unité d'effort standardisée moyenne est de 684,5 kg.std sur l'ensemble de la période d'étude et la taille moyenne de 95,4 mm. Dans l'estuaire, les prises par unité d'effort sont 40 % plus élevées et les crabes atteignent une taille moyenne de 14 % plus élevée. Ce gradient de productivité semble être associé à un gradient de température. En effet, chez le crabe des neiges, contrairement à d'autres espèces, la croissance n'est pas illimitée. De ce fait, si le taux de croissance est moins élevé, certains individus n'auront jamais la possibilité d'atteindre la taille limite de capture de 95 mm.

1.13 IMPLICATIONS POUR LA GESTION DE LA PÊCHERIE

Notre étude a mis en évidence des unités géographiques dans la population de crabe des neiges, qui ne correspondent pas forcément aux unités de gestion actuellement en place. À partir des résultats de cette étude, et en tenant compte des études précédentes, nous pouvons donc proposer de nouvelles limites pour les zones de gestions, telles qu'illustrées dans la figure 15. Ces zones proposées ne tiennent pas compte des contraintes administratives.



Figure 15: Illustration des nouvelles zones de gestion proposées en fonction des résultats de l'étude. Les limites des zones actuelles sont illustrées en gris.

Selon les résultats de l'étude, l'estuaire et le nord du golfe peuvent être divisés en cinq unités de gestion. La première zone située à l'extrémité nord-est correspond à l'actuelle zone 13 avec une limite sud légèrement abaissée. La deuxième zone correspond à l'actuelle zone 14 avec la limite ouest localisée au niveau du Banc Bauger (BB). La troisième zone regrouperait l'actuelle zone 15 ainsi que la partie est de la zone 16 avec une limite ouest localisée en face de la ville de Havre-Saint-Pierre. La quatrième zone correspond à l'ouest de l'actuelle zone 16 incluant toute la région de Sept-Îles. La cinquième zone correspondrait alors à l'estuaire du Saint-Laurent, et donc à la zone de gestion 17 existante.

Cette étude a révélé que la zone 13 possède une dynamique temporelle complètement distincte de celle des autres zones et qu'elle a été exploitée de manière trop intense durant la période de refroidissement des masses d'eau. Ainsi, aucune vague de recrutement n'a été observée entre 1985 et 2006 contrairement aux autres zones dans le

golfe, où une vague de recrutement est bien visible entre 1988 et 1998. La taille des crabes n'a également pas montré d'évolution cyclique comme pour les autres zones de l'estuaire et de la partie ouest du golfe. Cette zone nécessite donc des mesures de gestion appropriées et spécifiques, car l'environnement plus froid ne permet pas pour le moment un rétablissement rapide du stock au niveau initial. L'effort de pêche dans cette zone doit alors être maintenu à un niveau approprié et relativement faible. À moins que les conditions environnementales n'évoluent de manière positive, il est peu probable que cette zone puisse supporter à nouveau des niveaux d'exploitation similaires à ceux d'avant le refroidissement.

Cette étude souligne également le lien important qui existe entre les décisions de gestion (TAC) et les indices d'abondance de crabe. Ceci témoigne d'une bonne gestion globale de la pêche et d'un bon ajustement des quotas de pêche en fonction de l'abondance de crabes. Ainsi, la zone de gestion 13 où la production est la plus faible est également la zone avec les plus faibles quotas (TAC). Par opposition, les zones de pêche localisées dans l'ouest de la zone d'étude (zone 16 et 17) sont associées à une productivité très élevée avec une taille moyenne de crabe importante et des PUES élevées. Ces zones peuvent alors supporter des taux d'exploitation plus importants. L'effet superficie des zones 14 et 15, sont caractérisées par un faible taux d'exploitation se traduisant par des TAC modestes qui permet de maintenir une production élevée.

Les implications de cette étude sont importantes pour la gestion de la pêche au crabe des neiges. Dans l'optique de développer une approche de précaution, des cibles et des seuils de taux d'exploitation sont normalement utilisés afin de déterminer les limites à l'intérieur desquelles les stocks sont à niveau sécuritaire (CCRH, 2005). Cette étude, en identifiant des secteurs de pêche plus productifs que d'autres, a confirmé que la pêcherie à l'échelle du golfe n'était pas homogène. Dans le cadre du développement d'une approche de précaution, des cibles d'exploitation spécifiques à chaque unité de production devront être définies. Ces cibles devront alors être instaurées en tenant compte à la fois des différents paramètres de production, mais également des paramètres environnementaux et

des liens qui existent entre les unités. Pour cela une redéfinition des limites des zones de gestion est recommandée. La vision globale à large échelle de la pêcherie mise en évidence par cette étude est alors nécessaire pour cela.

Pour finir, les indicateurs utilisés dans cette étude comme une mesure indirecte des conséquences de gestion offrent beaucoup de flexibilité. Facilement calculable, l'indice de PUES pourrait être utilisé comme un indicateur dans un contexte d'approche de précaution à grande échelle.

1.14 PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Notre étude ouvre la porte à de nombreuses recherches futures. Il est encore difficile de distinguer les effets induits par les variations climatiques de ceux induits par l'exploitation. La pêche doit être vue comme une action qui pourra avoir des effets conjugués, ou au contraire, opposés à ceux induits par les variations climatiques (Sainte-Marie *et al.*, 2008). De plus, il est souvent difficile d'inclure des données environnementales dans les évaluations des stocks, car il est très difficile de prédire leur variabilité. Une meilleure compréhension des changements environnementaux sur le potentiel reproducteur de la population de crabe des neiges demeure par conséquent un important défi afin de développer une approche de précaution pour la gestion de la pêcherie. Cette analyse des données historiques pourra être utile dans la construction de nouvelles hypothèses afin de développer un meilleur modèle de gestion pour la population de crabes des neiges qui pourra incorporer les facteurs environnementaux qui influencent la productivité des stocks.

Notre étude a révélé que la zone 13 située au nord-est du golfe du Saint-Laurent correspond à une unité de production distincte et agit comme une population autonome. C'est-à-dire que malgré les courants dominants qui déplacent les masses d'eau de cette zone vers le golfe, les autres unités de production ne semblent pas dépendre de cette zone. Cependant, un probable lien avec les stocks situés plus au nord (Labrador) peut être envisageable et des investigations supplémentaires seraient nécessaires pour déterminer et quantifier le degré de corrélation entre ces zones.

Travailler à partir de données issues de la pêche commerciale permet de couvrir une vaste zone d'étude sur un laps de temps de plusieurs mois par an et plusieurs années depuis 1985. La très grande quantité d'informations disponibles permet d'obtenir une vision de la population de crabe de l'estuaire et du nord du golfe dans sa globalité. Cependant, du fait du cycle de développement du crabe relativement long et de la relative jeunesse de la pêcherie, la série temporelle utilisée n'a permis le suivi que de l'équivalent d'environ deux générations de crabes pour l'analyse des PUES et encore moins pour la largeur de carapace. Ceci ne permet pas de généraliser les résultats obtenus et un suivi à plus long terme doit être maintenu. De plus, la pêche cible uniquement les mâles adultes de plus de 95 mm. Les fluctuations observées sont donc atténuées par rapport aux fluctuations qui pourraient être observées pour les classes d'âge plus jeunes (juvéniles et adolescents). D'autre part, les données utilisées ne permettent pas d'interprétation de la structure du stock de femelles. Or plusieurs études ont montré que les variations en abondance des femelles étaient encore plus marquées (Sainte-Marie et al., 1996; Orensanz et al., 2007). Ces fluctuations peuvent provoquer des variations importantes du sex-ratio qui s'accompagneraient alors de variations dans la production des œufs et dans leur pourcentage de fécondation (Sainte-Marie et al., 2008). Des suivis scientifiques réguliers ont déjà lieu et pourraient constituer la base de futures recherches afin d'élucider complètement les mécanismes du recrutement ainsi que l'impact des variations climatiques sur les stocks de crabes des neiges dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent.

La pêche au crabe fait l'objet d'un contrôle strict et de mesures de gestion rigoureuses. Au fil des années, l'augmentation des connaissances sur la biologie de l'espèce permet de mieux comprendre comment cette espèce peut réagir et s'adapter à la pression de prédation qui lui est imposée par la pêche. La pêche, en ciblant uniquement les gros mâles peut modifier l'évolution des paramètres phénotypiques liés à la croissance et à la reproduction. Cette évolution continue de l'espèce doit être prise en compte et inclue dans un contexte où l'environnement est lui-même en perpétuelle évolution. Ainsi afin de bien gérer la population de crabes il est désormais indispensable de considérer non seulement l'espèce en elle-même, mais également l'environnement dans lequel elle se situe ainsi que le réseau trophique auquel elle appartient. L'élucidation des différentes relations qu'une espèce entretient avec son milieu naturel est nécessaire au bon développement d'une exploitation durable.

ANNEXES

Annexe 1: Fréquence de taille des mâles crabes des neiges calculée à partir de l'échantillonnage commercial en mer pour les zones de l'estuaire et de la Côte-Nord du golfe du Saint-Laurent entre 1994 et 2006 pour les trois groupes d'unités spatiales discriminés

		Fréquences de taille (‰) des largeurs de carapace en (mm)												
	Année	[80-85]	[85-90]	[90-95]	[95-100]	[100-105]	[105-110]	[110-115]	[115-120]	[120-125]	[125-130]	[130-135]	[135-140]	[140-145]
Groupe 1	1994	23	74	144	155	174	170	131	82	31	10	4	I	()
	1995	18	44	85	114	150	166	162	132	79	35	12	2	0
	1996	21	53	109	142	154	156	149	116	65	26	8	I	0
	1997	29	74	116	121	130	149	146	117	76	33	9	I	0
	1998	42	78	119	144	127	153	144	107	53	24	7	ſ	0
	1999	52	116	164	149	153	142	109	71	30	11	3	0	0
	2000	34	91	165	179	175	137	114	65	30	9	1	I	()
	2001	42	111	198	186	181	133	74	46	21	7	1	0	()
	2002	47	117	196	199	181	132	71	39	14	3	1	0	0
	2003	62	134	234	163	150	115	78	42	17	4	1	0	0
	2004	22	84	173	173	196	179	101	50	18	3	l	0	0
	2005	19	66	142	183	195	181	118	63	26	6	1	()	()
	2006	12	53	110	147	175	186	153	104	4]	15	3	0	0
Groupe 2	1994	9	22	48	75	103	142	165	167	133	85	37	11	3
	1995	9	25	56	73	110	148	186	166	127	68	25	5	I
	1996	13	35	61	81	99	135	161	164	127	80	34	9	2
	1997	16	41	85	97	110	133	141	140	119	73	36	8	2
	1998	27	53	88	98	120	4	44	129	100	65	25	8	2
	1999	26	54	114	133	151	153	149	99	63	34	16	5	1
	2000	23	51	94	146	170	176	145	108	54	24	7	2	0
	2001	21	59	118	156	178	165	142	96	42	19	5	0	0
	2002	24	66	137	165	179	153	123	88	44	16	4	0	0
	2003	15	36	74	118	149	171	158	139	85	45	10	1	0
	2004	12	25	57	107	131	147	176	172	110	-49	13	2	0
	2005	11	36	84	106	142	169	175	149	84	33	8	2	0
	2006	28	65	94	119	46	160	56	121	73	26	9	2	1
Groupe 3	1994	98	203	258	175	140	81	35	7	2	0	0	0	0
----------	------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	----	----	----	---	---	---	---
	1995	62	178	238	236	180	84	20	3	0	0	0	0	0
	1996	68	203	287	186	155	71	26	4	1	I	0	0	0
	1997	58	150	250	194	167	109	50	21	2	0	0	0	0
	1998	29	137	237	190	184	131	70	18	3	0	0	0	0
	1999	77	183	276	162	127	89	53	24	6	2	0	0	0
	2000	94	200	230	186	124	96	39	22	7	1	0	0	0
	2001	167	261	279	160	80	39	11	2	0	0	0	0	0
	2002	157	309	305	141	54	23	8	2	1	0	0	0	0
	2003	64	196	263	166	172	66	38	20	12	4	0	0	0
	2004	61	181	276	255	123	62	25	13	3	1	0	0	0
	2005	49	195	233	201	178	89	43	11	0	0	0	0	0
	2006	3	36	237	395	214	84	18	13	0	0	0	0	0

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alunno-Bruscia, M., and 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(2): 459-477.
- Biron, M., Ferron, C., and Moriyasu, M. 2008. Movement of adult male snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the southern Gulf of St. Lawrence and eastern Nova Scotia, Canada. Fisheries Research 91(2-3): 260-270.
- Blanchard, F., LeLoc'h, F., Hily, C., and Boucher, J. 2004. Fishing effects on diversity, size and community structure of the benthic invertebrate and fish megafauna on the Bay of Biscay coast of France. Marine Ecology-Progress Series 280: 249-260.
- Borges, M.F., Santos, A.M.P., Crato, N., Mendes, H., and Mota, B. 2003. Sardine regime shifts off Portugal: A time series analysis of catches and wind conditions. Scientia Marina 67(Suppl 1): 235-244.
- Bouchard, R., Brêthes, J.C.F., Desrosiers, G., and Bailey, R.F.J. 1986. Changes in size distribution of snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in the southwestern Gulf of St. Lawrence. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 7: 67-75.
- Brêthes, J.-C., Lafleur, P.-E., Bailey, R., and Lamoureux, P. 1984. Le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius) de la Côte-Nord de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent : état des stocks et perspectives d'exploitation. Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation.
- Brêthes, J.C.F., Coulombe, F., Lafleur, P.E., and 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.
- Briand, K. 2003. Distribution et force du recrutement des juveniles du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*), vues à travers les contenus stomacaux de morue franche

(Gadus morhua). Mémoir de maîtrise en océanographie. Rimouski: Université du Québec à Rimouski.

- Burmeister A, Sainte-Marie, B. 2010. Pattern and causes of a temperature-driven gradient of size at terminal molt in snow crab (*Chionoecetes opilio*) along West Greenland. Polar Biology 33: 775–788
- Caddy, J.F., Wade, E., Surette, T., Hebert, M., and Moriyasu, M. 2005. Using an empirical traffic light procedure for monitoring and forecasting in the Gulf of St. Lawrence fishery for the snow crab, *Chionoecetes opilio*. Fisheries Research 76(1): 123-145.
- CCRH. 2005. Un cadre pour la conservation stratégique du crabe des neiges de l'Atlantique CCRH.05.R1, Conseil pour la conservation des ressources halieutique.
- Chabot, D., Sainte-Marie, B., Briand, K. and Hanson, J.M. 2008. Atlantic cod and snow crab predator-prey size relationship in the Gulf of St. Lawrence, Canada. Marine Ecology Progress Series 363:227-240
- Chiasson, Y., Hébert, M., and Moriyasu, M. 1992. Une analyse rétrospéctive du développement et expansion de la pêcherie du crabe des neiges, *Chionoecetes opilio*, dans le sud-ouest du Golfe du Saint-Laurent. Rapports techniques canadiens des sciences halieutiques et aquatiques. : 1847F.
- Clark, S.H., Cadrin, S.X., Schick, D.F., Diodati, P.J., Armstrong, M.P., and McCarron,
 D. 2000. The Gulf of Maine northern shrimp (Pandalus borealis) fishery: A review of the record. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 27: 193-226
- Comeau, M., and 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., and 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(1): 262-279.
- Comeau, M., M. Starr, G. Y. Conan, G. Robichaud, and Therriault J.-C. 1999. Fecundity and duration of egg incubation for multiparous female snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in the fjord of Bonne Bay, Newfoundland. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56:1088-1095.

- Conan, G.Y., and Comeau, M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences 43(9): 1710-1719.
- Dawe, E. G., D. Mullowney, M. Moriyasu, and E. Wade. 2012. Effect of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two Canadian Atlantic ecosystems. Marine Ecology Progress Series 469: 279–296.
- Dionne, M., Sainte-Marie, B., Bourget, E., and Gilbert, D. 2003. Distribution and habitat selection of early benthic stages of snow crab *Chionoecetes opilio*. Marine Ecology Progress Series 259: 117-128.
- Dray, S., and Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software. 22(4): 1-20.
- Dufour, R. 1995. Le crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent: Etat des populations en 1994. DFO Atl. Fish. Res. Doc. 95-96.
- Dufour, R. 2003. Le crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent: Etat des populations de 1999-2001. Secrétariat canadien de consultation scientifique 2003/048: 1-61.
- Dufour, R., and Dallaire, J.P. 1999. Le crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent: Etat des populations de 1995-1998. Can. Stock Assess. Secr. Res. Doc. 19: 1-46.
- Dufour R. et Ouellet P. 2007. Rapport d'aperçu et d'évaluation de l'écosystème marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Rapports techniques canadiens des sciences halieutiques et aquatiques. 2744F vii + 123 p.
- Dutil, J.D., Munro, J., and Péloquin, M. 1997. Laboratory study of the influence of prey size on vulnerability to cannibalism in snow crab (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1780). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 212(1): 81-94.
- Dutil, J.-D., S. Proulx, P.-M. Chouinard & D. Borcard. 2011. A hierarchical classification of the seabed based on physiographic and oceanographic features in the St. Lawrence. Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Sciences. 2916: vii + 72 pp.

- Ernst, B., Orensanz, J. M. and Armstrong, D. A. 2005. Spatial dynamics of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 250–268.
- Fonseca, D. B., Sainte-Marie, B., and Hazel F. 2008. Longevity and change in shell condition of adult male snow crab inferred from dactyl wear and mark-recapture data. Transactions of the American Fisheries Society. 137: 1029–1043.
- Galbraith, P.S., 2006. Winter water masses in the Gulf of St. Lawrence. Journal of Geophysical Research C: Oceans 111(6), art. no. C06022.
- Galbraith, P.S., Gilbert, D., Pettipas, R.G., and Chassé, J. 2008. Oceanographic condition in the Gulf of St.-Lawrence in 2007 / Conditions d'océanographie physique dans le golfe du Saint-Laurent en 2007. Canadian Stock Assessment. Secretaria Reshearch. Doc. 2008/001.
- Garcia, S.M., 1984. The Problems of Unstable Resource Management. FAO publication CECAF/ECAF Series 84/28.
- Gilbert, D., and 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.): 57-67.
- Groeneveld, J.C., Butterworth, D.S., Glazer, J.P., Branch, G.M., and Cockcroft, A.C. 2003. An experimental assessment of the impact of gear saturation on an abundance index for an exploited rock lobster resource. Fisheries Research 65(1-3): 453-465.
- Hare, G.M., Dunn, L., 1993. A retrospective analysis of the Gulf of St. Lawrence snow crab (*Chionoecetes opilio*) fishery 1965-1990. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences. 226, 177-192.
- Koeller, P., Fuentes-Yaco, C., Platt, T., Sathyendranath, S., Richards, A., Ouellet, P., Orr, D., Skúladóttir, U., Wieland, K., Savard, L., and Aschan, M. 2009. Basinscale coherence in phenology of shrimps and phytoplankton in the North Atlantic Ocean. Science (New York, N.Y.) 324(5928): 791-793.
- Kon, T., Ono, M. and Honma, Y. 2010. Histological studies on the spent ovaries of aged snow crabs *Chionoecetes opilio* caught in the Sea of Japan. Fisheries Science 76:227-233

- Koutitonsky, V.G., and Bugden, G.L. 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 113: 57-90.
- Lafleur, P.-É., Monette, M., Gaudet, M., 1983. Évaluation du rendement et de la sélectivité de trois types de casiers à crabes. Ministère de l'Agriculture des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Direction recherche science et technologies, Cahier d'informations. 102, 32p.
- Lefebvre, L. and J. C. F. Brethes. 1991a. Influence of growth and environmental factors on the feeding of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O.Fabricius), in the southwest of the Gulf of St. Lawrence. 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.
- Lefebvre, L. and J. C. F. Brethes. 1991b. Movements of male snow crab (*Chionoecetes opilio*) marked in the southwestern Gulf of St Lawrence. Orientation des deplacements de crabes des neiges males (*Chionoecetes opilio*) marques dans le sud-ouest du golfe du Saint- Laurent. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48:1167-1175.
- Lovrich, G.A., and 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(2): 225-245.
- Lovrich, G.A., Sainte-Marie, B., and 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(9): 1712-1726.
- MPO. 2008a. Évaluation du stock de crabe des neiges de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (zone 13 à 17 et 12A, 12B et 12C) en 2007. Secretariat canadien de consultation scientifique, Avis sci. 2008/043.
- MPO. 2012. Statistiques des pêches canadiennes 2011. Ottawa: Pêche et océans Canada.
- Orensanz, J.M., Armstrong, J., Armstrong, D., and Hilborn, R. 1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion The multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. Reviews in Fish Biology and Fisheries 8(2): 117-176.

- Orensanz, J.M., Ernst, B., and Armstrong, D.A. 2007. Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering Sea. Journal of Crustacean Biology 27(4): 576-591.
- Pelletier, D., and Ferraris, J. 2000. A multivariate approach for defining fishing tactics from commercial catch and effort data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57(1): 51-65.
- Puebla, O., Sévigny, J.M., Sainte-Marie, B., Brêthes, J.C., Burmeister, A., Dawe, E.G., and Moriyasu, M. 2008. Population genetic structure of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) at the Northwest Atlantic scale. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65(3): 425-436.
- Sainte-Marie, B. 1993. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50(10): 2147-2156.
- Sainte-Marie, B. 1997. Comment An improved link between industry, management and science: review of case history of the southwestern Gulf of St. Lawrence snow crab fishery. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 496– 500.
- Sainte-Marie, B., Dufour, R., Bourassa, L., Chabot, D., Dionne, M., Gilbert, D., Rondeau, A., and Sevigny, J.M. 2005. Critère et proposition pour une définition des unités de production du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. Secretariat canadien de consultation scientifique document de recherche 2005/059.
- Sainte-Marie, B., and Gilbert, G. 1998. Possible effects of changes in CIL temperature and thickness on population dynamics of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the Gulf of Saint Lawrence. DFO Can. Stock Assess. Sect. Res. Doc. 98/38.
- Sainte-Marie, B., Gosselin, T., Sévigny, J.M., and Urbani, N. 2008. The snow crab mating system: Opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment. Bulletin of Marine Science 83(1): 131-161.
- Sainte-Marie, B., Raymond, S., and Brethes, J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences 52(5): 903-924.
- Sainte-Marie, B., Sévigny, J.M., Smith, B.D., and Lovrich, G.A. 1996. Recruitment variability in snow crab (*Chionoecetes opilio*): Pattern, possible causes, and

implications for fishery management. Proceedings of the International Symposium on Biology, Management, and Economics of Crabs from High Latitude Habitats(2): 451-478.

- Sainte-Marie, B., Turcotte, C., 2003. Évaluation de la capturabilité du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) par le casier japonais. Rapports techniques canadiens des sciences halieutiques et aquatiques. : 2508F, vii + 23 p.
- Saucier, F.J., Roy, F., Gilbert, D., Pellerin, P., and Ritchie, H. 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. Journal of Geophysical Research C: Oceans 108(8): 25-21.
- Squires, H.J. 1990. Decapod Crustacea of the Atlantic Coast of Canada. Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences 221: 532.
- Squires, H.J., and Dawe, E.G. 2003. Stomach contents of snow crab (*Chionoecetes opilio*, Decapoda, Brachyura) from the Northeast Newfoundland Shelf. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 32: 27-38.
- Verdoit, M., Pelletier, D., and Bellail, R. 2003. Are commercial logbook and scientific CPUE data useful for characterizing the spatial and seasonal distribution of exploited population? The case of Celtic Sea whiting. Aquatic Living Resources 16(6): 467-485.
- Ward, J.H., Jr. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. Journal of the American Statistical Association 58(301): 236-244.