

**ACQUISITION ET ALLOCATION DE L'ÉNERGIE CHEZ
LA CREVETTE NORDIQUE, *PANDALUS BOREALIS* À
DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES**

**THÈSE DE DOCTORAT
PRÉSENTÉE À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Comme exigence partielle
du programme de doctorat en océanographie**

**PAR
DOUNIA DAOUD**

Janvier 2008

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.

À mes parents...

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse, Yvan Lambert qui a toujours été présent pour répondre à mes nombreuses questions et pour me faire découvrir le merveilleux monde de *Pandalus borealis*. Mais au-delà du directeur, Yvan m'aura appris la patience. J'admire mon directeur pour son calme à toute épreuve et pour sa merveilleuse plume : quand il s'agit de replacer la science expérimentale et les résultats obtenus dans une perspective écologique et appliquée qui leur permet alors de reprendre tout leur sens, Yvan n'a pas son pareil! Merci aussi et surtout, Yvan de m'avoir donné la chance de pouvoir mettre un pied en biologie marine. C'était un risque pour moi de changer de voie mais un bien plus gros risque pour toi d'investir autant d'argent et de temps avec une étudiante française qui ne s'avait même pas en arrivant que voulaient dire « benthique », « pélagique »... Et j'étais nulle en statistique...

Au grand désespoir de Denis Chabot mon co-directeur de thèse qui a pris un aussi gros risque ! Non Denis, je ne pourrai comme toi avoir pour lectures de chevet des livres de statistique et d'informatique. Denis Chabot m'aura appris à chercher l'information par moi-même, à chaque question que je venais lui poser, je ressortais avec un livre en main. Denis m'aura permis de comprendre ce qu'est la rigueur scientifique et le plaisir qui découle du savoir acquis par soi-même. J'ai même prévu d'acheter un Mac bientôt...c'est pour dire !!

Je tiens à remercier également Céline Audet, codirectrice de thèse pour sa présence tout au long de mon doctorat. Merci pour ta bienveillante disponibilité et pour m'avoir offert mon premier congrès à Montréal en 2007 ainsi que plusieurs petits contrats à la station. C'est également certainement grâce à toi et aux cloches d'alarme que tu as si souvent fait sonner que je peux enfin déposer et exposer 5 ans de dur labeur. Merci!

Merci également à Louise Savard, sans qui ce projet n'aurait pas pu se faire. Merci d'avoir été toujours présente pour répondre à mes questions et pour avoir mis à la disposition du projet de si nombreux stagiaires.

Cette étude a été rendue possible grâce à la généreuse contribution du Ministère des Pêches et Océans et de l'Association des pêcheurs de crevette du Québec et du Nouveau Brunswick.

Je tiens également à remercier Rejean Tremblay et David McKenzie qui ont tous les deux accepté les rôles de président et d'examineur externe sur mon jury de thèse, respectivement.

Je tiens à remercier les membres de mon comité de thèse pour m'avoir suivi toutes ses années et m'avoir aidé dans ce cheminement long et fastidieux mais oh combien passionnant. En plus de mes directeurs de thèse, Bernard Sainte-Marie et Jean-Claude Brêthes ont été présents tout au long de ce marathon!

Cette aventure a commencé à l'ISMER au matin du 11 septembre 2002, sous la pluie d'automne, le directeur de programme, Jean-Pierre Chanut qui m'a chaleureusement

accueillie et mise dans le bain de l'océanographie. Cet automne là, ce sont les encouragements et le soutien tant moral qu'académique de nombreux professeurs et chercheurs qui m'ont fait confiance et m'ont expliqué les bases de l'océanographie. Alors merci à Émilien Pelletier, Gaston Desrosiers, Vladimir Koutitonsky, Bruno Zakardjian, Richard Saint-Louis et tout le personnel administratif de l'UQAR.

Cette aventure s'est ensuite poursuivie dans les coulisses de l'IML et la fameuse salle de bassins. Merci donc à notre super héros Mario Pelonquin sans qui je n'aurais pas pu mener à bien cette aventure. Toujours présent, malgré mes crises de fatigue, il a toujours su m'encourager et m'aider. Toujours le moral notre Mario même lorsqu'il revenait le lundi matin après une fin de semaine où il n'avait rien chassé, et qu'aucune truite n'avait mordu à l'hameçon (en tous cas, la pêche au turbot dans la salle des bassins avait l'air plus prometteuse). Nous avons les bassins les plus propres et les mieux installés de l'institut qui font souvent l'envie des autres. Pis Mario, ça ne te manque pas toutes ces crevettes dans les bassins 1, 2 et 3 ?

De parler bassins et crevettes m'amène forcément à parler de Sonia Labrie, première stagiaire à avoir commencé le projet avec moi en 2003. Elle fut d'une aide précieuse, talentueuse, une amie extraordinaire et ses encouragements m'ont été très utiles. Merci So, surtout les petits mots que tu me laissais le vendredi soir...

Et c'est sans parler de Marilyn Thorne, Catherine Élement-Bouliane et Bernard Antonin Dupont-Cyr. Vous en avez bavé je sais! Mais on avait du fun. Toujours avoir du fun. On avait tous compris que le dur travail se ferait mieux. Donc ne pas passer à coté du

café-muffin-briefing du matin, du dîner sur la plage (débriefing) le midi, des krills qu'on envoyait sur le mur et des giclées d'eau sur les gens qui osaient pénétrer le royaume des crevettes (c'est là que les découvertes se faisaient). Ensuite, c'était « l'after » sur la plage à Ste-Flavie ou au parc des Jardins de Métis. Je vous remercie de n'avoir jamais arrêté de m'encourager et votre travail, notre travail à tous est dans ces pages. Je ne sais pas si je vous ai dégoûté des routines et de la biologie ou si je vous ai donné le goût de continuer vos études, mais Berny a décidé de faire une maîtrise pour pouvoir à son tour exploiter son technicien. Cathou a préféré soigner des vaches tout l'été et a commencé un Bac en agronomie et Marilyn, continue de venir me faire des coucous d'encouragement dans mon bureau, mais elle s'est mise activement à faire des bijoux (besoin d'évasion ?)...Je vous adore et un GROS MERCI.

Je tiens également à remercier d'autres personnes qui m'ont beaucoup aidé sur ce projet même si elles sont restées moins longtemps : David Smith, Kristina Morissette, Vincent Boilard, Catherine Coté, Vicky Houde, Marie-Michelle Vézina et Isabelle Bérubé. Merci également à Sophie Brillon et Hélène Dionne pour m'avoir transmis leur savoir sur les crevettes à mon arrivée et pour avoir passé le flambeau. Et enfin, merci à Brigitte Desrosiers, madame bombe calorimétrique!!

Je tiens à remercier Bernard Chenard, Monsieur Salle des Bassins pour ces judicieux conseils pour mes montages, pour ses encouragements réconfortants. C'est sans parler de Jérôme Gagnon et Sébastien Champagne qui m'ont aidé de leurs conseils et de leurs blagues tout le long de ma thèse.

Je remercie également les personnes à l'IML qui ont patiemment répondu à mes questions ou été juste présentes. Je pense à Jean-Guy Rondeau mon super voisin de bureau... Patrick Ouellet et Jean-Pierre Allard pour leurs installations et leur aide... Jean-Marie Sévigny pour les discussions et les encouragements ainsi que l'équipe de génétique, Alex, Dorothée et les supers desserts du vendredi (je leur pardonne le bruit!). Richard et ses BDs (j'attends toujours la suite de l'enfant loup ☺). Marcel Fréchette qui m'a fait découvrir le merveilleux monde des moules et la théorie du DEB. Et c'est sans oublier les gardiens qui dans l'ombre, qu'il vente, qu'il neige, IML fermé ou pas, sont toujours présents et encourageants, même sans le savoir. Claude, merci de m'avoir indiqué ce spot de camping, endroit qui m'a été d'un grand secours tous ces étés passés dans la salle des bassins. Je m'excuse pour ceux que je ne cite pas, mais que je remercie quand même du fond du cœur.

Une mention très spéciale pour un homme et un scientifique très spécial, Jacques Plourde. Merci monsieur SAS pour tes conseils, ton enseignement avec SAS, tes petits exercices pour me faire comprendre les ANOVAs et les erreurs de type I, les débogages de ce foutu programme mais oh combien pratique. Le jour où j'ai réussi à faire planter le serveur SAS de l'IML avec ma base de données, j'ai été toute contente de te le raconter dans ton bureau. Ta rigueur scientifique, ton éthique au travail, ta bonté humaine font de toi un homme et un scientifique exceptionnel. Tu as été mon ami durant ces 5 ans et oui, Jacques, tu as raison, l'important c'est « de sourire ». Merci aussi de m'avoir aidé à combattre les odeurs de moufette sur mon chien héhé!! Merci également à Manon, ta

généreuse compagne pour ces bons moments passés ensemble et ses bons petits plats que je savourais derrière mon ordinateur en travaillant lors du rush final.

Enfin, cette thèse n'aurait jamais été possible sans le reste. L'autre vie, tout ce qui n'est pas la thèse, le travail.

Sur le plan plus personnel, je tiens à remercier Benoit Bruneau, mon ami et Macophile préféré. Merci Ben de m'avoir supporté toutes ces années et d'avoir patiemment entendu parler de ma thèse. Merci pour ces petites soirées évasion où un bon film et un bon vin sont le remède à bien des fatigues. Merci de m'avoir pris la tête sur la pseudoréplication... je cherche encore la réponse, mais au moins, j'aurai appris beaucoup!! Le reste, je te le dirai derrière une bonne bouteille de rouge. Un Tintara?

Merci à ma famille qui malgré la distance a toujours été présente. Merci maman pour tes coups de fils journaliers, pour me réveiller et m'encourager. Je vous aime.

Les amies, JB, Ernesto et Francesca, Francine et Jade, Anibal et Judith (et enfants), Bruno et Estelle (et les supers soirées pizzas films pour enfant du vendredi soir) à qui je pense malgré la distance qui nous sépare maintenant. Les filles avec qui j'ai eu les meilleurs moments d'évasion et de ressourcement à travers le Baladi (Laure, Irène, Émilie, Mado et Moshira). Merci Élodie pour ces kms qu'on courrait sur la glace par moins 20 pour que je puisse m'aérer les méninges...toujours partante? Merci Nancy d'avoir été là durant ces 5 ans. Je remercie tous les amis du Club de Voile pour les

merveilleux étés. Et surtout, j'ai adoré, Gisèle, nos petits cafés du dimanche matin et les petits moments passés en famille. J'ai toujours tes assiettes données à mon arrivée! Merci Raymond pour les sorties à cheval, et à Jean-François pour m'avoir fait découvrir le canot. Joanie, merci d'avoir été une super colocataire et une amie. Merci Stéphanie pour ces évasions à Gaspé et ce Nouvel An 2007 sous les étoiles, merci de m'en avoir laissé voir une ;-) ! Et Dédé. Merci pour ces soirées où humour, amour et raison de vivre derrière un bon Toretz ont su si bien se mélanger.

Une petite mention spéciale à mes amis de la promotion 2002, Marion Richard, Frédérique Maps, Florent Garnerot et Anibal Médina. On l'aura travaillé dur cet examen doctoral et on ne l'aura pas eu facile tout le temps. Mais on a su s'encourager et travailler ensemble tant que cela a été possible. Je vous remercie de votre aide et indulgence lorsqu'il s'agissait de m'expliquer les notions de bases en océanographie.

Merci Robert Chabot et Anne Lévesque pour ces merveilleuses soirées à entendre parler de mes projets, de mon travail, de ma fatigue aussi. Merci de m'avoir encouragé et soutenu et oui, quand je serai docteur, je continuerai à avoir du plaisir à te niaiser Bob et à faire des sorties culturelles avec ton amoureuse.

Je remercie de nouveau Denis Chabot mais surtout sa merveilleuse petite famille. Chanceux monsieur Chabot, d'être entouré de trois si belles femmes. Merci pour les bons moments passés ensemble et les mini concerts des filles. Il y a une chose que je suis sensée t'expliquer encore au sujet de l'excrétion, mais je vais attendre que tu aies bu 1 ou 2 verres...ça passera mieux! Et Gail, l'été prochain, on se donne rdv en France?

Enfin, une mention plus que spéciale à mes amis d'ailleurs dans le monde qui m'ont tant manqué et qui m'ont tant soutenues, Asmaa, Abdel et Pascale. Et oui, je l'ai réussie ma grande aventure au Canada! Maintenant je dois trouver la cabane perdue dans le bois...

Je réalise que ce doctorat m'a apporté énormément sur le plan scientifique mais également humain. J'ai surtout appris que la persévérance et l'acharnement au travail ont été les meilleures solutions à tous mes problèmes.

Merci à Jean Béchara, mon grand-père, pour tous ces mails et répétons avec Victor Hugo : « Où vas-tu? Je ne sais, mais j'y vais. Quand le chemin est droit, jamais il n'est mauvais ».

Et pour finir, je rappelle la citation de Rabelais :

« Sciences sans conscience n'est que ruine de l'âme ».

AVANT-PROPOS

Cette thèse de doctorat a été réalisée dans le cadre d'un projet conjoint entre l'Institut des Sciences de la Mer (ISMER, Université du Québec à Rimouski) et l'Institut Maurice Lamontagne (IML, Ministère des Pêches et Océans Canada). Ce projet était subventionné par les Fonds Stratégiques Scientifiques du MPO dans le cadre du programme « Croissance et Recrutement de la crevette Nordique » et par les associations de pêcheurs de crevettes du Nouveau-Brunswick et du Québec dans le cadre d'un accord de cogestion.

Les résultats ont été présentés sur le plan national et international dans le cadre des congrès suivants :

Daoud, D.*, Chabot, D., Audet, C., Lambert, Y. Temperature induced variation in oxygen consumption of juvenile and adult stages of the northern shrimp, *Pandalus borealis*. Canadian Society of Zoologists : 46th annual meeting of the Canadian Society of Zoologists, McGill University, Montréal, Qc, 21-25 May 2007. Vol. 38 No. 2

Daoud, D.*, Chabot, D., Audet, C., Lambert, Y. Temperature induced variation in oxygen consumption and growth of juvenile and adult stages of the northern shrimp, *Pandalus borealis*. The Crustacean Society Mid-Year Meeting, Coquimbo, Chile, 14-17 October 2007.

La thèse se compose (i) d'une introduction générale, (ii) de cinq chapitres détaillant les résultats obtenus au cours de ce travail dont deux sont écrits en anglais et trois en français sous forme d'articles scientifiques, (iii) d'une conclusion générale résumant les principaux résultats décrits précédemment, (iv) de perspectives de travail ainsi que (v) de la bibliographie. Présentés de façon séparée, les chapitres 4, 5 et 6 feront l'objet d'une seule publication par la suite. Les références pour les deux premiers chapitres sont les suivantes :

Chapitre 2

D. Daoud, D. Chabot, C. Audet, Y. Lambert, 2007. Temperature induced variation in oxygen consumption of juvenile and adult stages of northern shrimp, *Pandalus borealis*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 347, 30-40.

Chapitre 3

D. Daoud, Y. Lambert, D. Chabot, C. Audet. Size and temperature-dependent variations in intermolt duration and size increment at molt of northern shrimp, *Pandalus borealis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. (À soumettre)

RÉSUMÉ DE LA THÈSE

Ce projet basé sur des expériences en conditions contrôlées visait à étudier les patrons d'allocation et de dépenses de l'énergie chez la crevette nordique, *Pandalus borealis*. Le premier objectif a consisté à mesurer pour chaque stade de développement post-larvaire, les différentes composantes du bilan énergétique des crevettes en fonction de la température. Le deuxième objectif visait à déterminer pour ces mêmes températures, la répartition de l'énergie excédentaire entre la croissance et la reproduction.

Les différentes composantes du bilan énergétique ont été mesurées à 2, 5 et 8°C, gamme de température à laquelle *P. borealis* est généralement retrouvée dans l'Atlantique nord-ouest. Le métabolisme standard et de routine ont été déterminés par des mesures de consommation d'oxygène à long terme. La température et la taille avaient un impact important sur le métabolisme. Un coefficient de masse de 0.56 a été déterminé pour l'espèce et un modèle reliant le métabolisme à la masse et à la température a été développé. Ce modèle, indépendant des variations de taille à la maturité sexuelle ou au changement de sexe explique 92% de la variabilité du métabolisme standard de *P. borealis*. Les expériences réalisées sur la croissance de *P. borealis* ont permis de mesurer les variations au niveau de la durée d'intermue et de l'accroissement à la mue des crevettes en fonction de la taille et de la température. Les résultats montrent que la température modulait la croissance en influençant la durée d'intermue plutôt que l'accroissement à la mue. De plus, l'influence de la température sur le taux de croissance était significativement plus marquée chez les juvéniles que chez les adultes. Les juvéniles se démarquaient également des adultes au niveau des autres composantes du bilan énergétique. En effet, les taux de consommation de nourriture relatifs à la taille des juvéniles étaient deux à trois fois plus importants que ceux des adultes aux mêmes températures. Comme pour le métabolisme, la production d'azote ammoniacal était fortement corrélée à la taille des crevettes et à la température, ces deux facteurs expliquant plus de 79% de la variabilité dans le taux d'excrétion. L'égestion a été estimée d'après la littérature, nous permettant ainsi de constituer les bilans énergétiques pour chaque stade de développement et à chacune des trois températures expérimentales. Ces bilans ont permis de révéler que les crevettes dépensaient plus de la moitié de leur énergie consommée dans les dépenses métaboliques. Les juvéniles ont investi plus d'énergie en croissance que les adultes. Les femelles, avec une croissance très faible, ont utilisé leur surplus d'énergie presque exclusivement pour l'investissement reproducteur. Cette étude permet de mieux comprendre les différences dans le cycle vital des crevettes observé le long du gradient latitudinal s'étendant du détroit de Davis jusqu'au golfe du Maine.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
AVANT-PROPOS.....	x
RÉSUMÉ DE LA THÈSE.....	xii
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xviii
LISTE DES FIGURES.....	xxi
CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE, <i>PANDALUS BOREALIS</i>	2
1.2 VARIATIONS DU CYCLE VITAL ET DE L'ABONDANCE DE LA CREVETTE NORDIQUE, <i>PANDALUS BOREALIS</i>	4
1.2.1 Causes environnementales : température.....	5
1.2.2 Croissance et changements ontogénétiques.....	6
1.3 PHYSIOLOGIE ÉNERGÉTIQUE DE <i>PANDALUS BOREALIS</i>	9
1.3.1 Généralités.....	10
1.3.2 Variations du bilan énergétique.....	12
1.4 OBJECTIFS GÉNÉRAUX DE L'ÉTUDE.....	14
1.5 OBJECTIFS SPÉCIFIQUES DE RECHERCHE.....	15

CHAPITRE 2: TEMPERATURE INDUCED VARIATION IN OXYGEN CONSUMPTION OF JUVENILE AND ADULT STAGES OF THE NORTHERN SHRIMP, <i>PANDALUS BOREALIS</i>	17
2.1 ABSTRACT	18
2.2 RÉSUMÉ.....	19
2.3 INTRODUCTION	20
2.4 MATERIAL AND METHODS	24
2.4.1 Shrimp capture and rearing conditions	24
2.4.2 Respirometry system.....	26
2.4.3 Experimental layout.....	28
2.4.4 Calculations and statistical analyses	29
2.5 RESULTS.....	33
2.5.1 Body mass and temperature effects on SMR_{ind}	38
2.5.2 Effect of temperature on SMR_{5g}	39
2.6 DISCUSSION.....	44
2.7 ACKNOWLEDGEMENTS.....	50
CHAPITRE 3: SIZE AND TEMPERATURE-DEPENDENT VARIATIONS IN INTERMOLT DURATION AND SIZE INCREMENT AT MOLT OF NORTHERN SHRIMP, <i>PANDALUS BOREALIS</i>	51
3.1 INTRODUCTION	52
3.2 MATERIAL AND METHODS	55
3.2.1 Shrimp capture and rearing conditions	55

3.2.2	Experimental setup	56
3.2.3	Data calculation and statistical analyses	60
3.3	RESULTS	63
3.3.1	Experiment 1. Growth over successive molts.....	63
3.3.2	Experiment 2. Growth in size and mass during a single molt cycle	66
3.3.3	Growth models.....	75
3.4	DISCUSSION.....	80
3.5	ACKNOWLEDGEMENTS.....	86
CHAPITRE 4: EFFETS DE LA TEMPÉRATURE SUR LA		
CONSOMMATION DE NOURRITURE DE <i>PANDALUS BOREALIS</i>		87
4.1	INTRODUCTION	88
4.2	MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	90
4.2.1	Capture des crevettes et conditions d'élevage	90
4.2.2	Procédures expérimentales.....	91
4.2.3	Calculs et analyses statistiques	93
4.3	RÉSULTATS.....	94
4.4	DISCUSSION.....	100

CHAPITRE 5: EFFETS DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA TAILLE SUR L'EXCRÉTION AMMONIACALE DE <i>PANDALUS BOREALIS</i>.....	104
5.1 INTRODUCTION	105
5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES	107
5.2.1 Capture des crevettes et conditions d'élevage	107
5.2.2 Procédures expérimentales.....	107
5.2.3 Calculs et analyses statistiques	110
5.3 RÉSULTATS.....	112
5.4 DISCUSSION.....	122
CHAPITRE 6: BILAN ÉNERGÉTIQUE DE <i>PANDALUS BOREALIS</i>	128
6.1 INTRODUCTION	129
6.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES	131
6.2.1 Production	131
6.2.2 Excrétion ammoniacale.....	139
6.2.3 Métabolisme.....	141
6.2.4 Consommation de nourriture	141
6.2.5 Production de fèces	142
6.2.6 Bilan énergétique	143
6.3 RÉSULTATS.....	143
6.4 DISCUSSION.....	147

CHAPITRE 7: CONCLUSION GÉNÉRALE	157
7.1 CONCLUSIONS	158
7.2 PERSPECTIVES	163
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	166

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1	Sample size (n), average number of measurement cycles per shrimp, cephalothorax length (CL) and wet mass (W_w) of northern shrimp for the different developmental stages and temperatures.....	34
Table 2.2	Standard, routine, and active metabolic rates (SMR_{ind} , RMR_{ind} and AMR_{ind} ; $mg\ O_2\ h^{-1}$), and mass specific standard (SMR_g), routine (RMR_g) and active (AMR_g) metabolic rates ($mg\ O_2\ h^{-1}\ g^{-1}$) for juvenile, male and female shrimp at the different temperatures.....	37
Table 2.3	Regression coefficients of the relationships between SMR_{ind} and wet body mass (log transformed data) at the different temperature treatments.	41
Table 2.4	Multiple regression model relating SMR_{ind} to wet body mass (W_w) and temperature (T) (n = 86). For each variable, coefficient estimate, standard error (SE) of the coefficient, F value, and probability level of significance (p) are presented. The coefficients of determination of the model (model r^2) and the partial coefficients of determination (partial r^2) are also presented.....	41
Table 2.5	Thermal coefficient (Q_{10}) estimated from SMR_{5g} ($mg\ O_2\ g^{-1}$, adjusted to a 5-g typical mass) for each stage and experimental range of temperatures ($2^\circ C - 8^\circ C$).....	43

Table 3.1	<i>P. borealis</i> . Initial and final size (CL_i , CL_f), mean intermolt period (Mean IP) and total size increment (SI) calculated over the whole duration of experiment 1.....	65
Table 3.2	<i>P. borealis</i> . Size (CL_i), mass (M_i), and range of values for juveniles, males and females at the beginning of the intermolt period in experiment 2.....	69
Table 3.3	<i>P. borealis</i> . Changes in relative masses of body compartments (%) observed during one complete molt cycle at three temperatures for juvenile, male and female shrimp.....	73
Table 3.4	<i>P. borealis</i> . Multiple regression models relating size increment, MI_s ($n = 415$) and intermolt period, IP ($n = 321$) (log transformed), to shrimp cephalothorax length (CL) and temperature (T).....	77
Tableau 4.1	Longueur de céphalothorax (CL), masse fraîche (M), consommation de nourriture par individu (C_{ind} ; $g\ jour^{-1}\ individu^{-1}$) et taux de consommation par unité de masse (C_g ; $g\ jour^{-1}\ g^{-1}$) des juvéniles, mâle et femelle <i>P. borealis</i> à différentes températures.....	95
Tableau 5.1	Longueur de céphalothorax (CL), masse fraîche (M), taux d'excrétion individuel (RU_{ind}) et spécifique (RU_g) de <i>P. borealis</i> à différents stades de développement et températures.....	114
Tableau 5.2	Coefficients de régressions des relations entre RU_{ind} et la masse fraîche pour <i>P. borealis</i> à 2, 5 et 8°C (transformation logarithmique des données).....	116

Tableau 5.3	Modèle de régression multiple par étapes mettant en relation le taux d'excrétion d'azote ammoniacal par individu (RU_{ind}) à la masse (M) et à la température (T) ($n = 238$) pour <i>P. borealis</i> .	117
Tableau 5.4	Coefficients de régression des relations entre RU_g et la masse fraîche pour <i>P. borealis</i> à 2, 5 et 8°C (transformation logarithmique des données).	120
Tableau 6.1	Contenus en eau moyens (%) initiaux et finaux des différents tissus pour les mâles et les femelles aux trois températures expérimentales.	137
Tableau 6.2	Longueur de céphalothorax (CL) et masse initiale (M_i) des crevettes femelles suivies de juillet à septembre 2003 lors d'une expérience sur la mesure de l'investissement reproducteur (P_R).	138
Tableau 6.3	Consommation de nourriture (<i>Euphausia pacifica</i>) C_g , excrétion RU_g , métabolisme standard, SMR_g et de routine, RMR_g des juvéniles, mâles et femelles de <i>P. borealis</i> à 2, 5 et 8°C.	140
Tableau 6.4	Composantes du bilan énergétique de <i>P. borealis</i> en $J \text{ jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$.	145

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Distribution mondiale de <i>P. borealis</i> (tirée de Bergström, 2000).....	2
Figure 1.2	Schéma du métabolisme d'un individu au cours d'un cycle annuel.	11
Figure 2.1	Experimental setup for measurement of oxygen consumption in <i>Pandalus borealis</i>	25
Figure 2.2	Example of the time course of oxygen depletion by <i>Pandalus borealis</i> in a respirometer.....	35
Figure 2.3	Example of oxygen consumption (MO_2) over time for an individual female shrimp (9.4 g W_w , 24.9 mm CL) at 5°C, fed in excess before the experiment.....	36
Figure 2.4	Linear relationship between SMR_{ind} and wet body mass of northern shrimp at 2, 5, and 8°C.....	40
Figure 2.5	Box-plots of standardized mass-specific metabolic rates (SMR_{5g}) for juvenile, male and female shrimp at 2, 5, and 8°C. The median and the 25 th and the 75 th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10 th and the 90 th percentiles.	42
Figure 3.1	<i>P. borealis</i> . Box-plots of intermolt period (IP) for juveniles, males and females at 2, 5, and 8°C. The median and the 25 th and the 75 th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10 th and the 90 th percentiles.....	67

Figure 3.2	<i>P. borealis</i> . Box-plots of molt increment in size (MI_S) and in total mass (MI_M) for juveniles, males and females at 2, 5, and 8°C. The median and the 25 th and the 75 th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10 th and the 90 th percentiles	68
Figure 3.3	<i>P. borealis</i> . Box-plots of specific growth rates in size (SGR_S) and in total mass (SGR_M) for juvenile, male and female shrimp at 2, 5, and 8°C. The median and the 25 th and the 75 th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10 th and the 90 th percentiles	72
Figure 3.4	<i>P. borealis</i> . Size increment at molt (MI_S) of <i>P. borealis</i> plotted against premolt size (cephalotorax length, CL) at 2, 5, and 8°C.....	78
Figure 3.5	<i>P. borealis</i> . Intermolt period (IP) plotted against premolt CL at 2, 5 and 8°C.....	79
Figure 4.1	Consommation journalière de nourriture (C_{ind}) de <i>P. borealis</i> en fonction de la masse des individus à 2, 5 et 8°C.....	98
Figure 4.2	Consommation de nourriture par jour (C_g) et unité de masse des juvéniles, mâles et femelles à 2°C, 5°C et 8°C.	99
Figure 5.1	Relation linéaire entre RU_{ind} et la masse fraîche pour <i>P. borealis</i> à 2, 5 et 8°C.....	115
Figure 5.2	Relation linéaire entre RU_g et la masse fraîche pour <i>P. borealis</i> à 2, 5 et 8°C	119

Figure 5.3	Taux d'excrétion standardisé (RU_{5g}) pour les juvéniles, mâles et femelles à 2, 5 et 8°C.....	121
Figure 6.1	Dépenses énergétiques des juvéniles, mâles et femelles de <i>P. borealis</i> à 2, 5 et 8°C.	148

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE, *PANDALUS BOREALIS*

La crevette nordique (*Pandalus borealis*, Décapode, Pandalidae) a une large répartition à travers l'hémisphère nord (Fig. 1.1). Dans l'Atlantique, sa distribution s'étend de la région du golfe du Maine jusqu'au détroit de Davis (Bergström, 2000).

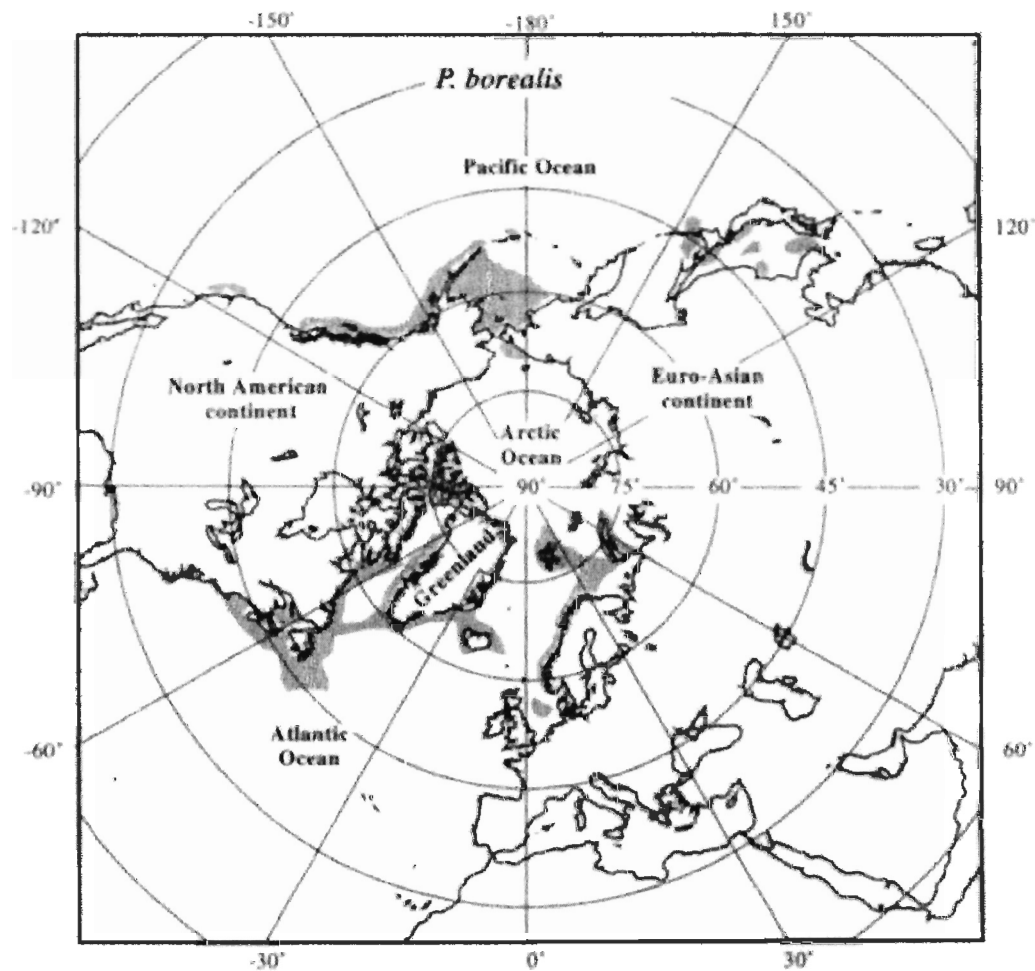


Figure 1.1 Distribution mondiale de *P. borealis* (tirée de Bergström, 2000).

Elle est présente partout dans l'estuaire et dans le nord du golfe du Saint-Laurent à des profondeurs variant entre 150 et 350 m et à des températures allant de 2 à 6°C (Simard et Savard, 1990; MPO, 2000). La crevette nordique est une espèce hermaphrodite de type protérandrique. Elle se reproduit en tant que mâle au début de sa vie, subit par la suite une inversion de sexe et passe le reste de son existence à l'état de femelle (Leopoldseder 1934 cité par Bergström 2000). Le long du gradient latitudinal s'étendant du détroit de Davis au golfe du Maine, des différences importantes sont observées dans le cycle vital de cette espèce. De nombreuses simulations utilisant des modèles basés sur la longueur des crevettes ont montré l'influence de la croissance, de la taille au changement de sexe et de la mortalité sur la dynamique de population et les stratégies de recrutement de cette espèce (Fu et Quinn, 2000). Ces observations sont particulièrement importantes dans le contexte actuel de changements climatiques où des variations latitudinales dans les différentes caractéristiques du cycle vital de la crevette nordique suggèrent un impact significatif des modifications des conditions environnementales sur la dynamique des populations de crevette.

Durant les vingt dernières années, les activités de pêche à la crevette se sont rapidement développées au Canada, engendrant d'importantes retombées économiques. Dans l'est du Canada, les débarquements s'élevaient à 130 000 t en 2002 pour une valeur de 300 millions de dollars. Étant donné l'importance socio-économique de cette ressource, il est essentiel d'avoir une bonne évaluation de l'impact que peuvent avoir les changements environnementaux sur les caractéristiques du cycle vital des crevettes et sur le succès des

stratégies d'exploitation.

1.2 VARIATIONS DU CYCLE VITAL ET DE L'ABONDANCE DE LA CREVETTE NORDIQUE, *PANDALUS BOREALIS*

Certaines des variables pouvant être utilisées pour caractériser les changements dans le cycle vital de la crevette nordique sont la croissance, la taille à l'inversion de sexe, la taille maximale atteinte et la longévité. En comparant le cycle vital de *P. borealis* entre le détroit de Davis et d'autres zones de l'Atlantique nord-ouest plus au sud, il a été montré que les populations de crevettes dans le détroit de Davis ont une longévité, une taille maximale des mâles et des femelles et un âge au moment du changement de sexe plus élevés (Savard et Parsons, 1990; Bergström, 2000). Une abondante littérature fait état de fluctuations d'abondance selon la latitude pour diverses espèces marines, dont la crevette. Les causes possibles de fluctuations d'abondance seraient, outre la pression de pêche exercée sur la crevette, des contraintes environnementales telles que les variations de température, de salinité ou de disponibilité de nourriture. En effet, selon Anderson (2000), les changements climatiques qui ont un impact sur les températures de la colonne d'eau, auraient un effet immédiat sur les maillons trophiques les plus bas dans les écosystèmes marins des régions boréales. Ainsi, un changement rapide dans la structure des populations de crevette serait un des premiers indicateurs de changements plus globaux.

1.2.1 Causes environnementales : température

Les fluctuations d'abondance selon la latitude seraient reliées aux conditions environnementales différentes dans chaque région, et notamment à la température. En effet, dans le golfe du Maine qui représente la limite sud de distribution de cette espèce, les températures de l'eau au fond varient entre 5 et 9°C. A cet endroit, la croissance et la maturation des crevettes sont accélérées. Plus au nord, à Terre Neuve et le long des côtes du Labrador, les eaux sont plus froides (2 et 4°C) et la croissance a tendance à être plus lente. La longévité des crevettes est plus élevée dans la partie nord (8 ans) que dans la partie sud (5 ans) de la distribution de l'espèce (Savard et Parsons, 1990). Le changement de sexe se fait plus tardivement, mais les crevettes ont une plus grande taille au moment de l'inversion de sexe (Savard et Parsons, 1990; Savard *et al.*, 1994). La distribution de l'espèce est continue depuis le golfe du Maine jusqu'au détroit de Davis et les variations du cycle vital des crevettes sont fortement corrélées au gradient latitudinal des conditions environnementales.

Plusieurs études ont tenté de corréliser les changements d'abondance des populations de crevettes aux variations observées dans la température de l'eau. Dans le golfe de l'Alaska, Anderson (1999) et Anderson et Piatt (1999) ont établi un parallèle intéressant entre les grandes fluctuations climatiques observées dans le régime océanique et les variations d'abondance de différentes populations d'espèces marines. Ils associent, entre autres, les déclinés dans l'abondance des populations de *P. borealis* à une période océanique

chaude qui se serait amorcée depuis 1977. La période précédente, considérée comme une période océanique froide (1947 à 1976), aurait favorisé l'augmentation de l'abondance des populations. L'abondance des crevettes dans le golfe du Maine est également sous l'influence des variations dans leur environnement physique. Apollonio *et al.* (1986) ont observé des abondances plus élevées de crevettes dans la partie sud du Golfe, là où les températures de l'eau au fond étaient plus froides durant toute l'année. Par contre, dans les fjords du nord de la Norvège, il a été montré que la croissance de *P. borealis* est meilleure lors de périodes de réchauffement des eaux au fond (Hopkins et Nilssen, 1990). Dans les eaux de Svalbard, la croissance et l'âge des mâles au moment du changement de sexe varient probablement en fonction des différentes températures de fond. En effet, dans les endroits dominés par des eaux froides, les crevettes montrent une croissance plus lente et un âge plus avancé au moment de la transition sexuelle (Hansen et Aschan, 2000). Les larves qui naissent après une période d'incubation à température froide semblent plus viables que celles dont l'incubation a eu lieu à plus haute température (Nunes, 1984).

1.2.2. Croissance et changements ontogénétiques

Différents modèles de croissance prenant en compte le changement de sexe, la croissance saisonnière et la mortalité ont été développés (Bergström, 1992; Fu *et al.*, 2001). L'utilisation de ces modèles pour l'étude de la dynamique des populations de crevettes nécessite de pouvoir déterminer la taille des crevettes à un âge donné. La taille à un âge

donné et la croissance ne sont pas faciles à déterminer chez la crevette nordique étant donné l'absence de structures permettant d'évaluer l'âge ainsi que la saisonnalité de la croissance (Bergström, 1992). Une méthode couramment utilisée pour déterminer l'âge est basée sur l'identification et le suivi de modes (cohortes) par l'analyse des distributions de fréquence de longueur. L'âge et la croissance des cohortes de forte abondance peuvent être suivis durant les deux ou trois premières années de vie des crevettes alors que le suivi des cohortes de faible abondance est beaucoup plus difficile. Le ralentissement de croissance des mâles, des mâles en transition et des femelles génèrent un plus grand chevauchement entre les modes rendant l'identification des modes et le suivi des cohortes de plus en plus difficile à mesure qu'elles vieillissent.

La détermination d'une relation entre le patron de croissance et les conditions environnementales n'est pas directe du fait que la crevette nordique occupe différents habitats pendant les différents stades de sa vie (Shumway *et al.*, 1985; Simard et Savard, 1990). En effet, les stades larvaires sont pélagiques, les juvéniles sont retrouvés dans des eaux peu profondes par rapport aux adultes et migrent vers des eaux plus profondes au cours de leur croissance. Dans certaines zones, les femelles migrent pendant l'hiver et le printemps vers des eaux moins profondes afin de relâcher leurs larves. De ce fait, la température du milieu et la densité des crevettes (probablement à travers son influence sur la disponibilité de nourriture) sont déterminants pour leur croissance (Koeller *et al.*, 2000) et vont varier avec les changements ontogénétiques de distribution.

Divers indices suggèrent une influence différente de ces facteurs environnementaux comme la température selon l'ontogénie du développement. Par exemple, la croissance des juvéniles suite à leur établissement sur le fond augmente avec une hausse de la température (Stickney et Perkins, 1977), alors que les femelles ont une croissance plus faible à haute température et sont moins tolérantes à un réchauffement des eaux (Apollonio *et al.*, 1986). Une croissance différente a également été mentionnée au moment du changement de sexe (Shumway *et al.*, 1985), la croissance pendant la période de transition étant plus rapide. Des expériences en laboratoire indiquent que les juvéniles dans leur première année de vie ont une croissance plus rapide à 8°C qu'à 2°C. Le niveau de réserves énergétiques des femelles diminue avec une augmentation de température. Un impact négatif de la température sur la condition des femelles, l'incubation des œufs et les caractéristiques larvaires a été observé lors d'expériences contrôlées sur des femelles ovigères élevées à trois températures (2, 5 et 8°C) (Brillon *et al.*, 2005). Une étude préliminaire conduite en laboratoire suggère également que le changement de sexe n'a pas lieu la même année chez tous les mâles et que ceux qui n'entament pas le processus de transition ont une très faible croissance comparée aux mâles qui entrent dans cette phase de transition.

Afin de pouvoir prédire la réponse des populations de crevette aux conditions climatiques et d'ajuster les stratégies d'exploitation, les modèles de croissance et de dynamique des populations doivent tenir compte des changements ontogéniques dans la distribution des crevettes, des variations dans les conditions environnementales associées à ces changements et de l'influence de ces conditions environnementales sur les différents

stades du cycle vital de la crevette. Les difficultés que pose la détermination de l'âge ainsi que les variations ontogénétiques de croissance des crevettes démontrent la nécessité de pouvoir mesurer plus précisément les variations de croissance des crevettes au cours de leur cycle vital.

Une étude plus approfondie de la physiologie énergétique de cette espèce permettrait de mieux comprendre l'impact de paramètres environnementaux tels que la température ou la disponibilité de nourriture sur le cycle vital de *P. borealis* et ce, à différents stades ontogénétiques.

1.3 PHYSIOLOGIE ÉNERGÉTIQUE DE *PANDALUS BOREALIS*

Malgré l'importance de *P. borealis* sur le plan socio-économique, sa dépendance à la température et les changements de son cycle vital selon la latitude, très peu d'études ont été entreprises jusqu'à présent sur la physiologie énergétique de cette espèce et aucune étude n'a considéré les variations ontogénétiques de son bilan énergétique. Dans son environnement naturel, la crevette nordique est soumise à des variations dans les conditions de température pendant les différents stades de son développement. Ces déplacements de la crevette auront un impact sur les bilans énergétiques aux différents stades de vie. L'étude de ces aspects bioénergétiques pourrait améliorer notre compréhension des effets de la latitude (températures et abondance de proies) et de l'ontogénie sur les variations d'abondance et de croissance des populations de crevette.

1.3.1 Généralités

Afin de mieux comprendre la façon de calculer un bilan énergétique, il convient dans un premier temps de rappeler qu'un organisme animal fonctionne comme un système ouvert recevant et rejetant, dans le monde extérieur, de l'énergie et de la matière. Il réalise des biosynthèses (anabolisme) grâce à l'énergie obtenue de la matière organique consommée puis dégradée (catabolisme) (Fig. 1.2). La plupart des bilans énergétiques publiés pour les organismes marins ont utilisé la formule suggérée par Crisp (1971) qui exprime la consommation de la façon suivante :

$$C = P + MR + RU + F$$

où C est l'énergie acquise, P la production de l'animal, MR la respiration, RU l'excrétion ammoniacale et F est la perte d'énergie par les fèces (Lucas, 1993). La production (P) est composée de la croissance somatique (P_S), de l'énergie investie en reproduction (P_R) et de la production de l'exuvie (P_E). La respiration (MR) est divisée en taux respiratoire standard lié au coût énergétique de maintenance (SMR), en action dynamique spécifique, due à la digestion après un repas (SDA), et en allocation pour l'activité (AMR) définie comme le taux respiratoire total durant l'activité moins le taux respiratoire standard et SDA. Ceci nous donne l'équation complète suivante :

$$C = (P_S + P_R + P_E) + (SMR + SDA + AMR) + RU + F$$

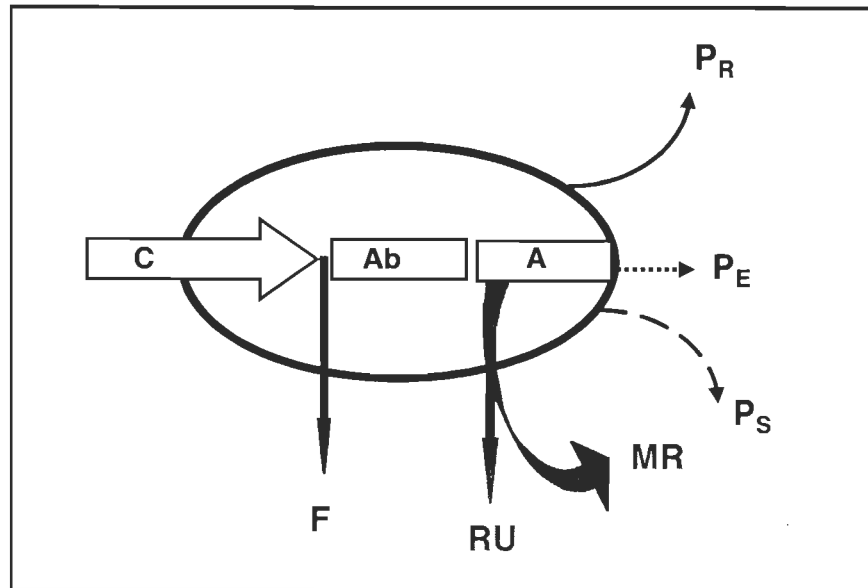


Figure 1.2 Schéma du métabolisme d'un individu au cours d'un cycle annuel. C : consommation de nourriture; Ab : absorption; A : assimilation; F : fèces; RU : excrétion ammoniacale de routine; MR : métabolisme; P_R , P_E , P_S : production de reproduction, de tissus éliminés (exuvie), de tissus vivants ou croissance tissulaire (d'après Lucas, 1993).

1.3.2 Variations du bilan énergétique

Comme tout phénomène biologique, les bilans énergétiques vont être influencés par des facteurs internes comme le stade de développement d'un individu, ou des facteurs externes, comme la température pour les poïkilothermes. Les conditions environnementales ont un impact important sur la répartition de l'énergie chez la crevette; l'un de ces facteurs étant la température. Effectivement, il a souvent été montré que la température influence, seule ou de concert avec d'autres facteurs environnementaux, le bilan énergétique des espèces marines via une augmentation du taux des réactions chimiques avec une augmentation de température. Les effets de changements de température sur les bilans énergétiques de mâles adultes de 250 à 370 g de crabes des neiges, *Chionoecetes opilio* ont été étudiés par Foyle *et al.* (1989) à des températures variant entre 0 et 18°C. Selon ces auteurs, les mâles adultes avaient un bilan énergétique négatif (la quantité d'énergie utilisée est plus élevée que la quantité obtenue par ingestion de nourriture) à des températures inférieures à 1°C. Ces résultats confirment que la croissance, et possiblement la survie, du crabe des neiges est compromise à de basses températures (Gravel, 2002). L'ontogénie du développement a également un impact important sur la répartition de l'énergie ingérée. Une étude a exploré l'effet de l'ontogénie sur le bilan énergétique et le cycle vital d'une espèce de crevette des écosystèmes estuariens de l'est des Etats-Unis, *Palaemonetes pugio* Holthuis (Vernberg et Piyatiratitivorakul, 1998). La majeure partie de l'énergie consommée chez les juvéniles était perdue à travers l'égestion (58%) et l'énergie assimilée était

principalement investie en croissance (14%) et en respiration (25%). Chez les adultes, la majeure partie de l'énergie consommée était investie en reproduction (14%) et respiration (52%). La proportion d'énergie allouée à la croissance somatique était de seulement 5% chez les adultes. L'énergie perdue dans l'excrétion ammoniacale augmentait significativement entre juvéniles et adultes, passant de 1% à 25%. De plus, l'efficacité d'assimilation de l'énergie consommée augmentait avec l'âge (Vernberg et Piyatiratitivorakul, 1998). Les effets d'un changement global de température ont également été étudiés chez les poissons. Un modèle mathématique a clairement montré une corrélation entre les fluctuations de température induites par le climat et le recrutement des stocks de morue Atlantique (*Gadus morhua*), les taux de croissance diminuant aux plus hautes latitudes (Poertner *et al.*, 2001). Ces résultats ainsi que d'autres modifications de paramètres du cycle vital indiquent qu'une diminution de température induit un changement dans l'allocation de l'énergie peu favorable à la croissance et à la fécondité. La constitution de bilans énergétiques et l'étude de leurs variations permet de mieux comprendre les phénomènes physiologiques et démographiques qui régissent une espèce.

1.4 OBJECTIFS GÉNÉRAUX DE L'ÉTUDE

Ce projet était basé sur l'hypothèse selon laquelle la croissance et la force d'une cohorte seraient déterminées durant le stade juvénile et seraient préservées jusqu'au recrutement à la pêche et le changement de sexe, en postulant des conditions de prédation stables. La trajectoire de la croissance pendant les stades juvéniles aurait également un impact majeur sur la détermination de l'âge et de la taille à l'atteinte de la maturité sexuelle et au changement de sexe ainsi que sur le potentiel reproducteur des femelles. Comme mentionné précédemment, les conditions optimales de croissance varient en fonction du stade ontogénétique et le stade juvénile représente un des stades où *P. borealis* investirait la plus grande proportion de son énergie en croissance. Dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent, les crevettes se retrouvent dans différents habitats durant leur ontogénie, les juvéniles et les mâles se retrouvant aux plus faibles profondeurs où les températures sont les plus froides et possiblement les plus variables alors que les femelles se retrouvent dans de plus grandes profondeurs où la température est plus élevée et généralement plus stable (Koutitonsky et Bugden, 1991; MPO, 2000). Ce projet visait à évaluer la dynamique de la croissance de la crevette nordique en examinant les changements ontogénétiques du bilan énergétique de celle-ci. Les changements ontogénétiques dans le métabolisme et l'allocation de l'énergie chez la crevette peuvent avoir un impact important sur la quantité d'énergie investie en croissance. Des expériences réalisées en milieu contrôlé ont été réalisées pour évaluer les effets de la température sur les patrons d'allocation de l'énergie

afin de mieux comprendre la dynamique de croissance de la crevette en milieu naturel selon la latitude.

1.5 OBJECTIFS SPÉCIFIQUES DE RECHERCHE

Les patrons d'allocation de l'énergie en fonction de l'ontogénie et de la température ont été déterminés à partir de la mesure des composantes principales du bilan énergétique des juvéniles, mâles et femelles de la crevette nordique à trois températures (2, 5, et 8°C).

De façon plus spécifique, ce projet visait à déterminer pour chacun de ces stades de développement et chacune des températures :

1- la consommation de nourriture par la mesure du taux journalier de consommation de proies.

2- le niveau d'excrétion par la mesure de la production ammoniacale de routine (RU_{ind}) des individus.

3- les différentes composantes du métabolisme par la mesure du métabolisme standard (SMR), de routine (RMR) et de l'activité (AMR).

4- la production par la mesure de la croissance somatique (P_S) et de l'investissement reproducteur (P_R) à partir de mesure d'accroissement à la mue, de durée d'intermue et le gain en énergie des gonades chez les mâles et les femelles.

5- le bilan énergétique à partir des différentes composantes mesurées afin de déterminer les patrons de répartition de l'énergie entre la croissance, la reproduction et la respiration chez les différents stades de développement.

**CHAPITRE 2: TEMPERATURE INDUCED VARIATION IN OXYGEN
CONSUMPTION OF JUVENILE AND ADULT STAGES OF THE
NORTHERN SHRIMP, *PANDALUS BOREALIS***

2.1 ABSTRACT

The impact of temperature on oxygen consumption (MO_2) of *Pandalus borealis* was measured in the laboratory for juvenile, male and female shrimp at 2, 5 and 8°C, the temperature range where *P. borealis* is generally found in the Northwest Atlantic. Measurements of MO_2 were taken every 60 min over 7-10 days on 0.22 to 13.80 g shrimp. These long-term measurement periods insured acclimation to the respirometers and allowed calculation of standard metabolic rate of individuals (SMR_{ind}). SMR_{ind} was linearly related to body mass (log transformed data) and the mass exponent for the species was 0.56. The effects of wet body mass (W_w) and temperature (T) on SMR_{ind} were described by: $SMR_{ind} = 10^{(0.57 \log(W_w) + 0.04 T - 1.21)}$, with SMR_{ind} expressed in $mg\ O_2\ h^{-1}$, W_w in g and T in °C. This model explained 92% of the variability in SMR_{ind} . Mass-specific MO_2 adjusted for a 5 g shrimp (SMR_{5g}) was not influenced by developmental stage indicating that the regression model for SMR_{ind} was valid regardless of variations in size at maturity and sex transition. Routine and active metabolic rates followed the same pattern of variation with temperature and developmental stage as SMR. Finally, thermal coefficients (Q_{10}) were in the normal range found for crustaceans, Q_{10} values varying from 1.73 to 4.97.

Keywords: *Pandalus borealis*; Oxygen consumption; Q_{10} ; Shrimp; Standard metabolic rate.

2.2 RÉSUMÉ

L'impact de la température sur la consommation d'oxygène (MO_2) de *Pandalus borealis* a été mesuré en laboratoire sur des crevettes juveniles, mâles et femelles à 2, 5 et 8°C. Cet intervalle de température représente la gamme de température où *P. borealis* est généralement trouvée dans l'Atlantique nord ouest. MO_2 était mesurée toutes les 60 min pendant 7-10 jours sur des crevettes de 0.22 à 13.80 g. Ces mesures à long terme permettant d'assurer une acclimatation des crevettes aux respiromètres ont permis de déterminer les taux métaboliques standard des individus (SMR_{ind}). SMR_{ind} était linéairement corrélé à la masse des crevettes et le coefficient de masse pour l'espèce est de 0.56. Les effets de la masse fraîche (W_w) et de la température (T) sur SMR_{ind} sont décrits par: $SMR_{ind} = 10^{(0.57 \text{ Log}(W_w) + 0.04 T - 1.21)}$, où SMR_{ind} est exprimé en $mg O_2 h^{-1}$, W_w en g et T en °C. Ce modèle permet d'expliquer 92% de la variabilité de SMR_{ind} . Le métabolisme spécifique à la masse ajusté à une crevette de 5 g (SMR_{5g}) n'était pas influencé par le stade de développement, indiquant que le modèle pour SMR_{ind} était valide quelque soient les variations de la taille à la maturité ou au changement de sexe. Les taux métaboliques de routine et d'activité suivaient les mêmes tendances que SMR_{ind} face aux variations de température et de stade de développement. Enfin, les coefficients thermiques (Q_{10}) variaient de 1.73 à 4.97 se situant dans la gamme habituellement observée chez les crustacés.

Mots clés: *Pandalus borealis*; Consommation d'oxygène; Q_{10} ; Crevette; Taux métabolique standard.

2.3 INTRODUCTION

Northern shrimp *Pandalus borealis* (Krøyer) is a cold-water decapod widely distributed in the Northwest Atlantic from the Gulf of Maine to the Davis Strait (Bergström, 2000). It is a dominant crustacean species in the estuary and the Gulf of St. Lawrence (ESL, GSL) in eastern Canada (Savard et Parsons, 1990; Savard *et al.*, 2002). *P. borealis* is a protandric hermaphrodite species; each individual first matures and functions as a male, goes through an intersexual phase, and becomes a female. Along the latitudinal gradient extending from the Gulf of Maine to the Davis Strait, exploited shrimp populations differ in several life history traits. Longevity, length at sex change, and maximum length of males and females increase with latitude while growth rate and proportion of spawning females decrease (Savard et Parsons, 1990; Bergström, 2000). Differential distribution of larval, juvenile and adult stages has been described for this species (Shumway *et al.*, 1985). Larvae, which are pelagic, are exposed to currents that affect their distribution upon settlement as they reach the juvenile stage. Juveniles are generally found in coastal waters where they are exposed to a wider temperature range than older shrimps. As they mature into males, shrimp migrate offshore, possibly reflecting a decrease in their thermal tolerance (Apollonio *et al.*, 1986). Moreover, males and non-ovigerous females undergo diurnal vertical migrations (Portelance *et al.*, 1988). These changes in the distribution of shrimp associated with ontogeny and behavior (migrations) coupled to the thermal stratification of the waters in the GSL (Banks, 1966; Koutitonsky et Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003)

influence the range of temperatures encountered by *P. borealis* at the juvenile, male and female stages of its development.

Metabolic rate is the most fundamental biological rate as it represents the rate of energy uptake, transformation, and allocation (Brown *et al.*, 2004). Knowledge of an organism's metabolic rate at different temperatures is important as it provides a basic indication of its energy requirements in different environments. Assessing the effect of temperature on metabolism is complicated by the simultaneous influence of temperature on several, inter-related endogenous variables. Elevated levels of activity, for example, are associated with increasing temperatures, which in turn further accelerate an organism's metabolic rate. Respiration rate, measured as oxygen consumption, has been commonly used as a proxy for metabolic rate in aquatic and terrestrial animals. The total daily energy demand of an organism can be estimated from the sum of metabolic expenditures allocated to standard metabolic rate (SMR), energy needed to acquire and process food (specific dynamic action, SDA), energy for locomotor activity, growth and reproduction. When locomotor activity is maximal, oxygen consumption corresponds to active metabolic rate (AMR). SMR corresponds to the oxygen consumption observed in a resting individual in a post-absorptive condition (Fry, 1971). Routine metabolic rate (RMR) describes an organism that is feeding, growing, producing sexual products, spontaneous activity or any other activity that elevates the SMR (Lucas, 1993), and is presumed to represent typical levels of energy expenditure in the field. Because stress and activity are rarely controlled, most values of SMR of aquatic organisms found in the literature are more likely RMR (Fry,

1971). Any change in SMR as a consequence of a change in temperature could affect the amount of energy that could be used in other metabolic processes such as growth (Lucas, 1993). Bioenergetics models provide a flexible way to determine how growth is influenced by environmental factors (Trudel et Welch, 2005). As bioenergetics models are sensitive to errors in measurements of oxygen consumption, precise respiration determinations are required. There is a lack of information on the impact of temperature on the metabolism of cold water shrimps. Impacts of body size and ontogenic stage have not been studied. Few studies have determined oxygen consumption of *P. borealis* and how it is influenced by temperature. Most of these studies dealt with the larval stages of *P. borealis* (Paul et Nunes, 1983; St-Amand *et al.*, 1999; Chabot et Ouellet, 2005). Only one study measured oxygen consumption of post-larval shrimp (Fox, 1936). Moreover, oxygen consumption was only measured on large individuals (average of 9.2 g, hence females) at 6.5 and 10°C. Therefore, species-specific information to model metabolism as a function of body size and temperature is lacking.

Temperature plays a significant role in the growth rate of *P. borealis* (Rasmussen, 1953). Optimal temperature conditions for growth could considerably differ between juveniles and adults and between males and females. Moreover, feeding rates, assimilation, respiration, excretion and production of marine organisms are known to be influenced by temperature. Therefore, ontogenetic changes in these components of the energy budget will have a large impact on the proportion of ingested energy that can be devoted to growth (Vernberg et Piyatiratitivorakul, 1998). Temperature is the most important extrinsic

controlling factor influencing metabolic rate in ectotherms (Fry, 1971). The metabolic theory of ecology proposed by Brown *et al.* (2004) persuasively demonstrates how a few simple, well-founded physical principles concerning energy and temperature can explain an impressive proportion of the natural variability in organism-level productivity, developmental rates, mortality, and other life history traits. Therefore, effects of temperature on metabolic rate have received considerable attention.

Another prominent endogenous factor influencing metabolism is body size. Generally, larger individuals have greater metabolic rates than smaller individuals although they have a lower specific metabolic rate (metabolic rate per unit of body mass) (Lucas, 1993). This relationship is typically described as a linear expression between log metabolic rate and log body mass (Schmidt-Nielsen, 1990) with a wide range of slope values for various crustaceans (0.41-1.00) (Altman et Dittmer, 1968). There is no data on the slope value for *P. borealis*, even though it is an essential piece of information in any attempt to model metabolism as a function of body size.

The aim of this study was to assess and compare oxygen consumption of juvenile, male and female of *P. borealis* at different temperatures in order to produce a model predicting SMR in relation to temperature and developmental stage. Multi-day continuous measurements of oxygen consumption for shrimp encompassing a range in body masses between 0.22 and 13.8 g were completed at three temperatures (2, 5, and 8°C). This allowed the determination of SMR at different temperatures and the determination of the mass coefficient for *P. borealis*. In addition, RMR and AMR were estimated for the same sizes

and temperatures.

2.4 MATERIAL AND METHODS

2.4.1 Shrimp capture and rearing conditions

Male and female shrimp (carapace length, CL 15-30 mm) were captured using a rigid frame trawl in the ESL (80-160 m depth) near Rimouski (48°36'N 68°29.5'W), Quebec, in late October 2004 and April 2005. Following capture, the shrimp were transported to the Maurice-Lamontagne Institute (Fisheries and Oceans Canada, Mont-Joli, QC) and kept in 670 l rectangular tanks at 5°C and salinity > 28 ‰ under natural photoperiod. After 7 days of acclimation, the shrimp were randomly assigned to tanks adjusted to the three experimental temperature treatments (2, 5, and 8°C) until the beginning of the experiments in May 2005. They were fed in excess three times a week with a diet consisting of equal parts of frozen Atlantic and Pacific krill, capelin and shrimp.

Juveniles used in the experiments were raised in the laboratory. Ovigerous females caught in the ESL in the spring of 2004 and 2005 were isolated in tanks until hatching of the larvae (May 2004 and 2005). Larvae were kept in 80 l plankton-kreisel tanks at 5°C and fed in excess with live brine shrimp nauplii (*Artemia salinas*) until they reached the

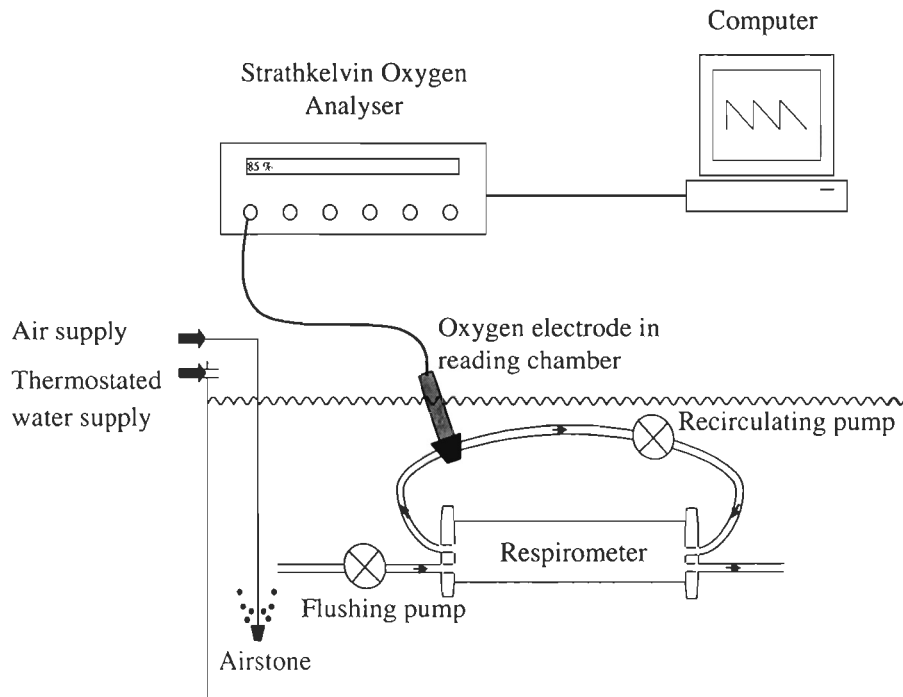


Figure 2.1 Experimental setup for measurement of oxygen consumption in *Pandalus borealis*. Respirometers were flushed periodically with air-saturated water from the surrounding temperature-controlled tank. Water from each respirometer was continuously circulated through a plexiglas reading chamber housing the tip of an oxygen microcathode and then pumped back to the respirometer. The six-channel oxymeter monitored six respirometers simultaneously. Only one respirometer is represented here.

juvenile stage. Juveniles (CL 5-12 mm) were then randomly assigned to 670 l rectangular tanks adjusted to the three experimental temperature treatments (2, 5, and 8°C) until the beginning of the experiments in September 2005. They were fed the same diet and the same frequency as used for the adults.

2.4.2 Respirometry system

The automated respirometer developed by Steffensen *et al.* (1984) to perform intermittent-flow respirometry on fish was modified and used for the respiration measurements of shrimp (Fig. 2.1). Large tubular Plexiglass respirometers (length: 16.5 cm; diameter: 10.5 cm; volume: 1.40 l) were used for adult males and females whereas smaller ones (length: 13 cm; diameter: 7 cm; volume: 0.50 l) were used for juveniles. The volume of both types of respirometer was reduced for use with small individuals by placing a PVC cylinder of known volume at one end of the respirometer. Reduced volumes were 1.15 and 0.40 l, respectively. Respirometers were submerged in a tank (670 l) filled with seawater and the temperature of the whole system was kept constant ($\pm 0.2^\circ\text{C}$) by re-circulating water through a heat pump. Seawater at the appropriate experimental temperature was filtered (22 μm), UV treated and saturated in oxygen prior to circulation in the tank and respirometers. Measurements of dissolved oxygen (percentage saturation, $\text{O}_{2\text{sat}}$) in the respirometers were carried out using microcathode oxygen electrodes (Strathkelvin Instruments, model 1302) housed in acetal holders (Strathkelvin Instruments, model

EH100) and coupled to a six-channel oxygen meter (Strathkelvin Instruments, model 928). The electrodes were installed into Plexiglas flow-through reading cells (Strathkelvin Instruments, model FC100). Oxygen electrodes were calibrated using air saturated water from the surrounding tank (100% $O_{2\text{sat}}$, relative to air) at the experimental temperature at least once each day and against nitrogen gas (0% $O_{2\text{sat}}$) once a week. No detectable sensor drift occurred within 24h, allowing us to calibrate electrodes only once a day. Measurement accuracy of the electrodes was verified every two weeks by the Winkler method of Levy *et al.* (1977) with minor modifications described in Chabot and Ouellet (2005).

The six-channel oxygen measurement system was used with six respirometers simultaneously. Intermittent-flow respirometry can be described as serial closed-system respirometry. Respirometry experiments consisted of a succession of one-hour cycles. Each cycle began when respirometers were closed. For each respirometer, a recirculating pump (March, model 1C-MD) brought water to an oxygen microcathode and back to the respirometer ($\sim 0.14 \text{ l min}^{-1}$), thus providing continuous oxygen readings and mixing of the water in the respirometer (Fig. 2.1). At the end of the measurement period (45 min), larger pumps (March, model 2U, one pump hooked to two respirometers) flushed the respirometers with water from the surrounding tank at a rate of 1 l min^{-1} for 15 min, after which dissolved oxygen in the respirometers was close to saturation. Dissolved oxygen was never less than 90% saturation at the end of a measurement period. Values of dissolved oxygen were stored every 2 s for each respirometer (Strathkelvin software) during the entire experiment and later down-sampled by keeping the median value in each 20-s block to

reduce file size.

2.4.3 Experimental layout

Measurements of oxygen consumption were made on 6 to 20 shrimp for each developmental stage and temperature between May and December 2005. Oxygen consumption was measured for male and female shrimp from May to September and for juveniles, from September to December. In each experiment, oxygen consumption was monitored for approximately 7 to 10 days (108 to 261 measurement cycles per individual) in order to ensure that shrimp recovered from handling stress, were accustomed to the respirometers, and had completely cleared their gut and digestive tract of any food. Prior to the beginning of an experiment, oxygen electrodes were calibrated, and the temperature, salinity and barometric pressure were noted for calculations of oxygen solubility and concentration. For each respirometer, 6 to 9 cycles were run without shrimp at the beginning and end of each experiment to assess background respiration.

Some of the experiments presented here were designed to test the impact of food ingestion on metabolism in addition to determine SMR. Hence, some shrimp were placed into respirometers after fasting for several days, others had access to food until the moment they were transferred to the respirometers, and a small number were offered food inside the respirometer. However, we did not succeed in finding increases in MO_2 that could be associated with feeding for a variety of reasons, including the difficulty in insuring shrimp

had eaten when exposed to food. We present no data on the cost of digestion (SDA) here, but it was possible to calculate SMR, RMR and AMR. The computation method for SMR insures that food ingestion did not influence the results (see below).

Only data from intermoult stage were used in the analyses because oxygen consumption can change during moulting. At the end of an experiment, each animal was sexed and cephalothorax length ($CL \pm 0.01$ mm) and wet mass ($W_w \pm 0.001$ g) were measured.

2.4.4 Calculations and statistical analyses

For each cycle, the slope of the linear regression describing the rate of decrease in oxygen saturation per unit time ($\Delta O_{2\text{sat}} \Delta t^{-1}$) was calculated. Oxygen consumption was calculated using the standard formula for closed-system respirometry (Schurmann et Steffensen, 1997):

$$MO_{2\text{ind}} = a V_{\text{resp}} \alpha$$

where $MO_{2\text{ind}}$ is oxygen consumption per individual ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$), a is the slope calculated above, V_{resp} the volume of the respirometer corrected for the volume of the shrimp (l) and α the solubility of oxygen in the water ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$) for the appropriate experimental parameters (temperature, salinity and barometric pressure) determined according to the equations of Benson and Krause (Benson et Krause, 1980; 1984). Shrimp

respiration was corrected for each respirometer by removing the average background respiration measured before and after each experiment.

Intermittent-flow respirometry typically produces a range of MO_2 values for each individual animal (Steffensen, 1989). MO_2 can be elevated by stress, SDA and spontaneous activity, but over several days of recording, a lower limit in MO_2 values becomes apparent and corresponds to SMR. However, there is no established technique to quantify SMR from such data. Some authors used measurement periods just a bit longer than a pre-defined acclimation period and then took the first few “similar” values of MO_2 to be SMR (e.g., Dall, 1986; Romero *et al.*, 2006). We did not know a priori the proper duration of the acclimation period to use with *P. borealis*, and SMR can easily be overestimated if its duration is too short or if animals become disturbed after the end of the acclimation period. Sometimes, the distribution of MO_2 values is bimodal and the mode for the lowest values of MO_2 is taken as SMR (Steffensen *et al.*, 1994). Distributions were unimodal in this study. Schurmann and Steffensen (1997) took the mean of the six lowest measurements in each animal's record. The number of “low” values to include in the calculation of SMR should depend on the duration of the experiment, otherwise longer experiments are likely to produce lower values of SMR simply because MO_2 is measured with error, and longer sequences are more likely to include abnormally low values of MO_2 . Dorcas *et al.* (2004) used the 1st quartile (or 0.25 quantile) from MO_2 values of individual rattlesnakes as their estimate of SMR. This removed the dependency of SMR on sample size. Furthermore, quantiles do not require that MO_2 values be normal. We decided to use quantiles to assess

SMR in this study, although careful examination of the data suggested that the threshold of Dorcas *et al.* (2004) was too high to represent SMR in *P. borealis*, and we adopted 0.1 as a more reasonable value. With this definition, 10% of MO_2 values for a shrimp fall below SMR, and 90% fall above it.

Similarly, median values of MO_2 were used as an estimate of RMR and the 0.9 quantile as a minimal estimate of AMR. This method likely underestimates the maximum cost of activity, which is unknown for this species, because the elevation in oxygen consumption observed in the early part of the recordings was mostly caused by stress and not so much by swimming activity. However this value can be used as a minimal estimation of AMR in this species.

The effect of mass on metabolism was analyzed by regressing SMR_{ind} on wet mass. Both SMR_{ind} and mass were log transformed to linearise the relationship and reduce heteroscedasticity. The effect of temperature on oxygen consumption was assessed by comparing slopes and adjusted means with an analysis of covariance (ANCOVA) (Sokal et Rohlf, 1995). This analysis also resulted into the determination of b , the mass coefficient for *P. borealis*. As metabolism is size-dependent, mass-specific values of SMR_{ind} were calculated to analyze the effects of temperature and development stage on SMR. Mass-specific metabolic rates of shrimp of different sizes were obtained by standardizing SMR_{ind} to that of a 5 g individual ($\text{SMR}_{5\text{g}}$) which represents the median value of the mass range of experimental shrimp. The standardization was done using the equation (Schurmann et Steffensen, 1997):

$$SMR_{5g} = SMR_g * (W_w / 5)^{(1-b)}$$

where SMR_{5g} is the SMR per gram ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) for a 5 g animal, SMR_g is the SMR per gram of wet mass (unadjusted) of shrimp ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) (SMR_{ind} / W_w). The mass coefficient, b , is the mean of the slopes obtained from logarithmic relationships between metabolic rate and body mass at the three temperatures. Values of SMR_{5g} were compared among temperatures (2, 5, and 8°C) and developmental stages (juvenile, male, female) using a two-way analysis of variance (ANOVA) (Sokal et Rohlf, 1995).

The thermal coefficient (Q_{10}), which represents the sensitivity of an organism to temperature variations, was estimated for juvenile, male and female shrimp. Q_{10} was calculated as:

$$Q_{10} = (SMR_{5g2} / SMR_{5g1})^{10 / T2 - T1}$$

where SMR_{5g1} and SMR_{5g2} are the oxygen consumption at temperatures $T1$ and $T2$, respectively (Schmidt-Nielsen, 1990).

Finally, multiple regression analysis was used to develop regression models to predict SMR_{ind} , RMR_{ind} and AMR_{ind} in relation to body mass and temperature. All statistical analyses were carried out with SAS software (SAS Institute version 8.2, Cary, NC).

2.5 RESULTS

A total of 110 shrimp were used for the determination of SMR for juvenile, male and female shrimp at the different temperatures. Measurements on 24 shrimp were rejected due to technical problems with oxygen electrodes or the moulting of the shrimp in the respirometer during the experimental period. As a result, sample sizes for the determination of oxygen consumption varied between 5 and 21 for each combination of temperature and developmental stage (Table 2.1). Only cycles where $O_{2\text{sat}}$ decreased linearly with time and with a $r^2 > 0.90$ were used in the analyses (Fig. 2.2). The mean number of measurements per combination of developmental stage and temperature varied from 108 to 261 cycles. $MO_{2\text{ind}}$ for a given shrimp tend to follow the pattern shown in Fig. 2.3. Wet body mass ranged from 0.22 to 13.80 g with no significant differences in the mass of juveniles ($F_{2,29} = 1.12$, $p > 0.33$), males ($F_{2,29} = 0.52$, $p > 0.60$) or females ($F_{2,19} = 0.50$, $p > 0.61$) among temperatures.

RMR_{ind} and AMR_{ind} were greater than corresponding SMR_{ind} for each shrimp (Fig. 2.3) and followed the same positive trend than SMR_{ind} with body mass and temperature. Mass specific rates (SMR_g) varied between 0.023 to 0.21 $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for the different combination of developmental stage and temperature. Average RMR_g and AMR_g values were respectively, ~ 30% and 90% greater than corresponding SMR_g (Table 2.2).

Table 2.1 Sample size (n), average number of measurement cycles per shrimp, cephalothorax length (CL) and wet mass (W_w) of northern shrimp for the different developmental stages and temperatures. Mean values and SD are presented for CL and W_w .

		2°C	5°C	8°C
Juveniles	n	6	5	21
	Cycles/shrimp	201	180	152
	CL (mm)	9.35 ± 1.24	8.76 ± 1.02	8.34 ± 0.87
	W_w (g)	0.57 ± 0.27	0.49 ± 0.21	0.42 ± 0.14
Males	n	10	11	11
	Cycles/shrimp	173	114	261
	CL (mm)	20.63 ± 2.21	20.79 ± 1.58	19.46 ± 3.17
	W_w (g)	5.44 ± 2.00	5.59 ± 1.04	5.15 ± 2.24
Females	n	5	9	8
	Cycles/shrimp	164	108	179
	CL (mm)	26.36 ± 0.86	26.23 ± 1.32	25.30 ± 1.94
	W_w (g)	10.82 ± 0.99	11.18 ± 1.73	10.39 ± 1.86

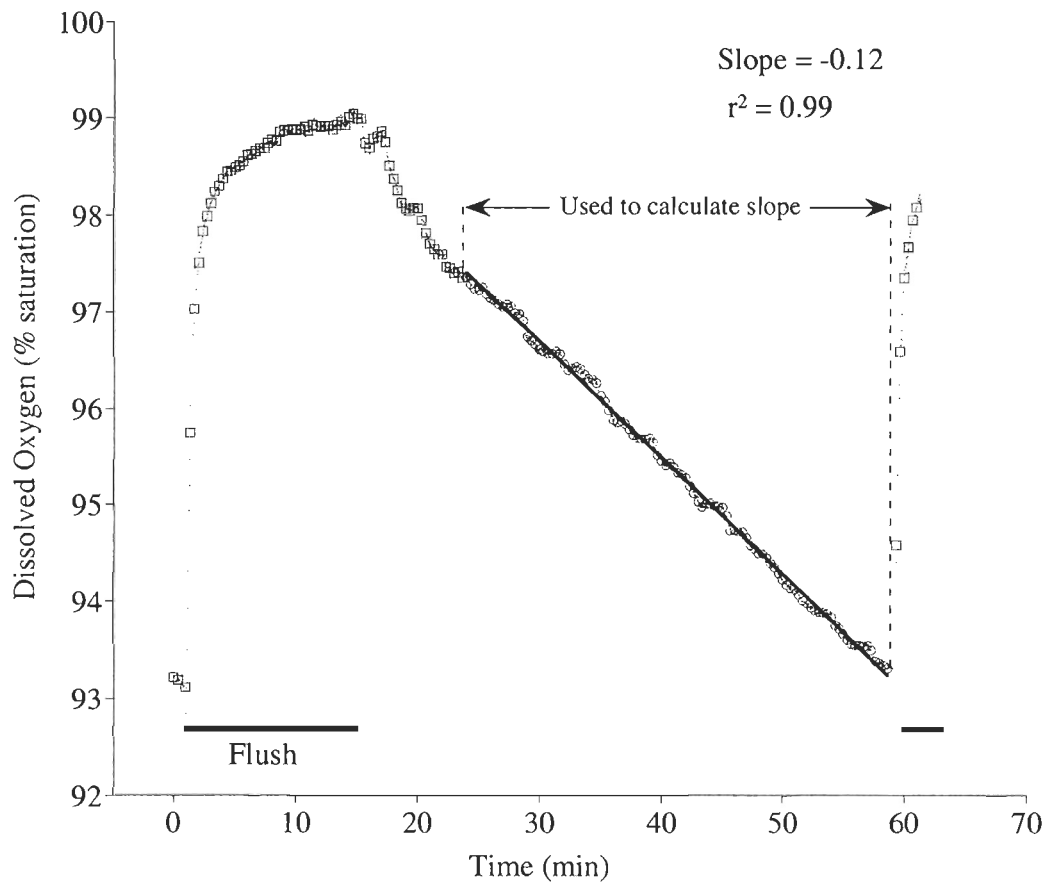


Figure 2.2 Example of the time course of oxygen depletion by *Pandalus borealis* in a respirometer. Respiration cycles consisted of 45 min when the respirometer was closed, followed by 15 min of flush to replenish dissolved oxygen level. Small dots are raw values of dissolved oxygen stored every 2 s, larger symbols are median values for 20-s blocks. The latter were used to compute slopes, using only the last 35 min of the measurement period to insure the oxygen electrode had stabilised (squares).

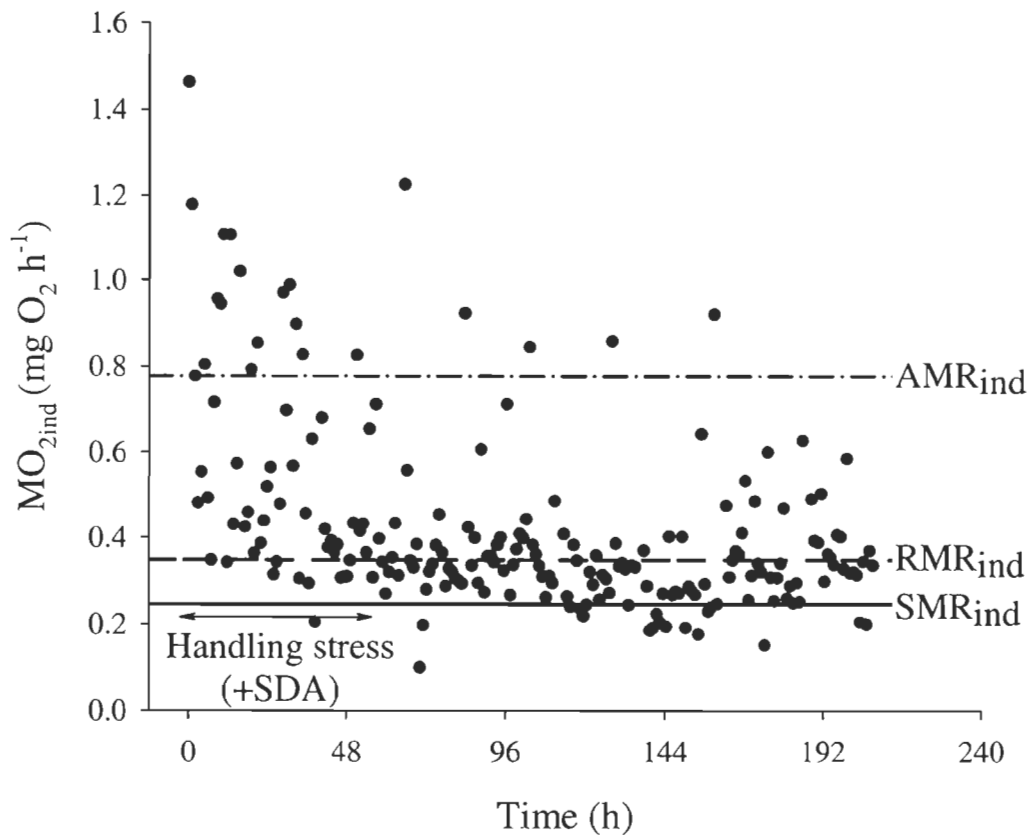


Figure 2.3 Example of oxygen consumption (MO_2) over time for an individual female shrimp (9.4 g W_w , 24.9 mm CL) at 5°C, fed in excess before the experiment. Horizontal lines indicate the levels of standard (SMR_{ind}), routine (RMR_{ind}) and active (AMR_{ind}) metabolic rates (0.1, 0.5 and 0.9 quantiles, respectively).

Table 2.2 Standard, routine, and active metabolic rates (SMR_{ind} , RMR_{ind} and AMR_{ind} ; $mg\ O_2\ h^{-1}$), and mass specific standard (SMR_g), routine (RMR_g) and active (AMR_g) metabolic rates ($mg\ O_2\ h^{-1}\ g^{-1}$) for juvenile, male and female shrimp at the different temperatures. Mean values with SD are presented.

		2°C	5°C	8°C
Juvenile	SMR_{ind}	0.049 ± 0.013	0.073 ± 0.016	0.083 ± 0.026
	RMR_{ind}	0.068 ± 0.018	0.100 ± 0.022	0.106 ± 0.031
	AMR_{ind}	0.100 ± 0.028	0.128 ± 0.031	0.141 ± 0.040
	SMR_g	0.096 ± 0.032	0.160 ± 0.048	0.210 ± 0.076
	RMR_g	0.134 ± 0.046	0.218 ± 0.063	0.267 ± 0.086
	AMR_g	0.197 ± 0.062	0.279 ± 0.067	0.348 ± 0.091
Male	SMR_{ind}	0.213 ± 0.061	0.296 ± 0.082	0.332 ± 0.095
	RMR_{ind}	0.269 ± 0.068	0.371 ± 0.102	0.445 ± 0.151
	AMR_{ind}	0.414 ± 0.234	0.501 ± 0.156	0.651 ± 0.265
	SMR_g	0.042 ± 0.015	0.053 ± 0.012	0.069 ± 0.014
	RMR_g	0.054 ± 0.019	0.066 ± 0.012	0.092 ± 0.021
	AMR_g	0.080 ± 0.039	0.090 ± 0.021	0.130 ± 0.028
Female	SMR_{ind}	0.253 ± 0.050	0.423 ± 0.112	0.503 ± 0.118
	RMR_{ind}	0.347 ± 0.070	0.549 ± 0.132	0.659 ± 0.127
	AMR_{ind}	0.519 ± 0.178	0.834 ± 0.274	1.025 ± 0.210
	SMR_g	0.023 ± 0.004	0.038 ± 0.008	0.048 ± 0.005
	RMR_g	0.030 ± 0.005	0.050 ± 0.011	0.061 ± 0.005
	AMR_g	0.048 ± 0.018	0.074 ± 0.011	0.099 ± 0.016

2.5.1 Body mass and temperature effects on SMR_{ind}

SMR_{ind} was influenced by both body mass and temperature with a 5-6 fold increase between juvenile and female stages and a 1.6-2 fold increase between 2 and 8°C (Table 2.2). SMR_{ind} increased with increasing temperature for each stage and varied from 0.049 and 0.083 mg O₂ h⁻¹ for juveniles to 0.253 and 0.503 mg O₂ h⁻¹ for females at 2 and 8°C respectively, indicating a strong influence of body mass on SMR_{ind} (Table 2.2). SMR_{ind} of shrimps increased linearly (log transformed data) with body mass at each of the three experimental temperatures (Fig. 2.4 and Table 2.3). No significant differences ($F_{2,80} = 0.03$, $p = 0.97$) in the slopes of the regressions were observed between temperatures.

ANCOVA using SMR_{ind} as dependant variable, body mass as a covariate and temperature as categorical variable indicated a significant effect of temperature on SMR_{ind} ($F_{2,82} = 28.43$, $p < 0.0001$). Comparisons of least-square means indicated significant differences among all temperature treatments ($p < 0.0001$).

As the slopes were homogeneous, their mean value (0.56) corresponded to the allometric mass coefficient for northern shrimp.

A multiple regression model using wet body mass and temperature as independent variables explained 92% of the variability in SMR_{ind} (Table 2.4). Wet body mass explained nearly 85% of the variability in SMR_{ind} whereas temperature explained 7.7% of the variability. The relationship is described by the following equation:

$$\text{SMR}_{\text{ind}} = 10^{(0.571 \log(W_w) + 0.042 T - 1.203)}$$

Wet body mass and temperature also explained 94% and 92% of the variability in RMR_{ind} and AMR_{ind} respectively. The equations describing the relationships are:

$$\text{RMR}_{\text{ind}} = 10^{(0.578 \log(W_w) + 0.040 T - 1.077)}$$

$$\text{AMR}_{\text{ind}} = 10^{(0.598 \log(W_w) + 0.040 T - 0.941)}$$

2.5.2 Effect of temperature on SMR_{5g}

Standard metabolic rate adjusted for a 5 g shrimp (SMR_{5g}) varied from 0.032 to 0.068 $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ between 2 and 8°C (Fig. 2.5). This standardization of MO_2 removed the effect of body mass. A two-way ANOVA indicated a strong effect of temperature ($F_{2,77} = 44.21$, $p < 0.0001$) on SMR_{5g} , while developmental stage ($F_{2,77} = 1.00$, $p = 0.37$), and the interaction between developmental stage and temperature ($F_{4,77} = 0.69$, $p = 0.60$) had no significant effect. *A posteriori* comparisons (Tukey's pairwise comparison) among group means at the three temperatures showed that SMR_{5g} was significantly different ($p < 0.05$) among all three temperatures.

Thermal coefficient (Q_{10}) estimates for the different developmental stages between 2 to 8°C varied between 2.1 and 3.2 with an average value for the species of 2.38 (Table 5). For all developmental stages, Q_{10} values were higher in the 2 to 5°C interval than in the 5 to 8°C interval.

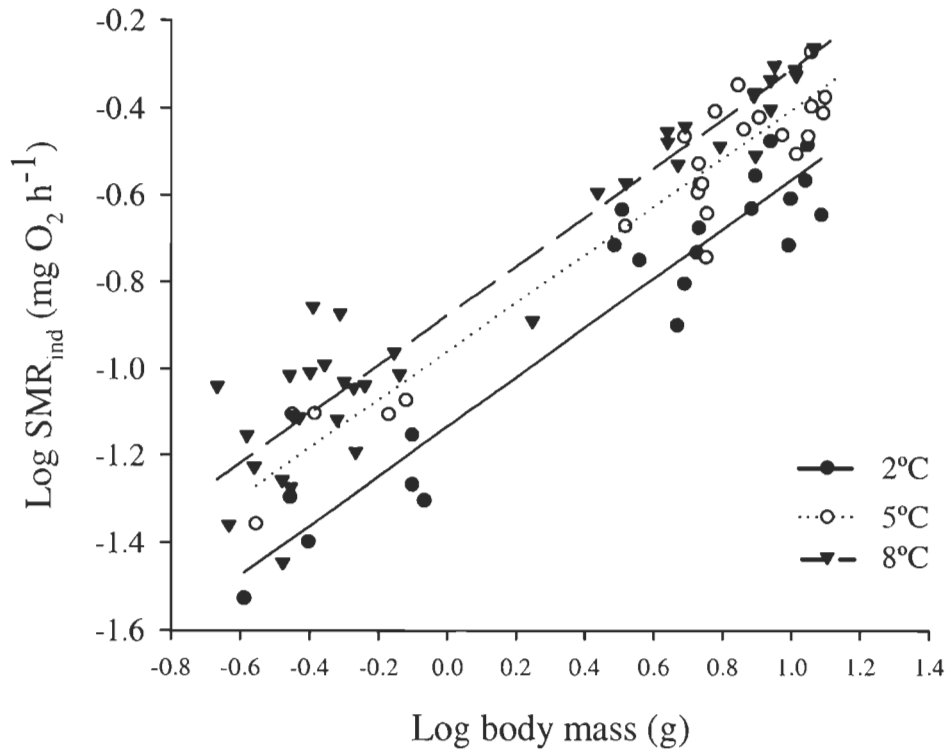


Figure 2.4 Linear relationship between SMR_{ind} and wet body mass of northern shrimp at 2, 5, and 8°C. All data were log transformed.

Table 2.3 Regression coefficients of the relationships between SMR_{ind} and wet body mass (log transformed data) at the different temperature treatments. Sample size (n), slope (b), intercept (a), significance level (p), and coefficient of determination (r^2) are presented for each regression equation.

Temperature	n	b	a	p	r^2
2°C	21	0.569	- 1.134	p < 0.0001	0.90
5°C	25	0.556	- 0.960	p < 0.0001	0.91
8°C	40	0.566	- 0.878	p < 0.0001	0.93

Table 2.4 Multiple regression model relating SMR_{ind} to wet body mass (W_w) and temperature (T) (n = 86). For each variable, coefficient estimate, standard error (SE) of the coefficient, F value, and probability level of significance (p) are presented. The coefficients of determination of the model (model r^2) and the partial coefficients of determination (partial r^2) are also presented.

	Coefficient	SE	F	p	Partial r^2	Model r^2
Intercept	-1.2030	0.0305	1559.53	p < 0.0001		
Log W_w	0.5712	0.0182	987.26	p < 0.0001	0.8455	0.8455
T	0.0415	0.0046	82.55	p < 0.0001	0.0770	0.9226

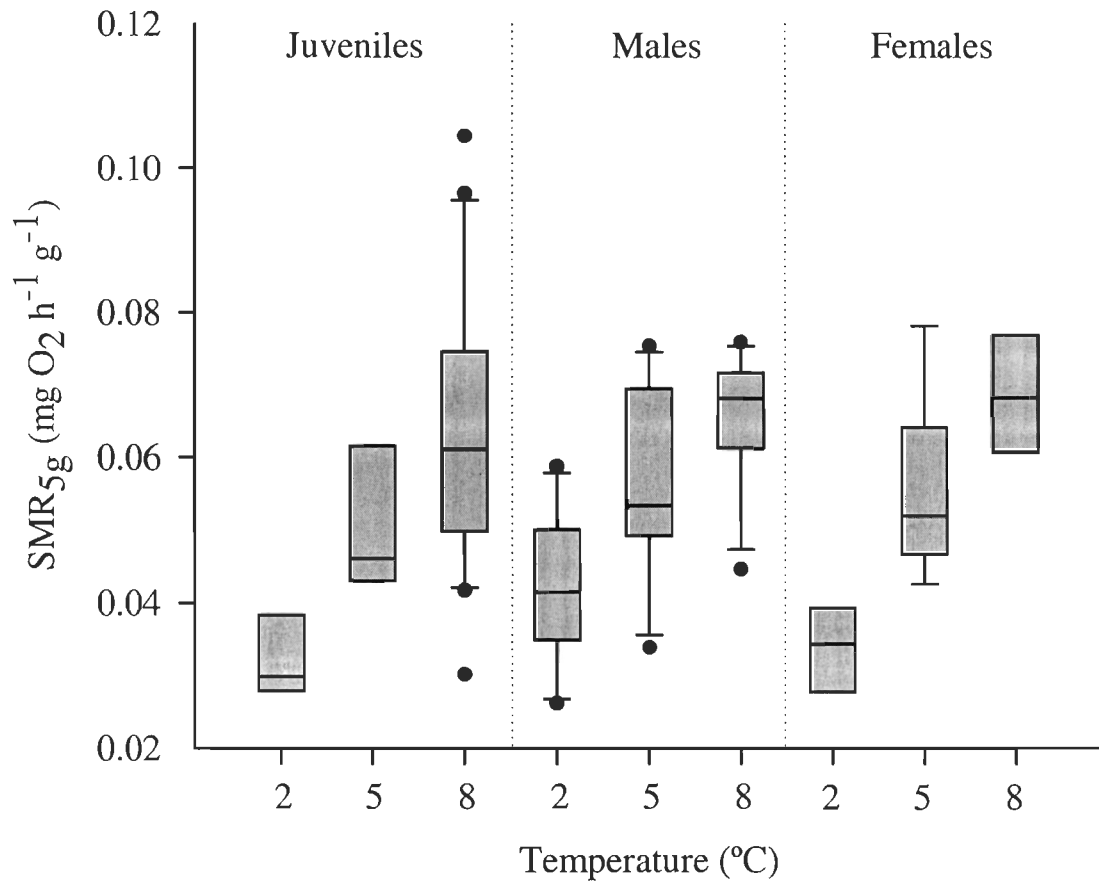


Figure 2.5 Box-plots of standardized mass-specific metabolic rates (SMR_{5g}) for juvenile, male and female shrimp at 2, 5, and 8°C. The median and the 25th and the 75th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10th and the 90th percentiles.

Table 2.5 Thermal coefficient (Q_{10}) estimated from SMR_{5g} ($\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1}$, adjusted to a 5-g typical mass) for each stage and experimental range of temperatures (2°C - 8°C).

Stage	Temperature range		
	2-8°C	2-5°C	5-8°C
Juvenile	3.17	4.97	2.03
Male	2.12	2.61	1.73
Female	3.17	4.36	1.88

2.6 DISCUSSION

This study is the first to assess metabolism of *P. borealis* over most of its size range and the general temperature range where it is found in the wild. The multiple regression models explain most of the variation in SMR (92%), RMR (94%), and AMR (92%) associated with size and temperature. These relationships represent the basic energy requirements of *P. borealis*. These measurements could be used to build bioenergetic models and help to understand the ecology and growth of *P. borealis* in different environmental conditions (temperature, food availability).

Our quantile-based values of SMR_{ind} represent the first estimation of standard metabolic rate conducted on *P. borealis*. Using the 0.1 quantile of the values of MO_2 obtained for an individual shrimp proved to be a robust method. SMR_{ind} was insensitive to the proportion of high values caused by handling stress, spontaneous activity, and SDA. Dorcas *et al.* (2004) estimated SMR on snakes, *Crotalus adamanteus*, using the first quartile of MO_2 values as a reliable method against activity-induced elevations in metabolism. By using intermittent-flow respirometry (Sutcliffe *et al.*, 1975; Steffensen *et al.*, 1984), we were able to conduct continuous measurements of oxygen consumption of shrimps over several days. This maximized the probabilities that many of the MO_2 values accumulated during an experiment corresponded to SMR_{ind} . The use of 0.1 quantile allowed the detection of these lower values. The initial period of stress never exceeded 1/3 of the total duration of any experiment. To verify the robustness of the 0.1 quantile method,

SMR_{ind} was recalculated, again using the 0.1 quantile, after removing the first 50 h of each experiment. This new estimate of SMR_{ind} was very conservative given the extended length of the measurement period. In fact, no significant difference between the two estimates of SMR_{ind} was found (paired comparison t-test: $t = -0.16$, $p = 0.87$, $n = 86$).

Several authors have studied the impact of handling stress on respiration of crustaceans (Aldrich, 1975a; b; Carvalho et Phan, 1997). Stress duration appears to be extremely variable from one species to another. Although many authors considered that an acclimation period of 1-2 h was sufficient (Kutty *et al.*, 1971; Kurmaly *et al.*, 1989; Villarreal et Ocampo, 1993; Villarreal *et al.*, 2003), recent results suggested these short durations should be viewed with caution; large decapod crustaceans typically took around 8 h to return to pre-exercise levels of oxygen consumption after a period of exercise and/or emersion (Crear et Forteach, 2000). The long acclimation periods defined for *P. borealis* were comparable to that of *Penaeus esculentus* (24 h) (Dall, 1986) or *Munida gregaria* (40 h) (Romero *et al.*, 2006). Longer periods (one week) were even found for the Tanner crab *Chionoecetes bairdi* (Paul et Fuji, 1989). These experiments were conducted during uncontrolled but minimum activity. Even if *P. borealis* is a benthic species relatively immobile in tanks, some activity could have occurred during the 45 min measurement periods. Thus, our SMR_{ind} values could be slightly overestimated. Shorter measurement periods in smaller respiration chambers could be used to assess this possibility.

It is widely observed that larger animals have higher oxygen consumption rates than smaller individuals of the same species (Zeuthen, 1953; Schmidt-Nielsen, 1984). This

relationship was clearly revealed in our experiments. Body size is seen as the most significant endogenous factor affecting oxygen consumption (Armitage et Wall, 1982). In the present study, body size explained 85% of the variance in oxygen consumption. However, the rate of change in metabolic rate with body size for invertebrates is very variable (Altman et Dittmer, 1968), mass coefficients varying from less than 0.24 to over 1.0. Bridges and Brand (1980) found scaling exponents ranging from 0.286 to 0.877 for different decapod crustacean species in a temperature range of 8.5-17.8°C. The mass-exponent found for *P. borealis* in this study (0.56) falls near the middle of this range. The brown shrimp *Crangon crangon* in the Gulf of Gdansk exhibits a comparable allometric coefficient for females (0.54) and males (0.52) at 4°C (Szaniawska et Wolowicz, 1984). SMR of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*, increased with increasing body mass (186-2180 g) with a slope of 0.595 (Crear et Forteach, 2000).

The average adjusted mass-specific standard metabolic rate (SMR_{5g}) of *P. borealis* was $0.056 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for individuals with body mass ranging from 0.22 to 13.80 g and for temperatures ranging from 2 to 8°C. The standardization of mass-specific MO_2 to that of an individual of constant mass removed the effect of size when MO_2 was compared among ontogenic stages. Unadjusted mass-specific MO_2 's are still related to body mass, the slope of that relationship being $1-b$. Removing the effect of mass on MO_2 allowed us to demonstrate that there was no effect of developmental stage (i.e. sexual status) on oxygen consumption beside the effect of size. Thus, the regression model determining SMR_{ind} in relation to body mass and temperature is valid regardless of size at maturity and size at sex

transition.

Using unadjusted mass-specific values (i.e. SMR_{ind} divided by body mass) to be able to compare with the literature, SMR_g of shrimp in the present study averaged $0.098 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ over the size range used in our experiments. To our knowledge, there is only one report (Fox, 1936) of MO_2 in the literature on non-larval stages of *P. borealis*. Moreover, comparisons are difficult as the study of Fox used a very different experimental protocol with shrimp of a specific size. He observed MO_2 values of $0.13 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for *P. borealis* from the Baltic Sea ($n = 19$, mean mass = 9.2 g wet weight, females) at temperatures ranging from 6.5 to 10°C. Not surprisingly this value is greater than SMR_g for female shrimp at 8°C measured in the present study ($0.048 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) as Fox's measurement periods were very short (1-2 h), and that our results suggest that MO_2 was still elevated by handling stress after 2 h. Shrimp respiration was typically elevated for 0.5 to 50 h after being placed into respirometers. Furthermore, Fox (1936) estimated MO_2 using closed respirometers (stoppered bottle) of unknown volume. Small bottles can cause accumulation of CO_2 and other excretory products as well as large changes in ambient oxygen concentration (Steffensen, 1989), two factors that may influence MO_2 . More importantly, bottles were turned upside-down sharply once every ten minutes to mix water, another source of stress. In fact, MO_2 values measured by Fox (1936) were more comparable to our estimate of AMR_g ($0.10 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) for females of similar size (9.2 g) at similar temperatures.

Fox (1936) reported an increase in MO_2 of 26% between 6.5 and 10°C. This is in close agreement with the 25% increase in AMR_g for females between 5 and 8°C, in the present study, even though the two studies were conducted on two different populations of *P. borealis* using two different protocols. In our study, a rise in temperature from 2 to 8°C resulted in a 1.6- to 2-fold increase in specific metabolic rates. This increase in MO_2 with temperature is typical to the values observed for many crustaceans (Vernberg, 1983). A similar response in oxygen consumption (2.0- to 2.4-fold) was observed for *Crangon septemspinosa* when the temperature increased from 6 to 14°C (Taylor et Peck, 2004).

Mean oxygen consumption for *Homarus americanus* of a mean mass 757 g at 5°C was around 0.018 mg O_2 h^{-1} g^{-1} (McLeese et Watson, 1968) compared to values of 0.038 mg O_2 h^{-1} g^{-1} for female *P. borealis* at the same temperature and weighing between 8.06 and 13.80 g. The much larger size of lobster could explain the lower specific metabolic rate observed for that species. Similar mass-specific metabolic rates were also observed (0.017 mg O_2 h^{-1} g^{-1}) for Tanner crab, *C. bairdi* of 26 g at 5°C (Paul et Fuji, 1989).

Many authors expressed temperature/oxygen consumption relationships in terms of Q_{10} values as it is generally assumed that the effect of temperature on oxygen consumption is determined by the influence of temperature on speed of biochemical reactions. Our results indicated that the magnitude of increase in MO_2 was greater between 2 and 5°C than between 5 and 8°C for all stages. This observation was in agreement with the general observation of decrease in Q_{10} values with increasing temperature in crustaceans (Wolvekamp and Waterman, 1960 in Kinne, 1970). The overall Q_{10} values between 2 and

8°C were also similar to those reported for several crustaceans (Kinne, 1970; Whiteley *et al.*, 1997; Crear et Forteach, 2000; Taylor et Peck, 2004). Although we observed some differences in Q_{10} among shrimp of different size/stage, we could not conclude that there were size-specific differences in Q_{10} for *P. borealis*, given the variance in metabolic rates observed in the present study. Furthermore, there are divergent results in the literature about size-effects on Q_{10} (Kurmaly *et al.*, 1989).

This study provided the first model describing the variation in oxygen consumption of *P. borealis* in relation to size and temperature. As such, it represents a fundamental basis for the development of models of growth for *P. borealis*. It was clearly demonstrated that SMR, RMR and AMR were significantly influenced by body size and temperature. Further studies on growth, ingestion, excretion and behaviour (e. g. activity) would allow the development of daily energy requirement models and provide a means of understanding patterns of energy utilization in *P. borealis* as a function of temperature and developmental stage.

Size and temperature explained a very large proportion of the variability in the oxygen consumption of *P. borealis*. However, other factors could influence MO_2 . In particular, dissolved oxygen is known as a limiting factor for metabolism: animals may have to decrease their rate of oxygen utilization when levels of dissolved oxygen are too low (Fry, 1971). This is relevant to *P. borealis* because waters deeper than about 150 m are hypoxic in the ESL and the GSL (Lauzier et Trites, 1958; Bugden, 1997; Gilbert *et al.*, 2005). Thus, northern shrimp are often found in waters with levels of dissolved oxygen

varying from 50 to less than 20% oxygen saturation (Gilbert *et al.*, 2005). Measures of MO_2 in hypoxic conditions would allow for a more general model of energy utilisation of *P. borealis* in the ESL and the GSL.

2.7 ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to L. Savard for the leadership of the research programs from which funding was obtained. Funds were provided by the department of Fisheries and Oceans under the Science strategic fund program on Growth and Recruitment of Northern Shrimp and by the shrimp fisherman associations of Quebec and New-Brunswick under the DFO-Group B Fisherman co management agreement. Assistance from M. Peloquin in the design and construction of the respirometry setup is gratefully acknowledged. We thank B. A. Dupont-Cyr, C. Element-Bouliane and M. Thorne for their help in conducting the experiments. A special thank to J. Plourde for his great help with data calculations, and statistical analyses with SAS. We thank B. Chenard and G. Gagnon for their help and advice regarding to aquaculture facilities. Thanks to Laura McKinnon and Roberta Miller for reviewing the English writing. All experiments were conducted in compliance with the current laws of the Canadian Council on Animal Care.

**CHAPITRE 3: SIZE AND TEMPERATURE-DEPENDENT
VARIATIONS IN INTERMOLT DURATION AND SIZE INCREMENT
AT MOLT OF NORTHERN SHRIMP, *PANDALUS BOREALIS***

3.1 INTRODUCTION

Growth in crustaceans is a discontinuous process characterized by a succession of molts (ecdycis) separated by intermolts (Hartnoll, 1982). These two phases are discrete and often exhibit very different responses to intrinsic and extrinsic factors (Hartnoll, 1982). Size and temperature are generally seen as the most important parameters influencing molt frequency or intermolt period (IP) and growth in size (molt increment, MI) (Kinne, 1970; Hartnoll, 1982) when food is not limiting. For crustaceans in general, small individuals molt more frequently (Benayoun et Fowler, 1980) and have larger relative molt increments than larger individuals of the same species (Hartnoll, 1982). Temperature or seasonal fluctuations in temperature directly influence the IP of crustaceans (Comeau et Savoie, 2001; Hartnoll, 2001). However, temperature effects on MI are variable. In most studies, MI was weakly or not influenced by temperature (Hartnoll, 1982; Iguchi et Ikeda, 1995; Hart, 2001; Sudo, 2003), or even decreased with increasing temperatures (Paglianti et Gherardi, 2004; Kulmiye et Mavuti, 2005). At the opposite, MI increased with temperature in *Eriocheir sinensis* (15-20°C) and *Rhithropanopeus harrisi* (20-30°C) (Hartnoll, 1982; 2001). Thus, the effect of increased temperature on MI is less predictable than the effect of IP.

The study of growth in natural crustacean populations is further complicated by the absence of anatomical permanent structures that can be used to estimate age. As a result, age and growth determinations are usually based on size frequency distributions (Apollonio

et al., 1986; Savard *et al.*, 1994; Aschan, 2000; Hansen et Aschan, 2000), but this method presents some difficulties especially for older developmental stages. Consequently, the measure of growth and the development of growth models often rely on precise measurements of both IP and MI and predictions of the diversity of growth patterns will have to include size and temperature-dependent variations.

Northern shrimp (*Pandalus borealis*), a commercially important species in Canadian waters, is a cold-water decapod widely distributed in the Northwest Atlantic from the Gulf of Maine to the Davis Strait (Bergström, 2000). It is a dominant species in the estuary and Gulf of St. Lawrence in Eastern Canada (Savard et Parsons, 1990; Savard *et al.*, 2002). Northern shrimp is a protandric hermaphrodite species; each individual first matures and functions as a male, goes through a transition phase, and becomes a female. Along the latitudinal gradient extending from the Gulf of Maine to the Davis Strait, exploited shrimp populations differ in several life history traits. Longevity, length at sex change, and maximum length of males and females increase with latitude while growth rate and proportion of spawning females relative to non spawning females decrease (Savard et Parsons, 1990; Bergström, 2000). Fluctuations in the abundance of some of these populations have been related to seawater temperature regime (Apollonio *et al.*, 1986; Lysy et Dvinina, 1991; Anderson, 1999; Anderson et Piatt, 1999; Koeller, 2000). Differential spatial distribution of larval, juvenile and adult stages has been described for northern shrimp (Shumway *et al.*, 1985). These changes, including ontogenic changes in behavior (migrations), coupled to the thermal stratification of the waters in the Gulf of St. Lawrence

(Banks, 1966; Koutitonsky et Bugden, 1991; Saucier *et al.*, 2003) influence the range of temperatures encountered by *P. borealis* at the juvenile, male and female stages of development (Simard et Savard, 1990).

Different population and growth models have been developed for the study of shrimp population dynamics (Bergström, 1992; Fu *et al.*, 2001). Size-at-age and growth are key elements in these models. However, the uncertainty in age determination and the ontogenetic shifts in the distribution of shrimp demonstrate the need to measure growth more precisely for the different life stages of *P. borealis* at different temperatures.

Temperature plays a significant role in growth of *P. borealis* (Rasmussen, 1953). Increased temperature is expected to accelerate growth by shortening IP, increasing MI, or both (Hartnoll 2001). Optimal temperature for growth of *P. borealis* could considerably differ between juveniles and adults and between males and females. Larval development and growth are positively related to temperature, with longer duration of developmental stages and smaller size at 3°C than at 5°C and 8°C (Ouellet et Chabot, 2005). On the other hand, the reverse may be true for ovigerous females: energy reserves were higher at 2°C and 5°C than at 8°C, which suggested that low temperatures were more suitable to their physiological condition than higher ones (Brillon *et al.*, 2005). However, no systematic study of the growth characteristics (IP and MI) of post-larval stages of *P. borealis* has been conducted (Shumway *et al.*, 1985).

In this study, experiments with captive shrimp were used to measure growth in relation to size and temperature. Growth characteristics, including IP, MI in size and mass,

and tissue mass allocation of juvenile, male, and female shrimp, were evaluated at three temperatures (2, 5, and 8°C) corresponding to the temperature range where *P. borealis* is commonly found in Canadian waters.

3.2 MATERIAL AND METHODS

3.2.1 Shrimp capture and rearing conditions

Growth experiments were conducted at the aquaculture facilities of the Maurice Lamontagne Institute (MLI, Fisheries and Oceans Canada, Mont-Joli, Quebec) between 2000 and 2005. A first series of experiments was used to measure growth of juvenile and adult shrimp at different temperatures (2, 5, and 8°C) over successive molts. A second series of experiments was used to measure the growth in size, total mass and mass of specific tissues over a single molt cycle for juvenile and adult shrimp at the same temperatures.

Adult shrimp (15-30 mm in cephalothorax length CL) were caught using a rigid frame trawl in the St. Lawrence Estuary (80-160 m depth) near Rimouski (48°36'N 68°29.5'W), each year between 2000 and 2003. Following capture, shrimps were transported to the MLI and kept in 670 l rectangular tanks under natural photoperiod at a

temperature of 5°C and a salinity > 28 ‰. After 15 days of acclimation, shrimp were randomly assigned to tanks that were gradually adjusted to the three experimental temperature treatments (2, 5, and 8°C). Shrimp were fed *ad libitum* three times a week with a diet consisting of equal parts of finely chopped Atlantic and Pacific krill, capelin and shrimp.

Juveniles used in the experiments were raised in the laboratory. Ovigerous females caught in the St. Lawrence Estuary in the spring of 2001, 2003 and 2004 were isolated in tanks until hatching of the larvae. Larvae were kept in 80 l plankton-Kreisel (Aiken et Waddy, 1989) tanks at 5°C and fed *ad libitum* with live brine shrimp nauplii (*Artemia salinas*) until they reached the juvenile stage. Juveniles (4-12 mm CL) were then randomly assigned to 80 l Kreisel tanks adjusted to the three experimental temperature treatments (2, 5, and 8°C) until the beginning of the experiments in June 2001, 2004, and March 2005. They were fed three to five times a week depending on their age, using the same diet as for the adults.

3.2.2 Experimental setup

Experiments were conducted in semi-open seawater 1340 l tanks. Each tank had a head tank with a capacity of approximately 125 l, a sand filter and a heat pump to regulate water temperature. Seawater flow to the tanks was ~ 30 l min⁻¹, whereas new seawater flow to the head tank was ~ 2.5 l min⁻¹. Experiments for juveniles (8-12 mm CL) and adults were

conducted in compartmentalized baskets immersed in the tanks in order to follow individual shrimps. Compartments used for juveniles (8-12 mm CL) were 16.5 (l) x 12 (w) x 10 cm (h) while those for adults were 35 x 30 x 35 cm. Vertical tray incubators connected to the semi-open seawater systems were used for the experiments with smaller juveniles in the 4-8 mm CL size range. Each incubator had 8 trays divided in 9 compartments (13 x 10 x 5.5 cm). All baskets and compartments were designed (openings and netting) and positioned to provide a uniform water circulation in the compartments.

Two to four adults individually identified with a Visual Implant Tag (Northwest Marine Technology, Shaw Island, Washington) fixed to the cephalothorax were placed together in each compartment. Although tags were lost at molting, the low number of shrimps per compartment allowed individual identification and post-molt tagging. CL (± 0.01 mm), total mass ($M \pm 0.001$ g), sex, and tag number were noted when shrimps were introduced in the compartments. Experiments with juveniles were conducted with only one specimen per compartment. No manipulations (tagging and measurements) were made on live juveniles. Shrimps that died in the first 15 days of the experiments were replaced by new specimens reared under the same acclimation conditions. All shrimps were fed in excess during the experiments with the diet previously described.

Experiment 1. Growth over successive molts

Between 2000 and 2002, 497 shrimps (349 juveniles and 148 adults) were raised at three temperatures (2, 5, and 8°C) for an extended period (280 to 320 days) to measure

growth (CL increment, MIs, and overall CL increment, SI) and IP. The growth of the 4-8 mm CL size class of juveniles (first year of life: J0+) was measured at the three temperatures whereas growth for the 8-12 mm CL size class (second year of life: J1+) was only examined at 5°C due to the limited number of specimens. Only shrimps that survived for more than 150 days were considered for the analysis.

The first observed molt for males was eliminated from the analyses as the stress of capture can cause some disruption in the molting process (Hartnoll 1982). However, the first molt of females was retained because these individuals had already molted after their capture. Brillon *et al.* (2005) observed that females released their larvae within a fairly short period (12-14 days) around mid-May and molt within a couple of days following egg release. Females captured in spring were ovigerous, but those used in this experiment were non-ovigerous suggesting they had released larvae and molted during the acclimation period.

Each compartment was checked daily for signs of molting. If present, exuvia were removed and CL was measured (± 0.01 mm) with a calliper for adults or with image analysis for juveniles (video camera [SPOT INSIGHT V 3.2] mounted on a stereomicroscope [WILD HEERBRUGG] and connected to a frame grabber, used together with image analysis software [Image-Pro Plus, ver. 4.1.1.2]). Shrimp were killed at the end of the experiment and final CL measured.

Experiment 2. Growth in size and mass during a single molt cycle

In the second experiment conducted between 2002 and 2005, IP, CL and mass increments as well as the distribution of total mass between the different tissues (hepatopancreas, muscle, gonads, and remaining tissues, mostly carapace, collectively referred to as carcass) were measured for juvenile and adult shrimps during a molt cycle. Growth characteristics were measured at 2, 5, and 8°C for adult males and females and for juveniles in their first (4-8 mm CL; n = 109) and second (8-12 mm CL; n = 138) year of life.

A sample of juvenile and adult shrimps was taken in order to determine initial CL-mass relationships and initial relative contribution of tissue masses (hepatopancreas, muscle, gonad, and carcass) to the total mass of shrimp. For this control group, 50 adults were randomly selected from each tank at all temperatures (total n = 150) prior to the beginning of the experiment (i.e. transfer of shrimp into compartments). Juveniles (total n = 78) used in the initial sample were individually raised at each temperature and sacrificed 15 days after the first molt that occurred in the compartments. CL, total mass, and tissue masses were noted for juveniles with CL > 8 mm while CL and M only were noted for smaller juveniles (i.e. CL < 8 mm).

Compartments were checked daily for molts. At first ecdysis, the exuvia was discarded and the date noted as the starting time of the intermolt period of interest. M of adults following the first ecdysis was determined on live adults 15 days after molting and considered as premolt mass for determination of growth at the next molt. Premolt mass of

juveniles was not measured directly because such a disturbance was more likely to influence growth performance, considering the short intermolt duration in juveniles. Following the second ecdysis, the exuvia was removed and measured (premolt CL). Initial total mass of juveniles was estimated from their premolt CL, using the relationship between CL and M obtained from the control sample taken at the beginning of the experiment. Juveniles and adults were killed and dissected 15 days after the second ecdysis. For each shrimp, final CL, M, as well as muscle, hepatopancreas, gonad and carcass masses were measured. The only exception was for juveniles in the 4-8 mm CL range for which only CL and M were measured.

3.2.3 Data calculation and statistical analyses

The intermolt period (IP) was defined as the duration in days between two successive molts.

The relative size increment at molt (MI_S) was calculated as the difference in CL between two successive exuvia, or the difference in CL between exuvia and (postmolt) CL of shrimp:

$$MI_S = 100 \times (CL_2 - CL_1) / CL_1$$

where CL_1 and CL_2 are the premolt and postmolt CL, respectively.

In experiment 1, overall relative size increase (SI) was calculated as the total growth over several molts.

$$SI = 100 \times (CL_f - CL_i) / CL_i$$

where CL_i and CL_f represent CL at the first and last observed molts, respectively.

The relative mass increment at molt (MI_M , experiment 2) was calculated as the difference in total mass 15 days following the second and first ecdysis.

$$MI_M = 100 \times (M_2 - M_1) / M_1$$

where M_1 and M_2 are the premolt and postmolt values of total mass, respectively.

Premolt total mass was measured directly in adults, but estimated from initial CL-mass relationship of juveniles (see above).

The specific growth rate (SGR) (Ricker, 1975) in size and mass were also calculated as:

$$SGR_S = (\log CL_2 - \log CL_1) / IP$$

$$SGR_M = (\log M_2 - \log M_1) / IP$$

The distribution of total mass in different tissues was examined by calculating relative mass indices as described in Brillon *et al.* (2005). Hepatopancreas (HSI), muscle (MSI), gonads (GSI) and carcass (CSI) masses were expressed as percentage of somatic mass (total mass less the mass of the gonads).

Values of IP, MI, SGR and relative tissue mass indices (HSI, MSI, GSI and CSI) were compared between temperatures (2, 5, and 8°C) and developmental stages (juvenile, male, and female) using two-way ANOVA followed by Tukey's multiple comparison test (Sokal et Rohlf, 1995). When a significant interaction occurred between temperature and developmental stage, one-way ANOVAs were used to examine temperature effects at each developmental stage. A probability level of 0.05 was considered significant. When normality of data and homogeneity of variances were not met, ANOVA was performed on log-transformed data (Quinn and Keough, 2002). If this transformation was not sufficient to meet the criteria for an ANOVA, the analysis of variance was then performed on rank transformed data (Quinn et Keough, 2002).

Multiple regression analysis was used to develop regression models to predict IP and MI_S in relation to shrimp CL and temperature. However, IP and MI_S were measured over several molts for each shrimp during experiment 1. As the successive measurements on one shrimp were not independent, one pair of IP and MI_S was randomly selected for each shrimp for the regression analyses.

All statistical analyses were carried out with SAS software (SAS Institute version 8.2, Cary, NC).

3.3 RESULTS

3.3.1 Experiment 1. Growth over successive molts

Of the 503 shrimps used in the growth experiment with multiple molts, 351 that were individually followed for 169 to 335 days were considered for the analysis. CL increment over that period and mean intermolt period were estimated for a range of shrimp varying from 3.56 to 26.78 mm initial CL. CL increment over the total duration of the experiment and mean intermolt duration were related to shrimp size and temperature (Table 3.1).

While minimal size increments were observed for females (-0.24 to 1.46 %), the total increase in size for juveniles ranged between 57 and 143%, with a significant effect of temperature for juveniles in their first year of life (J0+) (1-way ANOVA, $F_{2, 199} = 82.46$, $p < 0.0001$) between all three temperatures. SI of male shrimps was not affected by temperature (1-way ANOVA, $F_{2, 74} = 1.12$, $p > 0.33$), while temperature had a significant effect on SI for females (1-way ANOVA, $F_{2, 54} = 4.24$, $p < 0.023$) between 2 and 5°C (Tukey's pairwise comparisons, $p < 0.05$).

Mean IP, derived as the mean of all molts for each individual, decreased with increasing temperature. The relative influence of temperature on IP was similar for all developmental stages. IP for J0+, males, and females decreased by ~ 44 % between 2°C and 8°C. The average IP for juveniles in their first year of life (J0+) decreased from 46.65 to

27.40 days between 2 and 8°C (1-way ANOVA, $F_{2, 199} = 203.85$, $p < 0.0001$). In males, IP decreased from 117.80 to 63.23 days (1-way ANOVA, $F_{2, 81} = 77.90$, $p < 0.0001$). Finally, in females, mean IP decreased from 128.76 to 71.77 days (1-way ANOVA, $F_{2, 54} = 7.73$, $p < 0.0012$). However, significant differences between 2, 5, and 8°C were detected for juveniles and males whereas no significant difference was detected between 2 and 5°C for females (Tukey's pairwise comparison, $p > 0.05$).

Mean IP increased with size, being 2.6 to 2.8 times longer for females than for J0+ at all temperatures (Table 3.1). A strong effect of size was observed at each temperature (1-way ANOVA, $p < 0.0001$). Juveniles showed the smallest IP with a mean of 27.40 days at 8°C whereas in males and females the IPs were 63.23 and 71.77 days, respectively, at the same temperature (Tukey's pairwise comparison, $p > 0.05$). At 5°C, juveniles in their second year of life (J1+) had a longer IP than J0+ (1-way ANOVA, $F_{1, 139} = 196.74$, $p < 0.0001$).

Table 3.1 *P. borealis*. Initial and final size (CL_i , CL_f), mean intermolt period (Mean IP) and total size increment (SI) calculated over the whole duration of experiment 1. Mean values, SD, and number of samples in parenthesis are presented. Different letters indicate significant differences between temperatures at each developmental stage.

Temperature		2°C	5°C	8°C
J0+	CL_i (mm)	3.56 ± 0.36 (50) ^a	3.95 ± 0.86 (83) ^a	3.81 ± 1.00 (74) ^a
	CL_f (mm)	5.54 ± 0.56 ^a	7.30 ± 0.71 ^b	8.80 ± 0.94 ^c
	Duration (days)	280 ± 12	283 ± 11	278 ± 4
	SI (%)	56.94 ± 15.52 (50) ^a	90.94 ± 36.52 (79) ^b	143.45 ± 52.09 (73) ^c
	Mean IP (days)	46.65 ± 4.65 ^a	33.67 ± 5.65 ^b	27.40 ± 5.22 ^c
J1+	CL_i (mm)		8.12 ± 1.17 (70)	
	CL_f (mm)		11.03 ± 1.45	
	Duration (days)		313 ± 35	
	SI (%)		39.76 ± 15.34 (79)	
	Mean IP (days)		46.87 ± 5.76	
Male	CL_i (mm)	17.74 ± 1.36 (28) ^a	17.63 ± 1.11 (31) ^a	17.53 ± 0.99 (26) ^a
	CL_f (mm)	18.80 ± 0.98 ^a	18.56 ± 0.99 ^a	18.32 ± 1.13 ^a
	Duration (days)	325 ± 1	293 ± 2	292 ± 47
	SI (%)	6.43 ± 8.65 (28) ^a	5.49 ± 5.76 (30) ^a	4.16 ± 4.00 (26) ^a
	Mean IP (days)	117.80 ± 21.98 ^a	78.78 ± 14.51 ^b	63.23 ± 14.37 ^c
Female	CL_i (mm)	26.78 ± 1.23 (18) ^a	26.23 ± 1.43 (23) ^a	25.84 ± 1.30 (16) ^a
	CL_f (mm)	26.29 ± 3.99 ^b	26.17 ± 1.29 ^a	24.77 ± 4.07 ^a
	Duration (days)	324 ± 1	300 ± 2	306 ± 5
	SI (%)	1.46 ± 2.59 (18) ^a	-0.23 ± 2.68 (23) ^b	-0.24 ± 3.04 (16) ^b
	Mean IP (days)	128.76 ± 19.71 ^b	94.06 ± 15.18 ^b	71.77 ± 16.04 ^a

3.3.2 Experiment 2. Growth in size and mass during a single molt cycle

Significant effects of temperature and developmental stage on IP and MI were observed for shrimp monitored during a complete molt cycle. While temperature had a similar negative effect on IP for juveniles, males, and females (Fig. 3.1), its effect on size (MI_S) and mass (MI_M) increments differed among developmental stages (Fig. 3.2). Significant interactions were observed between temperature and developmental stage for IP (2-way ANOVA, Temp x Stage, $F_{4, 219} = 8.68$, $p < 0.0001$), MI_S (2-way ANOVA, Temp x Stage, $F_{4, 164} = 2.48$, $p < 0.05$) and MI_M (2-way ANOVA, $F_{4, 164} = 7.10$, $p < 0.0001$). For each developmental stage, mean initial CL was similar (1-way ANOVA, $p > 0.67$) between temperatures (Table 3.2).

Mean initial mass of male and female shrimp was not significantly different (1-way ANOVA, $p > 0.56$) between temperatures. Initial juvenile mass was calculated from initial CL and the relationship between CL and total body mass (M) for the initial sample of specimens with CL ranging between 6.17 – 9.01 mm. The following relationship (log transformed data) was used to determine initial juvenile mass:

$$\text{Log (M)} = -3.103 + 2.882 \text{ Log (CL)} \quad (n= 146, r^2=0.94)$$

IP significantly decreased (1-way ANOVA, $p < 0.0001$) with increasing temperature for juveniles, males, and females (Fig. 3.1) (Table 3.2). For each developmental stage, IP significantly decreased between 2°C and 5°C and between 5°C and 8°C.

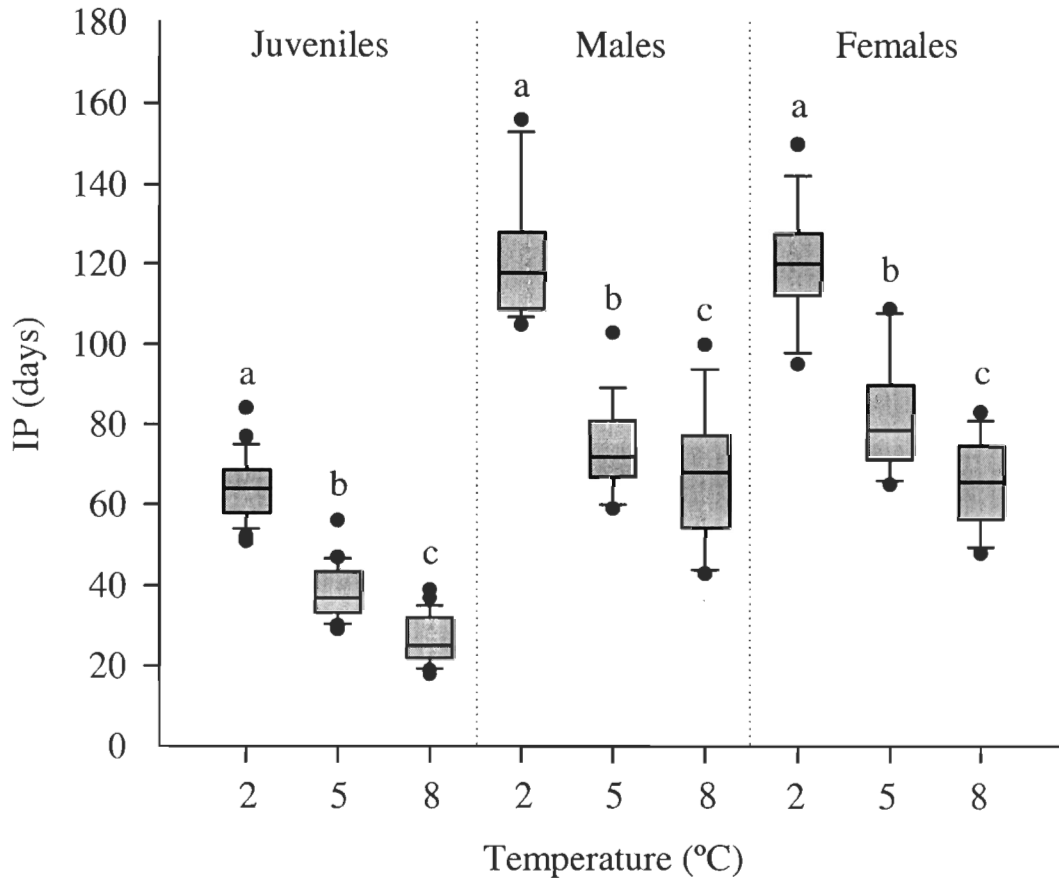


Figure 3.1 *P. borealis*. Box-plots of intermolt period (IP) for juveniles, males and females at 2, 5, and 8°C. IP was significantly different between all three temperatures for all stages of development. The median and the 25th and the 75th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10th and the 90th percentiles. Different letters indicate significant ($p < 0.05$) differences between temperatures at each developmental stage.

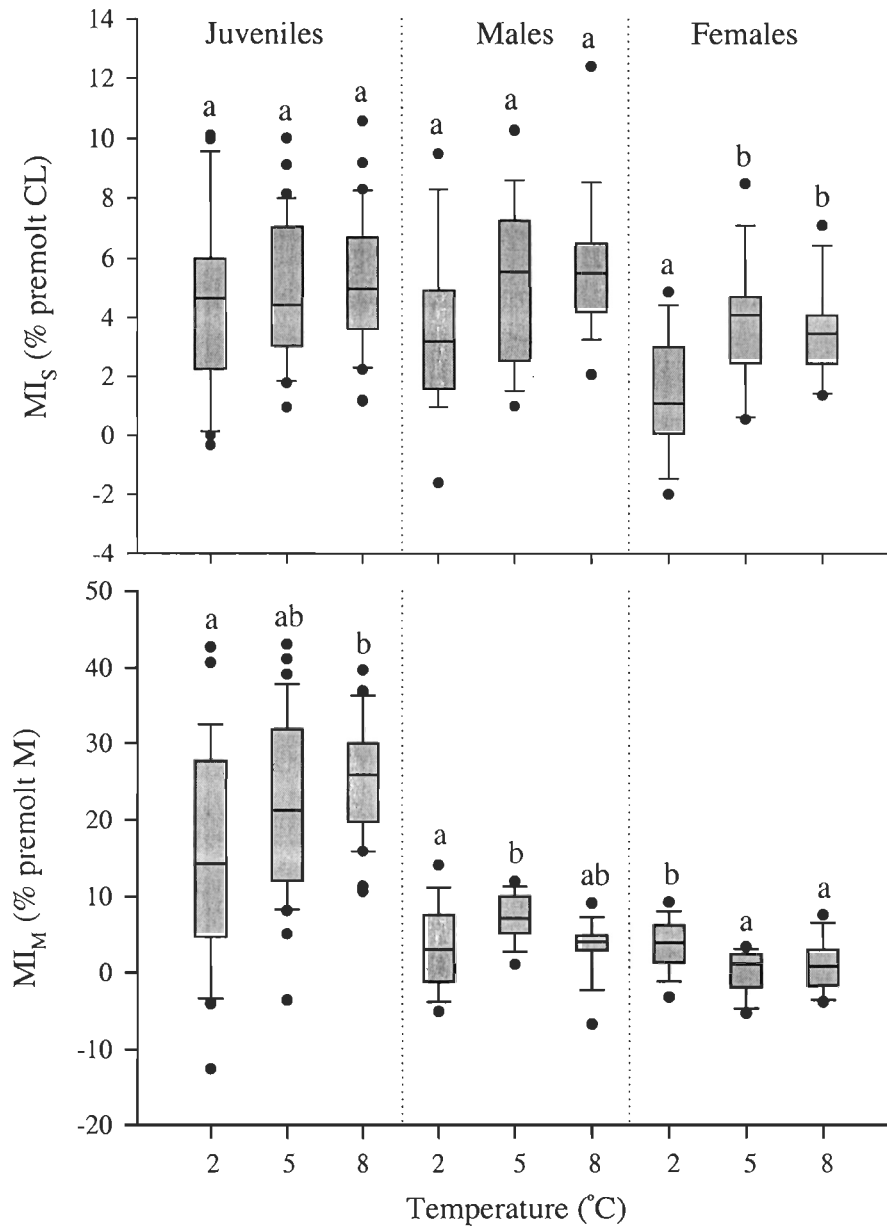


Figure 3.2 *P. borealis*. Box-plots of molt increment in size (MI_S) and in total mass (MI_M) for juveniles, males and females at 2, 5, and 8°C. The median and the 25th and the 75th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10th and the 90th percentiles. Different letters indicate significant ($p < 0.05$) differences between temperatures at each developmental stage.

Table 3.2 *P. borealis*. Size (CL_i), mass (M_i), and range of values for juveniles, males and females at the beginning of the intermolt period in experiment 2. Mean values, SD, and number of samples in parenthesis are presented. For both CL_i and M_i , no significant differences were observed ($p > 0.05$) between temperatures at each developmental stage.

Temperature	2°C	5°C	8°C
Juvenile CL_i (mm)	7.45 ± 1.24 (25)	7.62 ± 1.54 (31)	7.59 ± 1.56 (30)
CL_i range (mm)	5.74 – 10.24	5.78 – 11.21	5.37 – 10.21
M_i (g)*	0.276 ± 0.137	0.305 ± 0.193	0.302 ± 0.176
M_i range(g)*	0.119 – 0.665	0.122 – 0.870	0.098 – 0.659
Male CL_i (mm)	18.94 ± 1.47 (18)	18.07 ± 1.70 (18)	19.09 ± 0.76 (13)
CL_i range (mm)	16.32 - 21.74	15.20 - 20.56	18.00 - 20.59
M_i (g)	4.435 ± 0.824	3.900 ± 1.022	4.572 ± 0.564
M_i range(g)	3.135 – 5.910	2.245 – 5.640	3.923 – 5.431
Female CL_i (mm)	25.02 ± 1.37 (15)	24.93 ± 0.81 (12)	24.89 ± 0.86 (11)
CL_i range (mm)	22.89 – 27.15	23.53 – 26.19	23.29 – 26.76
M_i (g)	9.437 ± 1.580	9.657 ± 0.938	9.724 ± 1.098
M_i range(g)	6.832 – 12.645	8.392 – 11.675	7.805 – 12.193

*values estimated with the CL-mass relationship: $\text{Log}(M) = -3.103 + 2.882 \text{Log}(CL)$, $n = 146$, $r^2 = 0.94$.

However, a higher decrease in IP was observed between 2°C and 5°C than between 5°C and 8°C. In males and females, IP was 30-40% shorter at 5°C than at 2°C and 12-19% lower at 8°C than at 5°C. In juveniles, IP was 40% lower at 5°C than at 2°C and 32% lower at 8°C than at 5°C. IP was similar for males and females at the three temperatures but approximately twice as long as in juveniles (1-way ANOVA, $p < 0.0001$) at each temperature.

Increases in CL and M at the 3 temperatures were different for juveniles, males, and females (Fig. 3.2). Mean MI_S ranged between 3.5 and 5.3% for juveniles and males without any significant effect of temperature. In females, MI_S was significantly lower at 2°C than at 5°C and 8°C ($F_{2, 35} = 7.52$, $p < 0.002$). A significant effect ($F_{2, 83} = 7.76$, $p = 0.0008$) of temperature on MI_M was observed for juvenile shrimp with a 46% increase in MI_M between 2°C and 8°C (Fig. 3.2). In males, mean MI_M ranged between 3.9 and 7.7% with a significant effect of temperature ($F_{2, 46} = 4.88$, $p = 0.0120$) between 2 and 5°C and a higher value at 5°C. For females, MI_M was significantly higher at 2°C than at 5°C and 8°C ($F_{2, 35} = 4.96$, $p = 0.0127$) (Fig. 3.2).

Specific growth rate obtained from CL and mass increments at molt and IP were used to describe combined effects of these two aspects of growth. There was a significant interaction between temperature and developmental stage for both specific growth rate in CL (SGR_S) (2-way ANOVA, Temp x Stage, $F_{4, 164} = 2.91$, $p < 0.05$) and M (SGR_M) (2-way ANOVA, Temp x Stage, $F_{4, 164} = 26.64$, $p < 0.0001$). In juvenile shrimp, both SGR_S (1-way ANOVA, $F_{2, 83} = 24.50$, $p < 0.0001$) and SGR_M (1-way ANOVA, $F_{2, 83} = 59.30$, $p < 0.0001$)

were increasing with temperature (Fig. 3.3). SGR_S and SGR_M were significantly different between the three temperatures. In males, a significant effect of temperature was also detected for both SGR_S (1-way ANOVA, $F_{2, 83} = 24.50$, $p < 0.0001$) and SGR_M (1-way ANOVA, $F_{2, 46} = 11.29$, $p = 0.0001$). SGR_S was significantly lower at 2°C than at 5°C and 8°C but similar between 5°C and 8°C. SGR_M was significantly higher at 5°C than at 2°C and 8°C. SGR_S for female shrimp was significantly affected by temperature (1-way ANOVA, $F_{2, 35} = 12.80$, $p < 0.0001$). It increased significantly between 2 and 5°C and between 2 and 8°C. However, no significant difference was observed for SGR_M (1-way ANOVA, $F_{2, 35} = 1.35$, $p > 0.27$) between temperatures.

Initial and final contribution of the different tissues to the total mass of shrimp globally indicated that hepatopancreas, muscle and carcass constituted 5.8-8.3%, 34.7-43.7% and 43.4-50.5% of the shrimp mass, respectively (Table 3.3). Gonads represented less than 0.3-0.4% of male shrimp mass while female GSI ranged between 1 and 2.6% at the beginning of the experiment and below 0.8% at the end of the experiment.

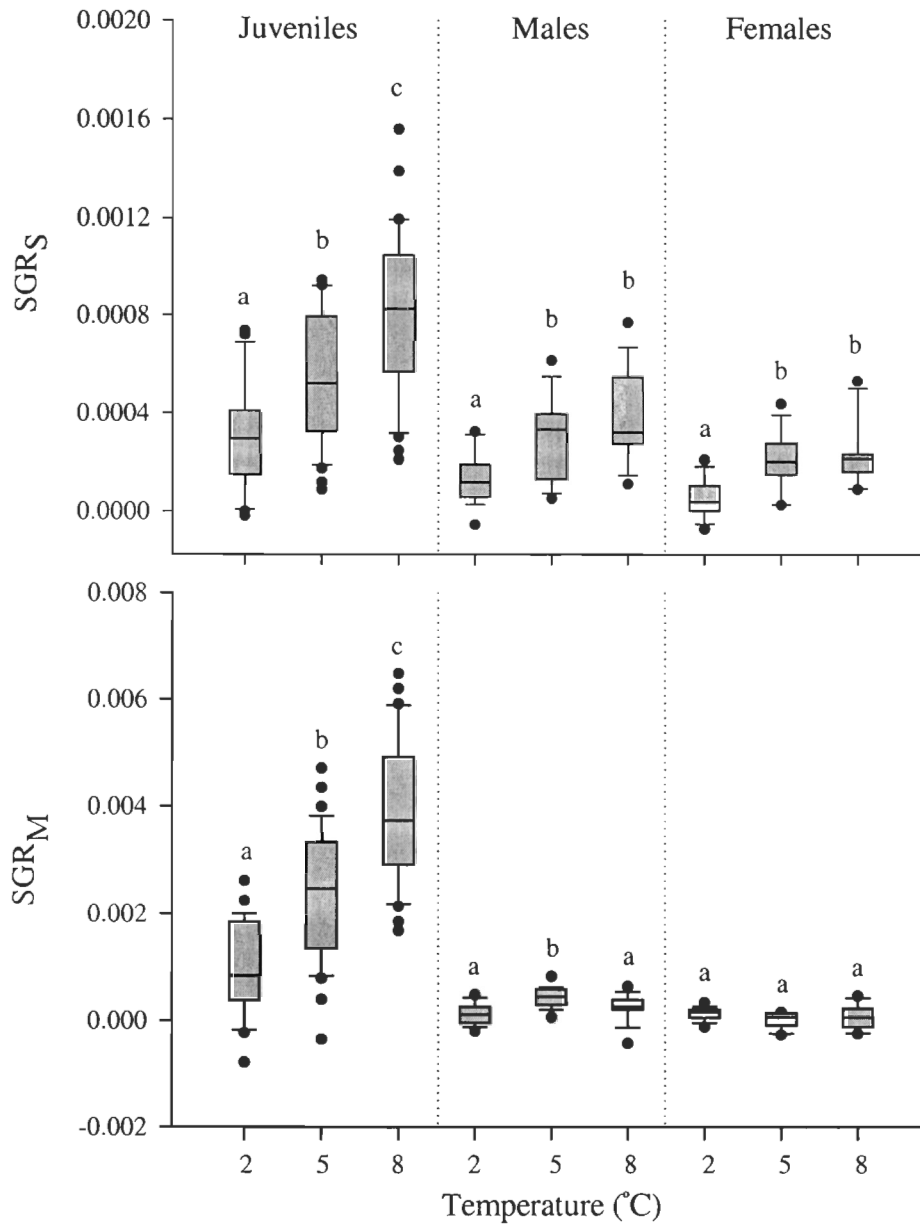


Figure 3.3 *P. borealis*. Box-plots of specific growth rates in size (SGR_S) and in total mass (SGR_M) for juvenile, male and female shrimp at 2, 5, and 8°C. The median and the 25th and the 75th percentiles are represented. Whiskers below and above the box indicate the 10th and the 90th percentiles. Different letters indicate significant ($p < 0.05$) differences between temperatures at each developmental stage.

Table 3.3 *P. borealis*. Changes in relative masses of body compartments (%) observed during one complete molt cycle at three temperatures for juvenile, male and female shrimp. HSI, MSI, GSI and CSI represent hepato-, muscle-, gonado-, and carcass-somatic indices. Mean values, SD, and number of samples in parenthesis are presented. For each variable, significant ($p < 0.05$) differences detected between temperatures at each developmental stage are indicated by different letters.

Indices	HSI	MSI	CSI	GSI
Initial				
Juvenile 2°C	5.75 ± 0.88 (14)	34.71 ± 2.07 (15)	50.45 ± 2.13 (15)	
5°C	6.51 ± 0.97 (22)	35.61 ± 2.50 (22)	49.88 ± 2.15 (22)	
8°C	5.81 ± 0.85 (20)	35.10 ± 2.25 (21)	49.91 ± 1.92 (21)	
Male 2°C	7.11 ± 1.29 (25) ^b	42.52 ± 2.08 (23)	43.35 ± 2.17 (24) ^a	0.36 ± 0.13 (25)
5°C	6.89 ± 0.91 (22) ^b	43.71 ± 2.46 (22)	43.48 ± 2.76 (21) ^a	0.33 ± 0.12 (22)
8°C	6.22 ± 1.11 (22) ^a	42.69 ± 1.89 (22)	45.44 ± 1.99 (22) ^b	0.31 ± 0.10 (22)
Female 2°C	8.30 ± 1.50 (19) ^b	40.60 ± 1.62 (20)	46.58 ± 1.63 (20)	1.50 ± 1.01 (20) ^{ab}
5°C	7.61 ± 0.99 (23) ^b	40.91 ± 1.53 (22)	45.98 ± 1.77 (20)	2.57 ± 1.84 (23) ^b
8°C	7.01 ± 0.98 (24) ^a	41.58 ± 1.32 (24)	46.27 ± 1.40 (23)	1.03 ± 0.43 (22) ^a
Final				
Juvenile 2°C	5.97 ± 0.95 (9)	35.99 ± 2.24 (9) ^a	50.11 ± 2.16 (9)	
5°C	6.38 ± 1.21 (9)	38.72 ± 1.56 (9) ^b	48.18 ± 1.86 (8)	
8°C	6.39 ± 1.61 (11)	38.53 ± 1.32 (11) ^b	48.58 ± 1.86 (11)	
Male 2°C	5.84 ± 0.67 (18)	39.72 ± 1.79 (18)	46.46 ± 1.69 (17) ^a	0.41 ± 0.10 (18) ^b
5°C	6.21 ± 1.09 (18)	41.00 ± 1.40 (18)	47.81 ± 1.37 (18) ^b	0.36 ± 0.09 (18) ^{ab}
8°C	5.80 ± 0.85 (13)	39.80 ± 1.66 (13)	48.95 ± 1.63 (13) ^b	0.31 ± 0.06 (13) ^a
Female 2°C	6.40 ± 1.20 (15)	39.99 ± 1.70 (15)	45.62 ± 1.84 (15) ^a	0.61 ± 0.13 (14) ^b
5°C	5.86 ± 1.25 (12)	39.58 ± 1.28 (12)	48.27 ± 1.26 (12) ^b	0.42 ± 0.07 (12) ^a
8°C	6.58 ± 1.05 (11)	39.63 ± 1.49 (11)	48.22 ± 1.43 (11) ^b	0.73 ± 0.45 (11) ^{ab}

Initial HSI of adults was significantly influenced by temperature (2-way ANOVA, $F_{2, 129} = 9.75$, $p = 0.0001$) with a smaller value at 8°C. In juveniles, initial HSI was significantly influenced by temperature (1-way ANOVA, $F_{2, 53} = 3.83$, $p = 0.028$) but multiple comparison tests did not detect any difference among the three temperatures (Tukey > 0.05). HSI was significantly higher in females compared to males (2-way ANOVA, $F_{2, 129} = 20.47$, $p < 0.0001$) (Table 3.3). Initial MSI was not different between temperatures (2-way ANOVA, $F_{2, 182} = 2.46$, $p > 0.08$) but significantly influenced by sex (2-way ANOVA, $F_{2, 182} = 248.96$, $p < 0.0001$) with MSI being lower in juveniles than in adults. Separate analyses by developmental stage and temperature were conducted for initial CSI as a significant interaction was observed between the 2 factors (2-way ANOVA, Temp x Stage, $F_{4, 179} = 3.17$, $p < 0.02$). Initial CSI only differed between temperatures for males (1-way ANOVA, $F_{2, 64} = 5.61$, $p < 0.006$) with a significantly lower value at 2°C and 5°C than at 8°C. However, at each temperature, initial CSI was significantly higher in juveniles than in adults (1-way ANOVA, $p < 0.0001$). Finally, initial GSI for adult shrimp was significantly influenced by sex (2-way ANOVA, $F_{1, 128} = 424.32$, $p < 0.0001$) with initial female GSI being 3.3 to 7.8 times higher than in males at the different temperatures (Table 3.3).

At the end of the experiment, HSI was similar between temperature and developmental stage (2-way ANOVA, $p > 0.77$). Some differences were observed in final MSI and final CSI. However, no significant distinct pattern associated with either temperature or developmental stage was detected. Final GSI in adult shrimp was

significantly higher in females than in males (2-way ANOVA, $F_{1, 80} = 42.93$, $p < 0.0001$).

3.3.3 Growth models

Multiple regression models were used to estimate IP and MI_S in relation to temperature and size. The models retained were those with the highest coefficient of determination and most homogeneous distribution of residual values. Data from the experiment over successive molts were used for the analysis as the length of the experimental period gave the opportunity of using a greater range of sizes for the analysis. A single value of IP and MI_S was randomly selected for each shrimp to avoid autocorrelation. Both size (CL) and temperature had a significant effect on MI_S (Table 3.4). The model explained 50% of the variability in MI_S , with size (pre-molt CL) being by far the most important factor responsible for this variability. MI_S decreased rapidly with size to reach near zero levels in females (i.e. $> \sim 24$ mm CL) (Fig. 3.4). Temperature had a significant positive effect but only explained 2.54% of the variability in MI_S . The influence of size and temperature on MI_S was best described by the following regression model:

$$MI_S = 45.17 CL^{-1} + 0.37 T - 2$$

Size and temperature explained a large proportion of the variability in the intermolt period (Fig. 3.5). The two factors accounted for 92% of the variability in IP (Table 3.4) with size being responsible for a larger proportion (64%) of the variability. Size was positively related to IP while IP decreased with increasing temperature. The dependency of IP on pre-molt CL and temperature was described by the following regression model:

$$IP = 10^{(0.67 \text{ Log (CL)} - 0.06 T + 1.34)}$$

Table 3.4 *P. borealis*. Multiple regression models relating size increment, MI_s (n = 415) and intermolt period, IP (n = 321) (log transformed), to shrimp cephalothorax length (CL) and temperature (T). For each variable, coefficient estimate, standard error (SE) of the coefficient, F value, and probability level (p) are presented. Model r^2 and the partial r^2 are also presented.

	Coefficient	SE	F	p	Partial r^2	Model r^2
MI_s						
Intercept	-2.0020	0.6806	8.65	p = 0.0035		
CL ⁻¹	45.1674	2.5470	314.49	p < 0.0001	0.4720	0.4720
T	0.3665	0.0914	16.09	p < 0.0001	0.0254	0.4973
Log IP						
Intercept	1.3377	0.0142	8848.41	p < 0.0001		
Log CL	0.6652	0.0119	3120.46	p < 0.0001	0.6386	0.6386
T	-0.0581	0.0016	1383.83	p < 0.0001	0.2783	0.9169

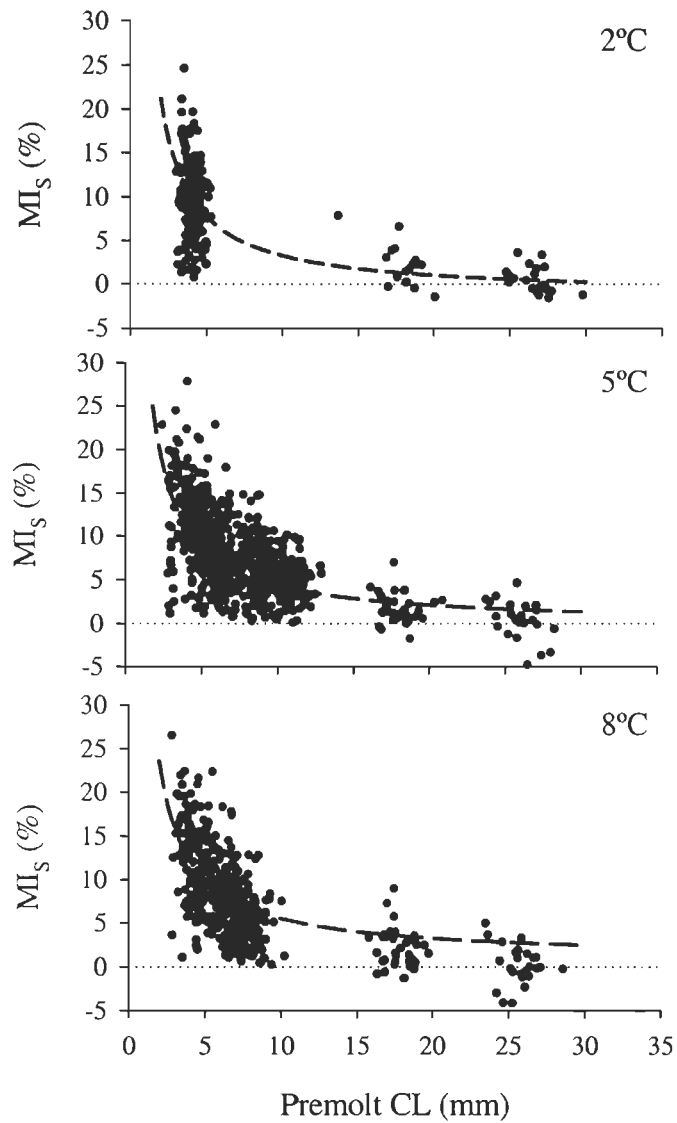


Figure 3.4 *P. borealis*. Size increment at molt (MI_S) of *P. borealis* plotted against premolt size (cephalothorax length, CL) at 2, 5, and 8°C. CL is expressed in mm and MI_S in %. The dashed line follows the regression model describing the influence of pre-molt CL on MI_S .

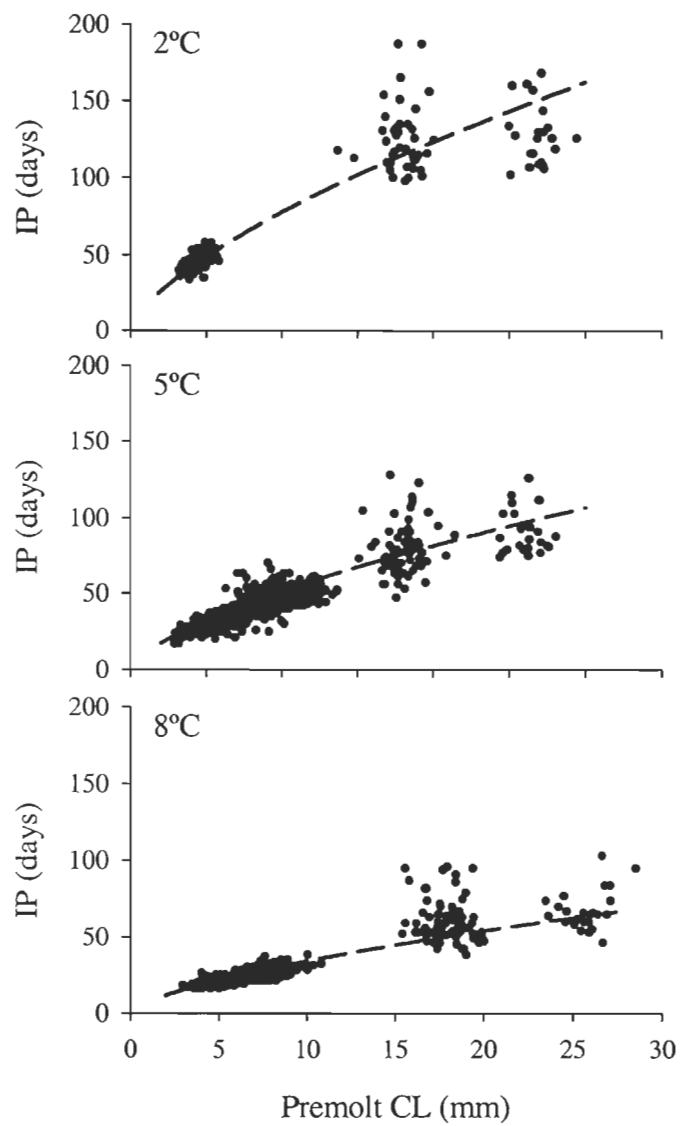


Figure 3.5 *P. borealis*. Intermolt period (IP) plotted against premolt CL at 2, 5 and 8°C. The dashed line follows the regression model describing the dependency of IP on pre-molt CL.

3.4 DISCUSSION

This study is the first to assess growth characteristics of *P. borealis* over most of its size range and the general temperature range where it is found in the wild. Significant effects of temperature and developmental stage were observed on specific growth rates that integrated both IP and MI. Variations in SGR in both size and mass of juveniles at the different temperatures were larger than variations in adults. Indeed, for juveniles, SGR_S was significantly different between all three temperatures tested while for adults, SGR_S was lower at 2 than at 5°C but did not differ between 5 and 8°C.

The laboratory experiments allowed the determination of temperature effects on growth parameters (MI and IP) for the entire size range of juvenile and adult *P. borealis* (CL 2.78 to 29.80 mm). IP decreased with increasing temperatures at all developmental stages and increased with premolt size in all treatments. Juveniles showed the highest molting frequency. MI was influenced by the size of the shrimps, with greater size increments in juveniles than in females. The gonad maturation and reproductive cycle of adults may decrease somatic growth as illustrated by a very small total increment of ~ 0.02% per day for females and ~ 0.04% per day for males compared to juveniles (~ 0.60% per day). The influence of temperature was less important on MI_S than on the duration of the IP. Juvenile size was different between the two experiments with mean CL_i between 3.56 and 3.95 mm in experiment 1 (Table 3.1) and between 7.45 and 7.62 mm in experiment 2 (Table 3.2). This difference probably explains the lower growth of juveniles

in the second experiment. In our study, MI_S was similar between developmental stages, whereas MI_M was 4-folds higher in juveniles than in adults.

An apparent divergence between variations in MI_S and MI_M with temperature for females was observed. It is hypothesized that this difference is related to gonad maturation and spawning during the experiment. The high GSI of females at the beginning of the experiment indicates that an important proportion of these females had mature gonads whereas the GSI at the end of the experiment indicates that most of the females were not in maturation anymore. Thus, it can be presumed that females ended maturation during the experiment, made their nuptial molt and spawned. As, females and males were separated during the experiments, eggs could not be fertilized conducting to a loss of these eggs 24h after spawning. As spawning occurs just after molting (Brillon *et al.*, 2005), egg production (egg mass) was probably lost before the sampling and weighing of the shrimps (15 days after molt). The relationship between molting and reproduction in crustaceans has been studied for decades (Hartnoll, 1985; Diaz *et al.*, 2003). It is known that females of *P. borealis* molt a minimum of two times in a year, their molting events being closely related to the reproductive cycle. Ovigerous females molt in fall just before mating and spawning and in spring following the release of the larvae (Shumway *et al.*, 1985).

Variation in MIs of *P. borealis* was small over the range of temperature conditions tested (1.35 to 5.27%). By contrast, IP decreased markedly with temperature and increased with shrimp size. Both experiments indicated a pronounced effect of temperature on IP while MI_S changed little, indicating that the main process influencing growth rate of *P.*

borealis was IP (Hart, 2001). Hence, the shortening of IP resulted in a faster growth at higher temperature for juvenile and male shrimp. In females, however, very small or even negative size increments at molt prevented an increase in growth rate with higher temperature despite shorter IP duration.

Most studies on crustacean growth have been carried out on populations in the open sea by the identification and tracking of modes (cohorts) using length-frequency distributions (Skuladottir *et al.*, 1991; Bergström, 1992; Hansen et Aschan, 2000). Patterns of variations in IP and MI with size and temperature in the present study corroborate the general results observed in many crustacean species. Hartnoll (1982) reported various examples of crustaceans in which an increase in temperature shortened intermolt period and decreased or had no effect on size increments per molt. Wainwright and Armstrong (1993) showed a declining probability of molt for mature dungeness crab, *Cancer magister*, compared to juveniles. Moreover, temperature has been shown to strongly influence IP and to have a negligible influence on MI. Therefore, higher temperature may result in faster growth if higher molt frequency compensates for reduced increment per molt (Paglianti et Gherardi, 2004). This lengthened IP duration with lower temperature may reflect the greater time needed for the accumulation of sufficient reserves for the molt.

Observations on the growth of another Arcto-boreal species, *Sclerocrangon boreas*, showed similar responses. Size-specific molt increments did not vary with temperature (6.3 and 9.1°C) whereas IP was approximately 50% shorter at the highest temperature regime (Ingram 1979 in Sainte-Marie *et al.*, 2006). Growth study of post-larval, juvenile and adult

Neomysis integer (2-12 mm) showed an increase of IP (5 to 20 days) and a decrease of MI_S (12 to 4 %) with increasing size at 10°C (Winkler et Greve, 2002). It was also shown that variability within length classes increased with growth as observed in our results. Hartnoll (1981) described a regulation mechanism controlling the growth of *Palaemon elegans* that minimised variability during each intermolt period. Although little is known about factors that control molt initiation, the lengthening of IP at colder temperatures, combined with a quasi-constant gain in size and mass, suggest that accumulation of energy reserves is a major determinant of molting in *P. borealis*. Consequently, the effect of a relatively small decrease in temperature can be striking (O'Brien, 1994).

The multiple regression models examining size and temperature effects on the growth of *P. borealis* explained most of the variation in IP (92%) and approximately 50% of the variability in MI_S. Temperature explained a small proportion of the variation in IP and MI_S compared to size. Examination of growth patterns based on these regression models indicates that the growth trajectory of individual shrimp in the field should be largely influenced by environmental conditions during juvenile stages as size and temperature effects are greatest for juvenile sizes.

IP and MI are necessary to understand the ecology and growth of *P. borealis* in different environmental conditions (temperature, food availability) and to build bioenergetics models. Growth and reproduction are antagonistic processes competing for the same energy resources (Hartnoll, 1985) and have to be taken into consideration when constructing growth models especially if molt frequency is a determinant factor for growth

as observed here for *P. borealis*. In the wild, molting frequency will be limited in females due to their reproductive mode. The long ovigerous period (6 to 8 months) leaves only a period of 4 to 6 month a year for growth.

In the natural environment, differential distribution of juveniles, males and females have often been observed. In most areas, juvenile shrimp were usually observed inshore in shallow water (46-64 m) where they were exposed to a greater temperature range than the offshore adults (Shumway *et al.*, 1985; Simard et Savard, 1990). In our study, temperature had a more pronounced effect on the growth of juveniles. A study of the metabolic rate of *P. borealis* showed that energetic demands of juveniles were significantly higher at 8°C than at colder temperatures (Daoud *et al.*, 2007). Higher metabolic rate at 8°C suggests that energy acquisition will have to increase to sustain growth rate. The determination of the impact of temperature on energy acquisition (i.e. rate of food consumption) would be necessary to build an energy budget in order to determine the optimal temperature for the growth of juveniles.

Our results provide insights for the interpretation of growth rate patterns of populations in the wild. In seasonally and annually varying environments, different cohorts of postlarvae, settling at different times of the year (different temperatures), will contribute differentially to the recruitment of shrimp (Staples et Heales, 1991). The temperatures encountered during the juvenile stage will largely influence the growth trajectory of the population as the juvenile stage is most sensitive to variations in temperature conditions. With increased size, temperature will have a much more limited impact on the growth

trajectory of the shrimp. The very low growth observed for females at all temperatures in the present study and the costs of energy maintenance for females during the ovigerous period (Brillon *et al.*, 2005) would suggest that growth of shrimp following sex transition will be low and almost independent of temperature (for the temperature range studied). Thus, asymptotic female size of the population (i.e. maximum size) could be fixed and even equal to the size of primiparous females (first year of reproduction). Growth during the sex transition could also be important in determining asymptotic size in a population. Shumway *et al.* (1985) suggested that growth rate increased during sex transition. However, no specific study has compared the growth of males that have not undergone sex transition with that of males which have begun this process. Furthermore, temperature may also influence the proportion of males that begin sex transition. Both effects need to be taken into account in assessing the impact of temperature on the growth of older male shrimp.

Further studies examining the impact of juvenile growth on growth trajectories of shrimp populations in natural environment and studies on the growth rate during sex transition are needed as these factors will be important in determining the size range of female shrimp, a criteria of major economic importance in northern shrimp fishery.

3.5 ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to L. Savard for the leadership of the research programs from which funding was obtained. Funds were provided by the department of Fisheries and Oceans under the Science strategic fund program on Growth and Recruitment of Northern Shrimp and by the shrimp fishermen associations of Quebec and New-Brunswick under the DFO-Group B Fishermen co management agreement. Assistance from M. Peloquin in the design and construction of the rearing baskets is gratefully acknowledged. We thank H. Dionne, S. Labrie, I. Bérudé, D. Smith and C. Element-Boulianne for their help in conducting the experiments. All experiments were conducted in compliance with the current laws of the Canadian Council on Animal Care.

**CHAPITRE 4: EFFETS DE LA TEMPÉRATURE SUR LA
CONSOMMATION DE NOURRITURE DE *PANDALUS BOREALIS***

4.1 INTRODUCTION

Un organisme vivant fonctionne comme un système ouvert recevant et rejetant, dans le monde extérieur, de l'énergie et de la matière (Lucas, 1993). Le taux de consommation est la quantité de nourriture qu'un organisme soustrait à l'environnement par unité de temps. Cette consommation de nourriture va permettre une acquisition d'énergie nécessaire au maintien des fonctions vitales, à la croissance et la reproduction. Si cette acquisition est inférieure aux dépenses énergétiques, les organismes doivent puiser dans leurs réserves et peuvent éventuellement en mourir. Au contraire, quand cette acquisition d'énergie dépasse les besoins énergétiques de l'organisme, l'accumulation de réserves, la croissance et la reproduction sont permises. Il est nécessaire de mesurer la consommation de nourriture pour *P. borealis* afin de permettre la réalisation de modèles de croissance basés sur des connaissances du bilan énergétique. Ce chapitre décrit une expérience visant à mesurer la consommation totale de nourriture, C , de *P. borealis* à 3 stades de développement et à 3 températures.

Dans beaucoup d'études sur les bilans énergétiques, C est déduite à partir de l'équation du bilan énergétique lorsque toutes les autres composantes du bilan d'un individu sont déterminées (Lemos et Phan, 2001; Maciejewska et Opalinski, 2002). Cette méthode est moins précise qu'une détermination directe de C et ne peut être utilisée que dans les cas où toutes les composantes du bilan énergétique sont connues. Dans d'autres études, la mesure de C se fait directement. Par exemple, de jeunes stades (larvaires ou

juvéniles) ou des espèces de crustacés de petite taille sont nourris d'organismes entiers tel que des artémies (*Artemia*) ou des daphnées (*Daphnia pulex*) (Bordner et Conklin, 1981; Johns, 1981). La consommation de nourriture de crevettes d'aquaculture tel que *Panaeus monodon* (Smith *et al.*, 2002) ou *Penaeus japonicus* (Cuzon *et al.*, 1982) est effectuée par l'utilisation de granulés.

L'utilisation de proies entières et similaires en taille facilite la quantification de la consommation de nourriture car il est possible de simplement dénombrer les proies consommées et de convertir ce nombre en masse et énergie consommée par la suite. Les crevettes nordiques gardées en captivité à l'IML ainsi que les crevettes ayant servi dans les expériences de croissance (Chapitre 3) étaient alimentées avec un mélange de capelan, crevette et krill coupés en petits morceaux. Afin d'utiliser toutes ces informations dans un bilan énergétique, il aurait été avantageux de mesurer la consommation du même type de nourriture que dans les expériences de mesure de la croissance. Cependant, l'immersion de nourriture dans l'eau pendant de longues périodes de temps peut en modifier la masse, en raison de phénomènes osmotiques, de diffusion ou de désagrégation, et cet effet peut varier selon le type d'aliment (Sainte-Marie, 1987) et selon que l'aliment est un organisme entier ou en portion d'organisme. La nourriture coupée en morceaux est particulièrement susceptible de changer de masse après un séjour dans l'eau (Gravel, 2002) rendant difficile la quantification du taux d'ingestion pour ce type d'aliment.

Comme pour le métabolisme ou la croissance, la consommation de nourriture est influencée par des facteurs exogènes telle la température ou endogènes comme la masse des

crevettes (Regnault, 1987). Un suivi individuel de la consommation de nourriture pour les stades juvénile, mâle et femelle de la crevette nordique à trois températures (2°C, 5°C, et 8°C) a été réalisé dans le cadre de cette étude. La consommation individuelle a été mesurée sur une période d'une semaine et exprimée en taux de consommation journalier.

4.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

4.2.1 Capture des crevettes et conditions d'élevage

Les crevettes mâles et femelles (longueur de céphalotorax [CL] 15-30 mm) ont été capturées avec un chalut à cadre rigide dans l'estuaire du St-Laurent (80-160 m de profondeur) près de Rimouski (48°36'N, 68°29.5'O), Québec, en octobre 2004. Suite à la capture, les crevettes ont été transportées à l'Institut Maurice-Lamontagne (Pêches et Océans Canada, Mont-Joli, QC) et gardées dans des bassins rectangulaires de 670 l à 5°C et à une salinité > 28 ‰ sous une photopériode naturelle. Après une période de 7 jours d'acclimatation, les crevettes ont été réparties au hasard dans des bassins ajustés aux températures expérimentales (2, 5, et 8°C) jusqu'au début de l'expérience en juin 2005. Pendant cette période, elles étaient nourries en excès trois fois par semaine avec un mélange constitué à parts égales de krill du Pacifique (*Euphausia pacifica*) et de l'Atlantique (mélange de *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa* sp., *Mysis* sp. et *Boreomysis* sp.), de

capelan (*Mallotus villosus*) et de crevettes (*Pandalus* sp.) afin d'assurer un apport diversifié de proies dans l'alimentation. Le krill du Pacifique provenait des eaux au large de Vancouver et les autres proies étaient capturées dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent.

Les juvéniles utilisés dans les expériences ont été élevés en laboratoire. Des femelles ovigères, capturées dans l'estuaire du Saint-Laurent au printemps 2004 ont été isolées dans des bassins jusqu'à la libération des larves (mai 2004). Les larves ont été gardées dans des bassins de type Kreisel de 80 l à 5°C et ont été nourries en excès avec des stades nauplii d'artémie (*Artemia salinas*) jusqu'à l'atteinte du stade juvénile. Par la suite, les juvéniles (CL 8-12 mm) ont été distribués aléatoirement dans des bassins rectangulaires de 670 l ajustés aux différentes températures expérimentales jusqu'au début de l'étude en juillet 2005.

4.2.2 Procédures expérimentales

Des études préliminaires (données non présentées) ont montré que la variabilité dans les masses de morceaux de nourriture habituellement donnés aux crevettes dans les bassins d'élevage avant et après immersion dans l'eau salée était plus importante que la masse des portions de nourriture que la crevette pouvait ingérer. Le krill du Pacifique (i.e. *Euphausia pacifica*) a été sélectionné comme aliment pour effectuer les mesures de consommation de nourriture des juvéniles et adultes de *P. borealis*. Cette espèce faisait partie de l'alimentation habituelle en élevage et la taille des spécimens entiers de cette espèce était

suffisamment petite pour qu'ils soient consommés en entier. De plus, cette proie avait une appétence élevée pour les crevettes. En effet, des observations visuelles de l'alimentation sur le mélange de nourriture utilisé dans les élevages (krill, capelan, crevette) indiquaient que les crevettes s'intéressaient préférentiellement à cette proie.

Compte tenu de l'uniformité en taille des spécimens du krill, l'ingestion de nourriture a été mesurée en dénombrant les proies ingérées et en multipliant par la masse moyenne d'un spécimen. La masse moyenne d'un spécimen (± 0.0001 g) a été déterminée à partir de pesées individuelles effectuées sur 69 individus.

Le suivi individuel de la consommation des crevettes s'effectuait dans des bassins Kreisel de 80 l (bassins cylindro-coniques) (Aiken et Waddy, 1989). Les crevettes juvéniles et adultes étaient soumises à un jeûne de 3 et 7 jours, respectivement avant le début de l'expérience afin de s'assurer qu'elles se nourriraient. Le jour du transfert des crevettes dans les bassins Kreisel, les crevettes étaient sélectionnées aléatoirement et laissées au calme durant 4-5h afin qu'elles s'acclimatent à leur nouvel environnement. La consommation de nourriture pour chaque crevette était mesurée sur une période de 8 jours. Pendant cette période, les crevettes étaient nourries à trois occasions avec une quantité de proies (spécimens de krill du Pacifique) assurant une alimentation *ad libitum*. A chaque alimentation, un nombre connu de proies fraîchement décongelées était distribué. Un comptage du nombre de proies non consommées était effectué après 24 et 48 h. Les spécimens non consommés après 48h étaient délicatement récupérés et une nouvelle quantité de spécimens frais était distribuée pour une autre période de 48h. A la dernière

occasion, le nombre de proies non consommées était effectué après 24, 48 et 72h. Ce rythme et ce mode de nourrissage permettaient d'assurer une disponibilité continue de nourriture fraîche pour une période 7 jours.

Dans les cas où une mue était observée pendant la période d'expérimentation, l'exuvie était récupérée afin d'éviter qu'elle ne soit consommée. À la fin de chaque période de mesure de la consommation, les crevettes étaient pesées (± 0.001 g) et mesurées (± 0.01). Le sexe et le stade de maturité gonadique dans le cas des femelles étaient également notés.

4.2.3 Calculs et analyses statistiques

Le nombre total de proies consommées, la masse moyenne d'un spécimen de krill et la durée de la période d'expérimentation (7 jours) ont été utilisés pour calculer la consommation journalière de nourriture de chaque crevette (C_{ind} ; g jour⁻¹ individu⁻¹). Le taux de consommation spécifique (C_g ; g jour⁻¹ g⁻¹) a également été calculé en divisant la consommation de nourriture par jour par la masse des crevettes. Suite à une transformation en rang des données (Quinn et Keough, 2002), les conditions d'application de l'analyse de variance (ANOVA) étaient respectées (normalité et homoscédasticité). L'effet du stade de développement sur C_g à chacune des températures a été analysé par une analyse de variance à un facteur. Chez les femelles, l'effet du stade de maturité gonadique sur C_g a été analysé à l'aide d'ANOVA à un facteur à 2, 5 et 8°C. Les effets de la température et de la mue sur C_g

ont été analysés par des ANOVAs à un facteur à chacun des stades de développement. Pour toutes ces analyses, lorsque des différences significatives étaient observées, des tests de comparaisons multiples de Tukey (Quinn et Keough, 2002) ont été utilisés pour déterminer les paires de moyennes qui différaient significativement. Tous les calculs et les analyses statistiques ont été effectués avec le logiciel SAS (SAS Institute version 8.2, Cary, NC).

4.3 RÉSULTATS

Le taux de consommation de nourriture a été déterminé sur un total de 284 crevettes juvéniles et adultes. Seulement 3 crevettes (1%) sont mortes pendant la période d'expérimentation et 8 crevettes ont été exclues des analyses en l'absence complète de consommation de nourriture sur une période d'une semaine.

La taille des crevettes utilisées dans cette expérience s'étendait de 6.14 à 29.15 mm (CL), avec des masses variant entre 0.128 et 16.60 g. La masse moyenne d'un spécimen de *E. pacifica*, utilisée pour le calcul de la consommation de nourriture était de 0.0188 ± 0.0030 g (n = 69). Chez les juvéniles, la consommation moyenne de nourriture a varié de 0.0077 à 0.0253 g jour⁻¹ entre 2 et 8°C. Une consommation maximale de 0.2058 g jour⁻¹ a été observée chez les femelles à 8°C (Tableau 4.1).

Tableau 4.1 Longueur de céphalothorax (CL), masse fraîche (M), consommation de nourriture par individu (C_{ind} ; $g \text{ jour}^{-1} \text{ individu}^{-1}$) et taux de consommation par unité de masse (C_g ; $g \text{ jour}^{-1} g^{-1}$) des juvéniles, mâle et femelle *P. borealis* à différentes températures. Les valeurs moyennes, écart-types et nombre d'individus (n) sont présentés.

Température	2°C	5°C	8°C
Juvénile n	29	35	36
CL (mm)	8.54 ± 1.21	8.58 ± 1.36	9.16 ± 1.24
M (g)	0.47 ± 0.22	0.55 ± 0.23	0.58 ± 0.25
C_{ind} ($g \text{ jour}^{-1}$)	0.0077 ± 0.0068	0.0169 ± 0.0109	0.0253 ± 0.0136
C_g ($g \text{ jour}^{-1} g^{-1}$)	0.0155 ± 0.0101	0.0345 ± 0.0223	0.0460 ± 0.0233
Mâle n	29	24	39
CL (mm)	20.89 ± 1.85	20.41 ± 1.96	21.53 ± 1.31
M (g)	5.88 ± 1.33	5.61 ± 1.35	6.35 ± 0.99
C_{ind} ($g \text{ jour}^{-1}$)	0.0284 ± 0.0297	0.0436 ± 0.0422	0.0600 ± 0.0487
C_g ($g \text{ jour}^{-1} g^{-1}$)	0.0049 ± 0.0048	0.0084 ± 0.0081	0.0092 ± 0.0068
Femelle n	25	20	47
CL (mm)	25.99 ± 1.62	25.24 ± 1.59	25.23 ± 1.72
M (g)	11.02 ± 2.01	10.11 ± 2.22	9.71 ± 1.79
C_{ind} ($g \text{ jour}^{-1}$)	0.0813 ± 0.0660	0.1200 ± 0.1314	0.2058 ± 0.1715
C_g ($g \text{ jour}^{-1} g^{-1}$)	0.0072 ± 0.0053	0.0118 ± 0.0120	0.0199 ± 0.0151

La consommation par unité de masse des juvéniles était jusqu'à 3 et 5.3 fois supérieure à celles des femelles et des mâles, respectivement, pour les températures correspondantes (Fig. 4.1). Un effet significatif du stade de développement sur la C_g a été observé à 2°C ($F_{2, 80} = 16.54$, $p < 0.0001$), 5°C ($F_{2, 76} = 23.50$, $p < 0.0001$) et 8°C ($F_{2, 119} = 45.83$, $p < 0.0001$). À toutes les températures, la C_g des juvéniles était significativement plus élevé que celle des mâles et des femelles (Tuckey, $p < 0.05$). Chez les crevettes adultes, les femelles avaient une C_g supérieure à celle des mâles seulement à 8°C ($p < 0.05$). Les mesures de consommation de nourriture ont été effectuées sur des femelles avec et sans gonades en maturation à chacune des températures. Lors de l'expérience, la proportion de femelles en maturation était équivalente à la proportion de femelles avec des gonades immature. Aucune différence dans la quantité de nourriture consommée n'a été observée entre ces deux groupes de femelles à 2°C ($F_{1, 23} = 0.36$, $p > 0.55$) et à 5°C ($F_{1, 18} = 0.09$, $p > 0.77$). Par contre, à 8°C, les femelles en maturation consommaient significativement plus de nourriture ($0.030 \text{ g jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$) que les femelles qui n'étaient pas en maturation ($0.013 \text{ g jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$) ($F_{1, 45} = 18.23$, $p < 0.0001$).

Pour l'ensemble des femelles, la C_g a augmenté de 0.0072 à 0.0199 $\text{g jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$ entre 2°C et 8°C (Tableau 4.1). Pour chacun des stades, la température a eu un effet significatif sur la consommation de nourriture ($p < 0.013$) (Fig. 4.2). Des tests *a posteriori* ont montré des différences significatives entre les trois températures pour les juvéniles ($p < 0.05$), et entre 2°C et 8°C seulement chez les mâles et les femelles ($p < 0.05$) (Fig. 4.2).

Quarante crevettes ont mué pendant la période d'expérimentation (24 juvéniles, 6 mâles et 10 femelles). Généralement, ces crevettes cessaient de s'alimenter 48h avant la mue et recommençaient à s'alimenter presque immédiatement après avoir mué. Aucune différence significative ($p > 0.70$) n'a cependant été observée entre la C_g des crevettes n'ayant pas mué ($n = 252$) et celle des crevettes ayant effectué une mue ($n = 40$) sur une période d'une semaine.

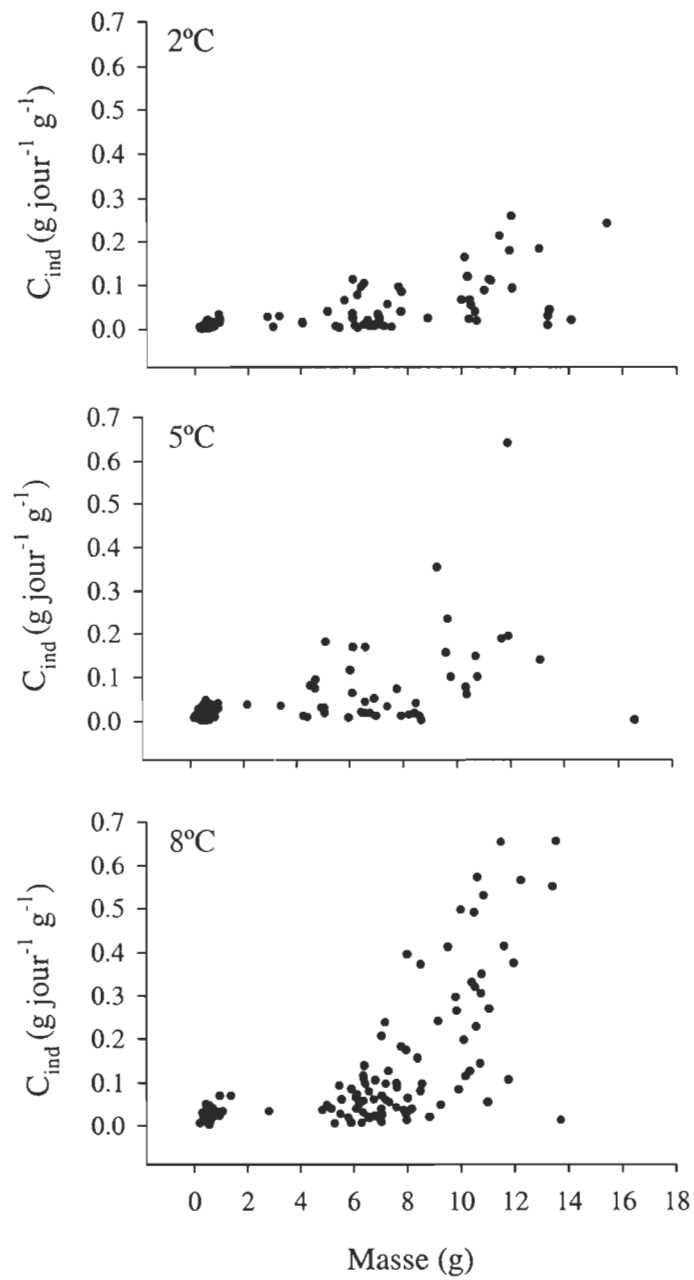


Figure 4.1 Consommation journalière de nourriture (C_{ind}) de *P. borealis* en fonction de la masse des individus à 2, 5 et 8°C.

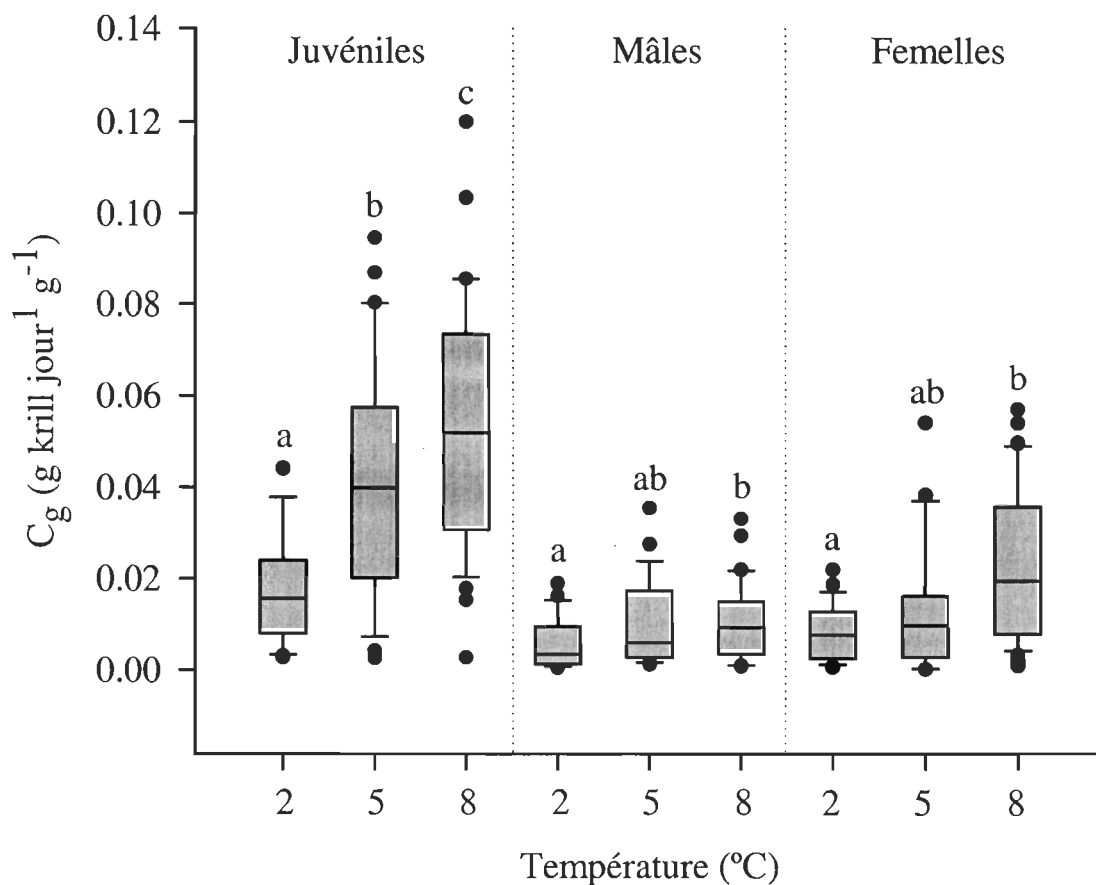


Figure 4.2 Consommation de nourriture par jour (C_g) et unité de masse des juvéniles, mâles et femelles à 2°C, 5°C et 8°C. Les « boîtes à moustaches » (box-plot) représentent la médiane entourée des 25^{ème} et 75^{ème} centiles. Les lignes verticales en dessous et au dessus des boîtes indiquent les 10^{ème} et 90^{ème} centiles. Les lettres différentes indiquent des différences significatives ($p < 0.05$) entre les températures pour les juvéniles, mâles et femelles.

4.4 DISCUSSION

Ces résultats représentent une première évaluation du taux de consommation de nourriture de juvéniles, mâles et femelles de *P. borealis* aux températures où l'on retrouve habituellement cette espèce dans son milieu naturel. Les consommations de nourriture mesurées variaient entre 0.5 et 4.4% de la masse totale fraîche des crevettes par jour. La taille a eu un effet marqué sur la consommation de nourriture avec une consommation par unité de masse qui diminue de façon importante avec l'augmentation de la taille. En effet, le taux de consommation par unité de masse (C_g) des juvéniles était de plus du triple de celui des adultes à toutes les températures. Un tel effet de taille a été observé chez d'autres crustacés. Ainsi la consommation de nourriture par unité de masse de *Penaeus vannamei* diminuait avec la taille pour une gamme de taille variant entre 3.9 et 16 g (Wyban *et al.*, 1995). Les plus petites crevettes de l'expérience consommaient de 1.5 à 3 fois plus de nourriture ($0.23-0.33 \text{ g jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$) que les plus grosses crevettes. Chez des juvéniles de homard, *Homarus americanus*, une diminution significative de la consommation de nourriture a également été observée avec l'augmentation de la taille (Bordner et Conklin, 1981).

La température a également eu un effet marqué sur l'alimentation des juvéniles de la crevette nordique avec des augmentations significatives de la consommation entre toutes les températures. Chez les crevettes adultes, une augmentation significative a été observée entre 2 et 8°C seulement. Des augmentations de consommation (C_g) de l'ordre 1 à 1.8 fois

ont été observées entre chaque intervalle de température. Les variations plus importantes de consommation observées entre les températures chez les juvéniles montrent une plus grande variabilité de la capacité d'alimentation de ceux-ci par rapport aux adultes. Ces résultats sont cohérents avec ceux montrant un effet plus important de la température sur le métabolisme et la croissance des juvéniles comparativement aux adultes.

Des différences de consommation de nourriture en fonction de la température ont été observées chez d'autres espèces de crustacés. Wyban *et al.* (1995) ont montré que la température avait un effet significatif sur le taux d'ingestion de la crevette du Pacifique, *P. vannamei*, avec une augmentation d'un facteur de 1.5 entre 23°C et 27°C pour toutes les classes de masses étudiées (3.9, 10.8, et 16.0 g). Foyle *et al.* (1989) ont montré une dépendance de la consommation vis-à-vis de la température chez le crabe des neiges, *Chionocetes opilio* tout comme Kondzela et Shirley (1993) chez les juvéniles du crabe, *Cancer magister*. De la même façon, Kumlu et Kir (2005) ont estimé que la consommation de nourriture chez *Penaeus semisulcatus* passait de 0.43% à 1.28% de leur masse entre 14°C et 22°C. La consommation moyenne de nourriture de *Mysis relicta* a augmenté de 6% à 10% de sa masse entre 4°C et 10°C (Chipps, 1998). Ces valeurs montrent une certaine similarité avec les valeurs de consommation (3.5% et 4.9% de la masse) calculées chez les juvéniles de *P. borealis* à 5 et 8°C dans la présente étude. Chipps (1998) a également montré que la température avait un effet significatif sur le temps de résidence des aliments dans l'estomac de *M. relicta*.

La ration journalière d'espèces de crustacés a également été estimée en milieu naturel. Par exemple, Maynou et Cartes (1997) ont estimé la consommation journalière de nourriture par la mesure de la masse des contenus stomacaux de crevettes adultes, *Aristeus antennatus*, échantillonnées dans la Mer Catalane. Le taux de remplissage stomacal, indicateur du taux de consommation, représentait 2.6% de la masse totale des crevettes de 17.2 à 59.9 mm de longueur de céphalotorax. Une valeur d'ingestion maximale de 2.5% par jour de la masse totale fraîche a été observée chez la langoustine, *Nephrops norvegicus* à 14°C (Sarda et Valladares, 1990). Dans le cas de juvéniles de homard des consommations moyennes variant de 2% à 4.5% de la masse corporelle par jour ont été calculées entre 15°C et 21°C (Bordner et Conklin, 1981).

Le type de proie utilisée peut influencer son appétence pour les crevettes. En effet, il a été remarqué que le krill était l'aliment le plus apprécié du mélange lors de l'expérience de suivi de la croissance (observations personnelles). D'autre part, selon une étude canadienne (Krill Canada Corporation, 2002-2006), le krill est un aliment idéal pour le nourrissage en eaux froides. Il a d'importantes propriétés attractives en terme de goût, étant utilisé dans l'aquaculture du saumon, des perches et des crevettes. La propriété d'appétence du krill viendrait de la présence de certains acides aminés (dont les acides aminés glyco-géniques) qui stimuleraient l'odorat et le goût des organismes prédateurs. Une étude menée sur *Penaeus monodon* a montré que devant différents régimes alimentaires constitués de calmar, crustacés, poissons et krill, les crevettes avaient une préférence très marquée pour les crustacés et le krill (Smith *et al.*, 2005) en particulier. Ceci confirme donc

la justesse de notre choix quant à l'utilisation du krill comme modèle pour l'estimation de la consommation chez *P. Borealis*. D'autre part, le fait de nourrir les crevettes trois fois durant chaque expérience limitait la perte d'appétence du krill (Cuzon *et al.*, 1982) du à une perte de vitamines, d'acides aminés essentiels ou d'odeur.

La consommation de nourriture est une variable difficile à mesurer sur des crustacés d'eau froide, car ils consomment de faibles quantités de proies qu'ils déchiquètent. Par exemple, les crevettes mâles maintenues à 2°C consommaient moins de 0.0050 g de proies jour⁻¹ g⁻¹. Ces mesures de consommation pour *P. borealis* nous ont permis d'obtenir une première estimation des quantités de nourriture qui pouvaient être consommées par les juvéniles, mâles et femelles de cette espèce. Il a été mis en évidence un effet important de la taille avec une consommation par unité de masse qui diminue de plus de deux fois entre les juvéniles et les femelles à toutes les températures. La consommation de nourriture augmentait également de façon significative avec la température à tous les stades avec un effet plus marqué chez les juvéniles.

**CHAPITRE 5: EFFETS DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA TAILLE
SUR L'EXCRÉTION AMMONIACALE DE *PANDALUS BOREALIS***

5.1 INTRODUCTION

Une portion de la matière ingérée n'est pas entièrement métabolisable car elle est en partie constituée d'acides aminés. Or ces derniers, ainsi que toute substance protidique, produisent des matières azotées lorsqu'ils sont catabolisés, produits azotés qui sont en partie excrétés au niveau des branchies (Claybrook, 1983). Ces produits azotés peuvent se présenter sous forme d'ammoniaque, d'acides aminés ou d'urée, l'ammoniaque étant la forme prépondérante chez les crustacés décapodes (60-70%) (Cockcroft et McLachlan, 1987; Regnault, 1987), qualifiés par ce fait même d'organismes ammoniotéliques (Horne, 1968). L'ammoniotélisme est caractéristique des animaux aquatiques à respiration branchiale et le taux d'excrétion ammoniacal a été couramment utilisé afin d'évaluer l'effet de différents facteurs sur l'excrétion en produits azotés par les crustacés.

Comme pour le métabolisme, la croissance ou la consommation de nourriture, l'excrétion chez les crustacés est influencée par des facteurs exogènes tel que la température ou endogènes comme la masse (Regnault, 1987). Le taux d'excrétion ammoniacal a généralement tendance à augmenter avec une augmentation de la température (Regnault, 1987). Une étude sur *Penaeus japonicus* a montré que l'excrétion ammoniacale augmentait de 5 fois entre 15 et 35°C (Chen et Lai, 1993). Des augmentations similaires de l'excrétion ont également été observées chez les juvéniles de la crevette blanche, *Litopenaeus vannamei*, et la crevette du Brésil, *Xiphopenaeus kroyeri*, entre 24 et 32°C et 20 et 30°C, respectivement (Carvalho et Phan, 1997). Toutefois, certains auteurs ont observé une

diminution de l'excrétion ammoniacale avec la température. Par exemple, des concentrations d'ammoniaque inversement proportionnelles à la température (1 à 18°C) ont été observées dans l'hémolymphe du crabe de neiges, *Chionoecetes opilio* (Foyle *et al.*, 1989). Il est donc important de caractériser de façon spécifique, l'effet de la température sur l'excrétion ammoniacale car le profil des effets de variations de température semble dépendre tant de l'espèce que de la gamme de température étudiée (Regnault, 1987).

Dans le cas de la crevette nordique, *Pandalus borealis*, aucune étude n'a jusqu'à présent évalué le taux d'excrétion, que ce soit en fonction de la température ou de la masse des crevettes. Un suivi individuel de la production d'azote ammoniacal à tous les stades de développement post-larvaire et à trois températures (2, 5, et 8°C) a été réalisé. La production individuelle d'azote ammoniacale de routine (RU_{ind}) a été définie comme la production mesurée chez des crevettes pouvant avoir un niveau variable d'activité spontanée. À partir des mesures individuelles réalisées sur une gamme de taille variée, un coefficient allométrique a été calculé afin de déterminer un taux d'excrétion standardisé pour un individu de 5g (RU_{5g}). Une production spécifique de routine par gramme de crevette (RU_g) a également été calculée pour les juvéniles, mâles et femelles à chacune des trois températures.

5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

5.2.1 Capture des crevettes et conditions d'élevage

Les crevettes juvéniles, mâles et femelles ont été capturées dans les mêmes conditions et aux mêmes dates que les crevettes qui ont servi aux mesures de consommation de nourriture (Chapitre 3). Ces expériences sur la mesure de l'excrétion ont été effectuées en parallèle à celles visant à mesurer la consommation de nourriture. Elles ont été réalisées au cours de l'été 2005 sur des crevettes provenant des mêmes groupes d'élevage.

5.2.2 Procédures expérimentales

Les mesures d'excrétion consistaient en un dosage de l'azote ammoniacal libéré par l'animal. L'ammoniaque a été titré par la méthode d'Aminot (1983), modifiée pour l'utilisation de petits volumes d'eau (Gravel, 2002). Cependant dans la présente expérience, des échantillons d'eau d'un volume de 2.5 ml étaient prélevés en duplicata et déposés dans des tubes en verre, auxquels les réactifs étaient ajoutés. Chaque semaine, une courbe étalon était préparée avec des teneurs connues en azote ammoniacal, permettant ainsi de (i) suivre l'évolution des réactifs et de valider leur utilisation et (ii) de convertir les données

d'absorbance en concentration d'azote ammoniacal.

Afin de mesurer la production d'azote ammoniacal, les crevettes étaient isolées dans de l'eau exempte d'azote et l'augmentation de la concentration en azote ammoniacal était mesurée après une période fixe d'incubation. Les crevettes juvéniles, mâles et femelles utilisées pour les mesures ont été acclimatées aux températures expérimentales un mois avant le début de l'expérience. Les crevettes étaient placées dans des contenants en verre (Erlenmeyers) de 0.25, 0.50 et 1.80 l en fonction de la taille des crevettes. Six contenants étaient placés dans chacun des bassins expérimentaux (2, 5 et 8°C). Chaque contenant était relié à une petite pompe (March, modèle 2U, une pompe connectée à 2 contenants) qui permettait de renouveler l'eau dans l'enceinte pendant 15 min à chaque heure avec un débit d'environ 145 ml min⁻¹. Ceci permettait de laisser la crevette dans son incubateur pendant plusieurs jours sans avoir à la manipuler. Des tests préliminaires ont démontré que la teneur en oxygène dissous ne baissait pas sous 90% de saturation lors des incubations. Chaque crevette était suivie en moyenne 7 jours et au maximum 10 jours afin d'éviter qu'un trop long jeûne n'influence l'excrétion d'azote ammoniacal. Trois à quatre prélèvements par jour étaient effectués afin de doser l'azote ammoniacal produit. Un premier groupe de crevettes a été nourri peu de temps avant le début de l'expérience (n = 183) afin d'obtenir des conditions de routine avec un mélange de crevettes ayant différents niveaux de remplissage de leur estomac. Ainsi, nous reproduisons le nourrissage *ad libitum* auquel étaient soumises les crevettes dans les élevages lors de l'expérience sur la croissance. Un second groupe de crevettes à jeun (de 5 jours) a servi à obtenir une estimation de la

production de base d'azote ammoniacal ($n = 56$). L'ensemble des crevettes ont été utilisées pour les analyses statistiques.

Tous les matins, la température et la salinité étaient notées. Le prélèvement initial avait lieu pendant la période de renouvellement d'eau afin de s'assurer que l'eau présente dans l'incubateur était exempte d'ammoniaque. Suite à ce prélèvement, la pompe était arrêtée et l'incubateur fermé hermétiquement. La crevette était laissée dans l'incubateur sans renouvellement d'eau pendant 45 à 60 min avant que le prélèvement final ne soit effectué. Cette procédure était répétée jusqu'à 3 fois par jour. Les prélèvements étaient réalisés avec une seringue munie d'un tuyau flexible pouvant aller jusqu'au fond de l'incubateur et suffisamment fin pour ne pas gêner la crevette. Avant de prélever l'eau à doser, le contenu de l'incubateur était homogénéisé délicatement en pompant et vidant la seringue dans l'incubateur à quelques reprises avant de prélever l'échantillon d'eau. Cinq ml d'eau étaient prélevés à chaque fois, permettant ainsi de doser la concentration d'azote ammoniacal en duplicata pour chaque incubateur. Les échantillons d'eau étaient traités le plus rapidement ($< 1h$) possible à la fin de chaque série de prélèvements. L'heure exacte de chaque prélèvement était notée pour permettre le calcul de la durée d'incubation. Des mesures ont également été faites au début et à la fin de chaque expérience, en l'absence de crevette, afin de vérifier que les teneurs d'azote ammoniacal dans les incubateurs étaient équivalentes aux teneurs retrouvées dans les bassins, constituant ainsi une preuve de l'efficacité du renouvellement d'eau. À la fin de chaque expérience, les crevettes étaient pesées (± 0.001 g) et mesurées ($CL \pm 0.01$ mm). Le sexe était également déterminé chez les

crevettes adultes. Lorsqu'une crevette muait, son exuvie était délicatement enlevée et la CL mesurée.

Lors des expériences de croissance (Chapitre 3), des crevettes de tous stades avaient été disséquées et les contenus en eau des tissus mesurés. Les contenus en eau sur des juvéniles entiers ont également été mesurés (CL < 8 mm). Le contenu en eau moyen obtenu pour les mâles et femelles était de 74.19% (\pm 2.86%) et celui des juvéniles entiers de 77.59% (\pm 2.50%). Ces valeurs des contenus en eau ont été utilisées afin de convertir RU_g de $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ de masse fraîche à $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ de masse sèche, afin de pouvoir comparer nos données à celles de la littérature.

5.2.3 Calculs et analyses statistiques

L'absorbance des échantillons a été déterminée au spectromètre ($\lambda = 630 \text{ nm}$) après soustraction du blanc de réactif (Aminot, 1983). La concentration d'azote ammoniacal (N, en $\mu\text{mol l}^{-1}$) de chaque incubateur a ainsi été déterminée pour le début ($DO_{\text{début}}$) et la fin (DO_{fin}) des périodes d'incubation.

La quantité de déchets azotés produits peut ainsi être calculée pour chaque incubation selon la formule :

$$\Delta N = (N_{\text{fin}} - N_{\text{début}}) \times V / \Delta t$$

où ΔN représente l'excrétion par unité de temps, en $\mu\text{mol h}^{-1}$; $N_{\text{début}}$ et N_{fin} , les

concentrations en azote ammoniacal au début et à la fin des périodes d'incubation en $\mu\text{mol l}^{-1}$; V, le volume de l'incubateur en l et Δt , la durée d'incubation en h.

La production d'azote ammoniacal de routine (RU_{ind} , $\mu\text{mol h}^{-1}$) pour chaque crevette fut estimée en calculant la médiane des valeurs de ΔN . Les deux premières mesures de production d'azote ammoniacal pour chaque expérience étaient de 2 à 3 fois plus importantes que la production mesurée les jours suivants, en raison probablement du stress causé par le transfert des crevettes. Ces données n'ont donc pas été utilisées dans les calculs de l'excrétion. Plusieurs études ont montré que suite à un transfert dans un emplacement confiné, les crevettes avaient des niveaux physiologiques plus élevés dus au stress (Cockcroft et Wooldridge, 1985; Dall et Smith, 1986).

L'effet de la masse sur RU_{ind} a été analysé à l'aide de régressions linéaires entre RU_{ind} et la masse totale des crevettes (transformation logarithmique des données afin d'obtenir une relation linéaire et réduire l'hétéroscédasticité) (Sokal et Rohlf, 1995). L'effet de la température sur la production d'azote ammoniacale a été exploré en comparant les pentes et, au besoin, les moyennes ajustées avec une analyse de covariance (ANCOVA) (Sokal et Rohlf, 1995). Cette analyse a également permis la détermination d'un coefficient (d), correspondant à la pente moyenne des régressions, qui a été utilisé pour calculer un taux d'excrétion spécifique standardisé à un animal de masse typique de 5 g ($\text{RU}_{5\text{g}}$) selon la formule suivante (Steffensen *et al.*, 1994):

$$\text{RU}_{5\text{g}} = \text{RU}_{\text{g}} \times (\text{M} / 5)^{(1-d)}$$

où $\text{RU}_{5\text{g}}$ est le taux d'excrétion spécifique standardisé ($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$) ajusté pour un

animal de 5 g ; RU_g est le taux d'excrétion spécifique standard ($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$) non ajusté ; M , la masse (g) et d est le coefficient de masse obtenu en calculant la moyenne des pentes provenant des relations entre la production ammoniacale et la masse à chacune des trois températures. Une analyse de régression multiple par étapes a été utilisée pour développer un modèle afin de prédire RU_{ind} en fonction de la masse de la crevette et de la température. Un taux d'excrétion par unité de masse (RU_g , $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$) a été calculé en divisant RU_{ind} par la masse de chaque crevette afin de pouvoir comparer nos données à celles de la littérature.

Tous les calculs et les analyses statistiques ont été effectués avec le logiciel SAS (SAS Institute version 8.2, Cary, NC).

5.3 RÉSULTATS

Le taux d'excrétion pour des juvéniles, mâles et femelles a été déterminé aux trois températures expérimentales sur un total de 270 crevettes. Trente et une de celles-ci ont été éliminées des analyses en raison de problèmes techniques ou à un état moribond des crevettes.

La taille des crevettes variait de 6.85 à 28.29 mm (CL) avec des masses variant de 0.18 à 13.40 g. RU_{ind} moyen a varié d'un minimum de 0.129 à un maximum de 1.328 μmol

h^{-1} chez les juvéniles à 2°C et les femelles à 8°C, respectivement. À chaque température, RU_{ind} moyen a augmenté de 4-5 fois entre les juvéniles et les mâles et de 9-10 fois entre les juvéniles et les femelles (Tableau 5.1). RU_{ind} moyen a augmenté linéairement (transformation logarithmique des données) avec la masse totale des crevettes à chaque température expérimentale (Fig. 5.1 et tableau 5.2). Aucune différence significative ($F_{2, 233} = 0.46$, $p = 0.63$) n'a été observée entre les pentes des droites de régression pour les différentes températures. Une ANCOVA, utilisant RU_{ind} comme variable dépendante, la masse comme covariable et la température comme variable nominale, a indiqué un effet significatif de la température ($F_{2, 235} = 8.72$, $p = 0.0002$). La comparaison des moyennes ajustées a indiqué des différences significatives entre 2 et 8°C ($p = 0.0002$) et entre 5 et 8°C ($p = 0.0018$). Les pentes étant homogènes, leur moyenne correspondait au coefficient allométrique de masse d (0.73) qui décrit la relation entre la masse des crevettes et leur taux d'excrétion.

Une analyse de régression multiple par méthode ascendante utilisant la masse et la température comme variables indépendantes permet d'expliquer près de 80% de la variabilité de RU_{ind} (Tableau 5.3). La masse explique 78.5% de cette variabilité alors que la température n'en explique que 1.3%, l'effet étant tout de même significatif (Tableau 5.3). L'équation suivante décrit cette relation :

$$RU_{ind} = 10^{(0.73 \text{ Log } (M) + 0.02T - 0.85)}$$

Tableau 5.1 Longueur de céphalothorax (CL), masse fraîche (M), taux d'excrétion individuel (RU_{ind}) et spécifique (RU_g) de *P. borealis* à différents stades de développement et températures. Les valeurs moyennes, les écart-types et le nombre de crevettes (n) sont présentés pour chaque stade de développement et température.

Température		2°C	5°C	8°C
Juvénile	n	16	18	38
	CL (mm)	9.26 ± 0.66	9.18 ± 1.08	9.05 ± 1.03
	M (g)	0.61 ± 0.14	0.61 ± 0.22	0.57 ± 0.21
	RU_{ind} ($\mu\text{mol h}^{-1}$)	0.129 ± 0.056	0.116 ± 0.049	0.143 ± 0.060
	RU_g ($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$)	0.211 ± 0.076	0.205 ± 0.084	0.265 ± 0.108
Mâle	n	26	29	47
	CL (mm)	18.15 ± 2.39	19.22 ± 2.12	18.44 ± 2.62
	M (g)	4.21 ± 1.66	4.83 ± 1.64	4.48 ± 1.79
	RU_{ind} ($\mu\text{mol h}^{-1}$)	0.589 ± 0.396	0.538 ± 0.261	0.699 ± 0.400
	RU_g ($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$)	0.135 ± 0.070	0.114 ± 0.044	0.152 ± 0.074
Femelle	n	24	24	17
	CL (mm)	25.55 ± 1.65	24.92 ± 1.66	25.46 ± 1.40
	M (g)	10.52 ± 1.73	9.83 ± 1.81	10.71 ± 1.73
	RU_{ind} ($\mu\text{mol h}^{-1}$)	0.871 ± 0.447	1.051 ± 0.417	1.328 ± 0.335
	RU_g ($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$)	0.083 ± 0.039	0.114 ± 0.055	0.126 ± 0.035

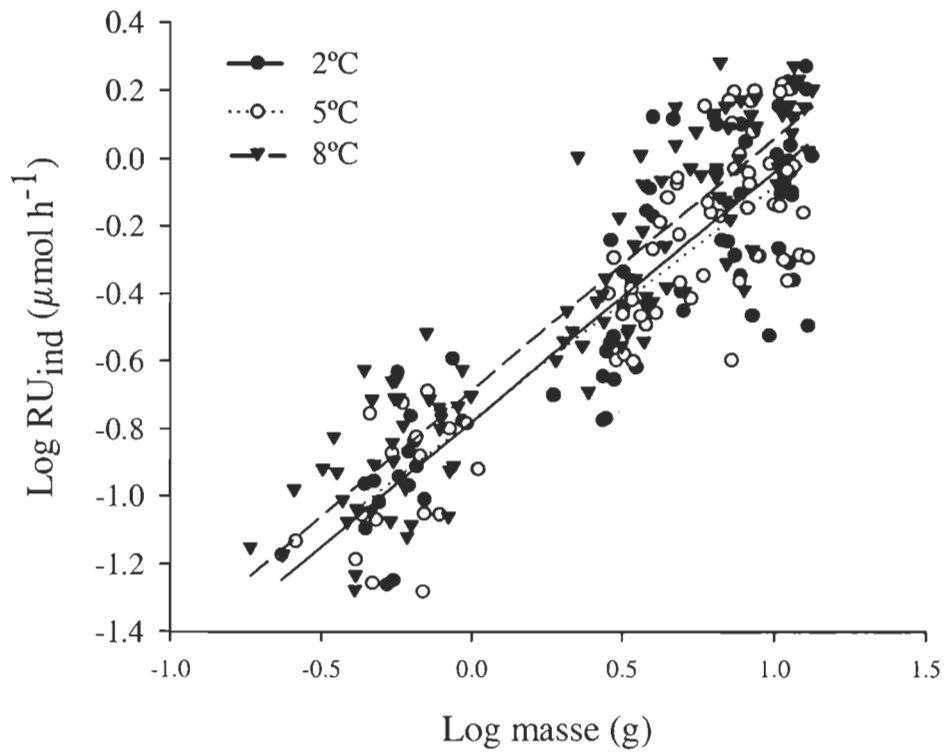


Figure 5.1 Relation linéaire entre RU_{ind} et la masse fraîche pour *P. borealis* à 2, 5 et 8°C.

Tableau 5.2 Coefficients de régressions des relations entre RU_{ind} et la masse fraîche pour *P. borealis* à 2, 5 et 8°C (transformation logarithmique des données). L'effectif (n), la pente (b), l'ordonnée à l'origine (a), niveau de significativité (p) et le coefficient de détermination sont présentés pour chaque régression.

Température	n	b	a	p	r ²
2°C	66	0.692	- 0.775	p < 0.0001	0.73
5°C	71	0.741	- 0.780	p < 0.0001	0.80
8°C	102	0.750	- 0.690	p < 0.0001	0.84

Tableau 5.3 Modèle de régression multiple par étapes mettant en relation le taux d'excrétion d'azote ammoniacal par individu (RU_{ind}) à la masse (M) et à la température (T) ($n = 238$) pour *P. borealis*. Pour chaque variable, le coefficient, l'erreur standard (SE) du coefficient, la valeur de F, et le niveau de probabilité (p) sont présentés. Les coefficients de détermination du modèle (r^2 modèle) ainsi que les coefficients partiels de détermination (r^2 partiel) sont également présentés.

	Coefficient	SE	F	p	r^2 partiel	r^2 modèle
Ordonnée à l'origine	-0.8474	0.0334	645.54	$p < 0.0001$		
Log M	0.7287	0.0239	931.08	$p < 0.0001$	0.7846	0.7846
T	0.0198	0.0050	15.64	$p = 0.0001$	0.0134	0.7980

Afin d'enlever l'effet de la taille, RU_{ind} est habituellement divisé par la taille de l'individu (RU_g) ce qui n'est pas suffisant pour éliminer complètement l'effet de celle-ci. Effectivement, RU_g diminuait linéairement (après transformation logarithmique) avec la masse à toutes les températures (Fig. 5.2 et tableau 5.4). Un taux d'excrétion pour une crevette de taille standard de 5 g a donc été calculé. Le taux d'excrétion standardisé, RU_{5g} , variait de 0.101 à 0.145 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ entre 2 et 8°C (Fig. 5.3). RU_{5g} a été significativement influencé par la température chez les femelles ($F_{2, 62} = 6.05$, $p = 0.0040$) avec une augmentation significative entre 2 et 8°C ($p < 0.05$). Aucun effet de la température n'a été détectée chez les juvéniles et les mâles.

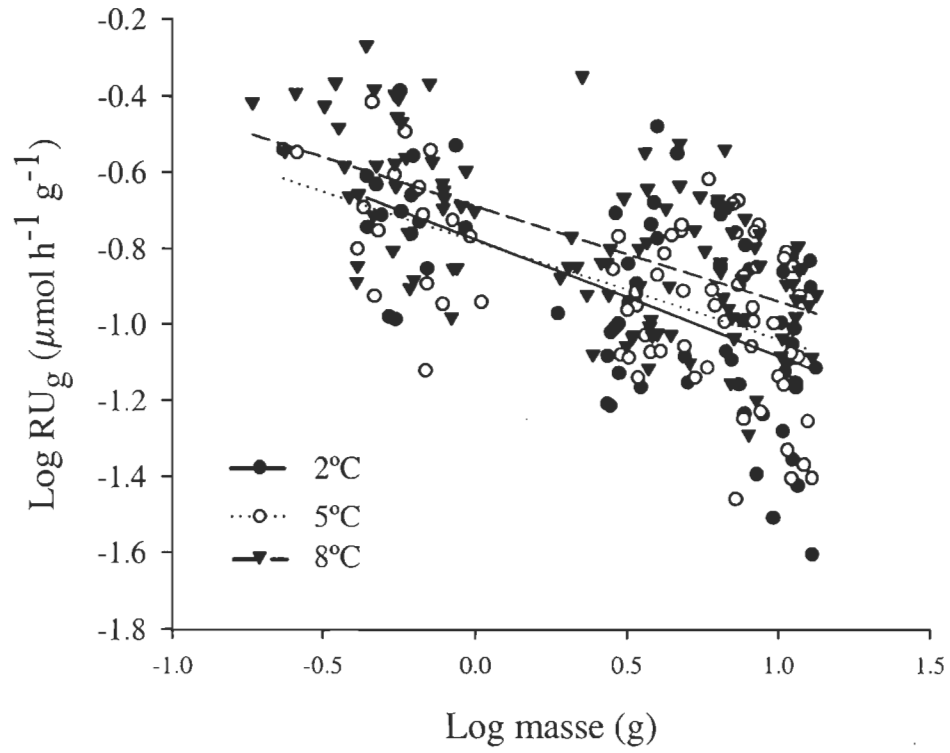


Figure 5.2 Relation linéaire entre RU_g et la masse fraîche pour *P. borealis* à 2, 5 et 8°C

Tableau 5.4 Coefficients de régression des relations entre RU_g et la masse fraîche pour *P. borealis* à 2, 5 et 8°C (transformation logarithmique des données). L'effectif (n), la pente (b), l'ordonnée à l'origine (a), le niveau de significativité (p) et le coefficient de détermination sont présentés pour chaque régression.

Température	n	b	a	p	r^2
2°C	66	- 0.308	- 0.775	$p < 0.0001$	0.34
5°C	71	- 0.259	- 0.780	$p < 0.0001$	0.32
8°C	102	- 0.253	- 0.690	$p < 0.0001$	0.38

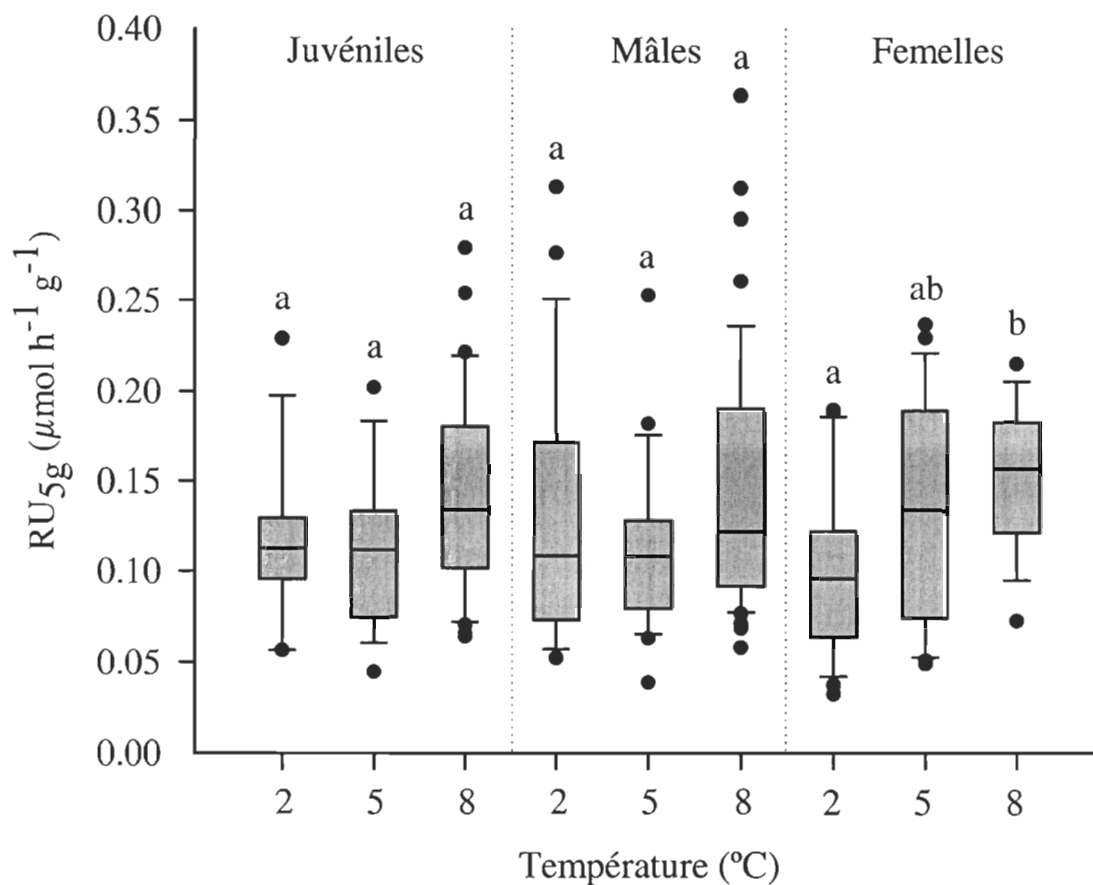


Figure 5.3 Taux d'excrétion standardisé (RU_{5g}) pour les juvéniles, mâles et femelles à 2, 5 et 8°C. Les « boîtes à moustaches » (box-plot) représentent la médiane entourée des 25^{ème} et 75^{ème} centiles. Les lignes verticales en dessous et au dessus des boîtes indiquent les 10^{ème} et 90^{ème} centiles. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures pour chaque stade de développement (Tukey, $p < 0.05$).

5.4 DISCUSSION

Les taux d'excrétion ammoniacal de *P. borealis* mesurés dans la présente étude représentent les premières mesures de ce paramètre chez cette espèce. Cette étude nous a permis d'obtenir le premier modèle décrivant les variations de l'excrétion en fonction de la taille et de la température pour cette espèce. La production mesurée peut être qualifiée de production de routine puisque les crevettes utilisées étaient à jeun ou avec différents niveaux de remplissage de leur estomac. Les résultats de production d'azote ammoniacal obtenus sont comparables à ceux rapportés dans d'autres études qui ont montré que cette production était dépendante de facteurs exogènes, telle la température, ou endogènes, telle la taille des organismes. D'ailleurs, la taille et la température semblent être les deux facteurs ayant la plus grande influence sur la production d'azote (Jobling, 1993). Dans cette étude, nous avons été en mesure d'estimer l'excrétion ammoniacale de juvéniles, mâles et femelles de *P. borealis* à trois températures (2, 5 et 8°C) couvrant la gamme moyenne de température où l'on retrouve habituellement cette espèce dans le Golfe et l'Estuaire du St. Laurent. Notre modèle permet d'expliquer plus de 79% de la variabilité dans le taux d'excrétion ammoniacal pour des crevettes couvrant une grande gamme de taille. Les variations du taux d'excrétion s'expliquent principalement par la taille des crevettes (78%), alors que la température n'explique qu'une faible partie de cette variabilité (1.34%).

Un effet significatif important de la taille sur la production d'azote ammoniacal des crevettes a été observé. La production moyenne des femelles d'une masse ~ 9.8-10.7 g était

de 9 à 10 fois plus élevée que les juvéniles d'une masse ~ 0.6 g. Les relations allométriques entre l'excrétion ammoniacale et la masse des crevettes aux trois températures indiquent que cette excrétion varie selon un coefficient de 0.73 avec la masse et que ce coefficient est indépendant de la température. Carvalho et Phan (1997) ont trouvé un coefficient allométrique de 0.88 pour une crevette du Brésil, *Xiphopenaeus kroyeri* (Penaeidae) chez des individus se trouvant dans les mêmes gammes de masse (0.5 à 15 g) que les crevettes utilisées dans la présente étude. De plus, ils ont montré que ce coefficient ne variait pas significativement avec la température. Une relation entre l'excrétion d'ammoniaque et la masse des crevettes avec un coefficient allométrique de 0.53 a également été déterminée pour *Penaeus chinensis* à 25°C (Chen *et al.*, 1991). Pour *Macropetasma fricanus*, une relation significative entre la masse et l'excrétion a également été démontrée à plusieurs températures (15 à 25°C) avec des coefficients allométriques allant de 0.83 à 0.87 (Cockcroft et McLachlan, 1987) mais qui, comme dans la présente étude, sont similaires d'une température à l'autre. Chez *Macrobrachium rosenbergii*, le coefficient allométrique se situe entre 0.68 et 0.77 dépendant du régime alimentaire des individus (Nelson *et al.*, 1977a).

Nos valeurs d'excrétion ammoniacale pour chacun des stades de développement se comparent à quelques données de la littérature. Le taux d'excrétion ammoniacal d'une crevette estuarienne, *Crangon franciscorum*, a été mesuré sur des individus de 0.228 g en moyenne, à jeun, à 18°C et à 20 ‰ de salinité (Nelson *et al.*, 1979). L'excrétion était environ 2 fois supérieure à celle de nos juvéniles les plus petits à 8°C (0.1841-0.9957 g).

Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que *C. franciscorum* est élevée à des températures plus chaudes et à une salinité inférieure à celles utilisées dans la présente expérience. L'excrétion permet le rejet des déchets métaboliques, mais les ions ammonium sont également utilisés dans les échanges ioniques branchiaux pour les processus d'osmo-iono-régulation (Regnault, 1987; Diaz *et al.*, 2001). La salinité, de par son impact sur les processus osmorégulateurs de l'animal, a un effet significatif sur l'excrétion ammoniacale (Regnault, 1984; Quarmby, 1985; Regnault, 1987; Chen et Lai, 1993; Diaz *et al.*, 2001; Re *et al.*, 2004). Ceci rend donc les comparaisons difficiles entre des espèces vivant dans des conditions différentes. Chez le crabe, *Paralomis granulosa*, les taux d'excrétion obtenus à 8°C pour des mâles adultes ($0.147 \mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$) sont très similaires aux valeurs observées chez les femelles de plus grande taille à 8°C (Comoglio *et al.*, 2005) même si les crabes pesaient autour de 300 g. Une autre étude sur des juvéniles de crabe des neiges ($0.040\text{--}4.069 \text{ g}$), *Chionoecetes opilio*, entre -1.5 et 3°C donne des valeurs de production d'azote ammoniacal se situant entre 0.15 et $0.22 \mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ (Gravel, 2002), ce qui est comparable à nos valeurs pour les juvéniles et les mâles de *P. borealis*. Une étude a également été réalisée sur la crevette tachetée, *Pandalus platyceros* de l'est du Pacifique, une espèce appartenant au même genre que *P. borealis* (Quarmby, 1985). Pour les plus petits mâles (0.57 g), l'excrétion ammoniacale se situait entre 0.05 et $3.5 \mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ pour des températures entre 2.5 et 9°C. L'excrétion ammoniacale se situait entre 0.3 et $8.2 \mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ et entre < 0.1 et $2.5 \mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ pour les mâles plus gros (4.54 g) et les femelles (10.5 g), respectivement. Pour les faibles températures, les valeurs d'excrétion pour *P. platyceros*

sont comparables à celle observées dans notre étude. Lors de cette étude, les auteurs n'ont fait qu'une mesure par crevette alors que les mesures que nous avons effectuées ont montré que le taux d'excrétion des crevettes peut être grandement influencé par le stress en début d'expérimentation. En effet, nos valeurs d'excrétion lors des deux premiers relevés (omis dans le calcul) étaient plus de 3 fois supérieures aux valeurs précédentes. De plus, les individus n'ont été acclimatés à la température expérimentale que de 3 à 5 jours avant le début de l'expérience. Dans cette étude, les crevettes ont été nourries avec des moules, *Mytilus edulis* et élevées à une salinité légèrement inférieure (26.5 ‰) à celle de la présente étude. Il est bien documenté que le régime alimentaire (surtout la teneur en protéines) ainsi que la salinité (phénomènes osmotiques) ont une grande influence sur l'excrétion ammoniacale des individus (Quarmby, 1985; Regnault, 1987). Ces différences dans la procédure et les conditions expérimentales employées par Quarmby (1985) pourraient expliquer les différences dans les résultats. Cette étude sur *P. platyceros* a tout de même démontré une augmentation de l'excrétion ammoniacale avec la température. Par contre, aucun effet significatif de la température sur l'excrétion chez les crevettes de plus faible taille (i.e. mâles de taille équivalente aux juvéniles de la présente étude) n'a été observé. Dans notre étude, l'excrétion était influencée de façon plus marquée par la température chez les femelles que chez les juvéniles.

Les taux de production azotée ont été mesurés sur *Litopenaeus vannamei* à différentes températures (24, 28 et 32°C) et différentes salinités (10, 25 et 40 ‰) (Jiang *et al.*, 2000). Une augmentation significative de l'excrétion a été observée avec

l'augmentation de la température. Cette étude a révélé que de 61 à 84% de l'excrétion azotée totale était constituée d'azote ammoniacal mais qu'une part non négligeable (de 15 à 33%) était constituée d'azote organique dissous (principalement constitué d'urée et d'acide aminés libres) (Regnault, 1987). La température avait un effet significatif non pas sur le taux de production d'azote organique dissous mais sur la proportion d'azote par rapport à l'azote total dosé (Jiang *et al.*, 2000). Il serait donc intéressant de mesurer les autres composantes azotées produites par le métabolisme de *P. borealis*.

Nous avons noté une grande variabilité dans nos données d'excrétion avec des écarts types pouvant atteindre jusqu'à 50% des valeurs de RU_g (Tableau 5.1). Effectivement, chez les organismes ayant un patron circadien d'activité, l'heure du jour peut jouer un rôle sur le niveau d'activité et ainsi, sur l'excrétion d'azote (Dall et Smith, 1986). Les prélèvements pour les mesures de production d'azote étaient toujours effectués aux mêmes moments de la journée. De plus, toutes les crevettes avaient un niveau d'activité minimal, la taille des incubateurs limitant le mouvement des crevettes. Cette variabilité pouvant être un résultat intrinsèque à l'espèce et au type de variable étudié, pourrait également être le reflet de problèmes liés à la standardisation du stade de mue au moment où les individus ont été testés (Carvalho et Phan, 1997; 1998). Effectivement, il a été démontré que l'excrétion augmentait juste au moment de la mue pour la crevette *Xiphopenaeus kroyeri* (Carvalho et Phan, 1998). D'autre part, il a été montré par Holmes *et al.* (1999) que la méthode de dosage classique au bleu d'indophénol s'avérait moins précise lorsque les concentrations mesurées sont très petites comme pour *P. borealis* ($< 5 \mu\text{mole l}^{-1}$). Il serait intéressant de

mesurer RU de *P. borealis* avec une meilleure précision en utilisant des réactifs différents tels que le salicylate-hypochlorite (Bower et Holm-Hansen, 1980) ou un mélange d'orthophtaldialdéhyde, de sulfite de sodium et de borate de sodium (Holmes *et al.*, 1999).

L'augmentation de RU_{5g} entre 2 et 8°C chez les juvéniles et les mâles était faible et non significative par rapport à celle observée chez les femelles (52%). L'excrétion étant très dépendante du régime alimentaire et de l'état de jeûne des animaux (Dall et Smith, 1986; Regnault, 1987; Comoglio *et al.*, 2005). Comme il était difficile de s'assurer que toutes les crevettes avaient mangé au moment du transfert dans les incubateurs, il est possible que le mélange d'individus avec différents états nutritionnels (différents niveaux de remplissage stomacal) ait entraîné une certaine variabilité dans nos valeurs d'excrétion ammoniacale. De ce fait, il est possible que cette variabilité ait influencé et même masqué l'impact de la température sur RU_{5g} . Des expériences complémentaires avec standardisation des stades de mue et des niveaux d'alimentation des crevettes au moment de l'expérience seraient très utiles. Cependant, dans l'optique de la constitution d'un bilan énergétique qui veut modéliser les dépenses métaboliques de routine dans une population de crevette, il apparaît raisonnable d'utiliser les valeurs moyennes de RU_{5g} et RU_g puisqu'elles sont représentatives de la production générale dans les bassins d'élevage.

CHAPITRE 6: BILAN ÉNERGÉTIQUE DE *PANDALUS BOREALIS*

6.1 INTRODUCTION

Toute l'énergie acquise par un individu à travers la consommation de nourriture est ultimement utilisée ou perdue que ce soit dans les processus métaboliques, à travers l'excrétion ou l'égestion, ou la synthèse de nouveaux tissus. La bioénergétique traite des taux d'acquisition, de transformation, de pertes et d'utilisation de l'énergie pour le fonctionnement des organismes.

Le bilan énergétique des crevettes peut être défini de la façon suivante (Lucas, 1993) :

$$C = RMR + RU + P + P_E + F \quad (1)$$

où C représente le taux de consommation de nourriture, P la portion de l'énergie incorporée dans la synthèse de tissus, P_E l'énergie investie dans la production de l'exuvie, RMR, la portion de l'énergie utilisée dans les dépenses métaboliques de routine via la respiration (dépenses moyennes pour un animal s'alimentant et ayant un niveau d'activité "typique"), RU, la portion de l'énergie perdue sous forme d'excrétion et F, la portion non absorbée de l'énergie ingérée qui est rejetée sous forme de fèces.

L'estimation directe de la consommation de nourriture chez un crustacé comporte certaines difficultés. Pour s'alimenter, les crevettes vont manipuler et broyer avec leurs pièces buccales leur nourriture. Ainsi, une fraction de la nourriture captée par l'animal sera réduite en particules et non ingérée. Dans la présente étude, la consommation brute (C) des crevettes a été mesurée (Chapitre 4), les fragments de proie perdus lors de la consommation

n'ayant pu être quantifiés. L'apport énergétique réel serait en fait représenté par la quantité de nourriture qui, par unité de temps, pénètre dans le tube digestif de l'organisme. Cette quantité serait définie par :

$$I = C - G \quad (2)$$

où I est l'énergie ingérée, et G la fraction de la nourriture perdue lors de la manipulation et du broyage des proies.

Dans l'équation (1), RMR peut être exprimé de la façon suivante :

$$RMR = SMR + SDA + AMR \quad (3)$$

où SMR représente le métabolisme standard, SDA le coût énergétique relié à la digestion et AMR le coût énergétique dû à l'activité.

La production (P) représente l'accumulation de nouveaux tissus de l'animal. Cette production peut se décomposer de la façon suivante :

$$P = P_S + P_R \quad (4)$$

où P_S représente la production somatique, ou la croissance à proprement parler, et P_R l'énergie investie dans les gonades pour la reproduction, une composante absente chez les crevettes juvéniles.

En combinant les équations (1) à (4) nous obtenons l'équation générale suivante qui décrit les paramètres permettant d'évaluer la répartition de l'énergie chez un individu:

$$C = I + G = SMR + SDA + AMR + RU + P_S + P_R + P_E + F \quad (5)$$

Les données obtenues dans les sections précédentes ont été utilisées afin de calculer le bilan énergétique de crevettes juvéniles, mâles et femelles à 2, 5 et 8°C.

6.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les chapitres précédents ont permis de déterminer les composantes principales du bilan énergétique des juvéniles, mâles et femelles de *Pandalus borealis* à 2, 5 et 8°C. Ces composantes doivent être converties en gains ou dépenses énergétiques afin de caractériser les échanges d'énergie entre les crevettes et le milieu extérieur. Pour ce faire, toutes les mesures ont été exprimées en Joule par jour par gramme de crevette ($\text{J jour}^{-1} \text{g}^{-1}$).

6.2.1 Production

Les gains en masse des juvéniles, mâles et femelles réalisés durant un cycle de mue à chacune des trois températures expérimentales (Chapitre 3) ont été convertis en énergie. Les gains en énergie ont été obtenus à partir des contenus en eau des différents tissus des crevettes. En effet, des relations très fortes ont été observées entre le contenu en eau et en énergie chez la crevette nordique (Brillon *et al.*, 2005).

L'utilisation des relations entre le contenu en eau et la densité calorique obtenues par Brillon *et al.* (2005) a été validée par l'analyse de sous-échantillons des différents tissus. Les contenus en eau de tous les tissus ont été déterminés en séchant les échantillons jusqu'à une masse constante (± 0.0001 g) à 65°C. La différence entre la masse fraîche et la masse sèche a permis de calculer le contenu en eau des tissus (EAU, en % de la masse fraîche). Les densités énergétiques des différents tissus ont été obtenues par combustion des échantillons de tissu sec dans une bombe oxycalorimétrique (Parr, modèle 1261). L'acide benzoïque, d'un équivalent énergétique de 26.453 kJ g⁻¹, a été utilisé comme étalon pour la détermination des densités énergétiques des tissus (E ; kJ g_{frais}⁻¹). Les contenus énergétiques totaux de chaque tissu ont été obtenus en multipliant E par la masse totale fraîche du tissu.

Les sous-échantillons analysés pour chacun des tissus avaient des valeurs qui étaient à l'intérieur de l'intervalle de confiance des relations obtenues par Brillon *et al.* (2005). Les relations obtenues par Brillon *et al.* (2005) ont donc été utilisées pour déterminer les densités énergétiques de l'hépatopancréas (E_H), du muscle (E_M) et de la carcasse (E_C) à partir des contenus en eau de ces tissus (EAU_H, EAU_M, EAU_C, respectivement) :

$$\text{Hépatopancréas:} \quad E_H = -0.4524 \text{ EAU}_H + 38.792 \quad (6)$$

$$\text{Muscle:} \quad E_M = -0.2309 \text{ EAU}_M + 22.815 \quad (7)$$

$$\text{Carcasse:} \quad E_C = -0.1821 \text{ EAU}_C + 17.648 \quad (8)$$

Les crevettes ont été suivies sur un cycle complet de mue à chaque température (Chapitre 3). La différence entre le contenu en énergie somatique initial (ET_{Si} au début du

cycle de mue) et final (ET_{Sf} après la mue) des crevettes a permis de déterminer la composante P_S du bilan énergétique. Pour les adultes, ET_{Si} a été mesuré à partir de la masse initiale des crevettes. Les crevettes adultes étaient pesées 15 jours après une 1^{ère} mue. À partir de la masse mesurée sur chaque crevette, une masse et un contenu en eau ont été estimés pour chaque organe à partir des échantillonnages initiaux (Tableau 3.3). Ainsi, en utilisant les relations entre les contenus en eau et les densités énergétiques pour chaque tissu, il a été possible d'évaluer le contenu énergétique de chacun d'eux et, par sommation, le contenu en énergie somatique total ET_{Si} . A la fin du cycle de mue, les crevettes étaient disséquées et les masses et contenus en eau étaient mesurés pour chaque organe. Ainsi, ET_{Sf} pour chaque crevette a été calculé par la somme de l'énergie totale contenue dans l'hépatopancréas, le muscle et la carcasse.

Pour les juvéniles, ET_{Si} a été déduite à partir de la taille de l'exuvie des crevettes recueillie après la mue, à la fin du cycle d'intermue. La masse totale des juvéniles qui n'ont pas été pesés au début de la période d'intermue a été calculée à partir de la relation entre la masse et la longueur de céphalothorax établie pour le groupe témoin [$\text{Log}(M) = -3.103 + 2.882 \text{ Log}(CL)$]. En raison de leur faible taille, une grande proportion des individus n'ont pas été disséqués à la fin de l'expérience sur la croissance. Une densité énergétique moyenne a plutôt été déterminée sur un sous-échantillon de 45 juvéniles entiers de *P. borealis*. Une densité énergétique moyenne de $4060 \pm 610 \text{ J g}_{\text{frais}}^{-1}$ a été déterminée par calorimétrie comme décrit précédemment. À la fin de l'expérience de croissance, tous les juvéniles ont été pesés. Leur masse fraîche a été multipliée par la densité énergétique

moyenne ($4060 \text{ J g}_{\text{frais}}^{-1}$) afin d'obtenir ET_{Sf} pour chaque juvénile.

La production somatique (P_S ; $\text{J jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$) a été calculée par le gain relatif en énergie (par g de masse initiale fraîche de la crevette, M_i) sur une période d'intermue (IP en jours):

$$P_S = (ET_{Sf} - ET_{Si}) / IP / M_i$$

Une relation similaire entre la densité énergétique des gonades (E_G) et leur contenu en eau (EAU_G) a été établie pour les gonades des mâles et des femelles à partir d'un sous-échantillon ($n = 40$). La relation suivante a été utilisée pour les deux sexes :

$$\text{Gonades} \quad E_G = -0.288 EAU_G + 27.603 \quad (r^2 = 0.99) \quad (9)$$

Contrairement aux autres tissus des crevettes, seule la masse des gonades a été mesurée lors de l'échantillonnage à la fin du cycle de mue. Pour pouvoir utiliser la relation (9) et obtenir la densité énergétique des gonades, EAU_G a été déterminée grâce à une relation entre l'indice gonado-somatique (GSI en %) et EAU_G provenant de mâles et de femelles. Les conditions expérimentales ayant permis d'obtenir une large gamme de valeurs dans les GSI et EAU_G , un sous-échantillon de gonades représentatif de cette gamme de valeur a été analysé afin d'en déterminer les densités énergétiques (E_G). L'équation suivante décrit cette relation ($n = 106$, $p < 0.0001$; $r^2 = 0.83$) :

$$EAU_G = 41.14 + 47.94 e^{(-0.46 \text{ GSI})} \quad (10)$$

Un échantillonnage sur un groupe témoin constitué de mâles et femelles a également été réalisé au début de l'expérience sur la croissance afin de déterminer les contenus en eau

moyen initiaux pour l'hépatopancréas, le muscle, la carcasse et les gonades (Tableau 6.1). La masse relative moyenne (% de la masse somatique) de chacun des organes (Tableau 3.3) a également été déterminée.

Lors de l'expérience sur la croissance, des groupes de crevettes ont été gardés séparément dans les mêmes conditions expérimentales afin de mesurer l'énergie contenue dans les gonades au début et à la fin de la période de maturation. Pendant cette expérience réalisée en 2003, des crevettes mâles et femelles ont été élevées individuellement à 2, 5 et 8°C (Chapitre 3). La taille (CL) et la masse (M) des crevettes ainsi que le stade de maturité initial ont été notés au moment du transfert des crevettes dans les paniers en juillet 2003. Les crevettes ont toutes été sacrifiées en septembre 2003 avant la mue et la reproduction, alors que les premières pontes étaient observées chez les femelles maintenues à 8°C. À ce moment, la masse totale et la masse des gonades ont été notées. De plus, le contenu en eau des gonades a été mesuré comme décrit précédemment. Pour chaque crevette, la masse et le contenu en eau initiaux des gonades ont été déduits à partir de la masse initiale de la crevette et des valeurs moyennes de GSI et de contenu en eau des gonades déterminées sur le groupe témoin initial (Chapitre 3).

Toutefois, lors de la mesure de l'investissement reproducteur des femelles, les œufs ont pu être récupérés dans certains cas avant la fin de leur développement en raison de la variabilité dans la date de ponte des femelles. Donc, certaines valeurs de P_R seraient sous-estimées. Dans le but d'obtenir une meilleure estimation de P_R chez les femelles, la fécondité et le contenu énergétique des œufs de femelles *P. borealis* mesurés par Brillon *et*

al. (2005) ont été utilisés (Tableau 6.2) pour les calculs. Cette étude a été réalisée dans le même montage expérimental, aux mêmes températures et en utilisant le même régime alimentaire.

L'investissement reproducteur des mâles (P_R ; $J \text{ jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$) a été calculé par :

$$P_R = 1000 \times (ET_{Gf} - ET_{Gi}) / IP / M_i$$

où ET_{Gi} et ET_{Gf} représentent les contenus énergétiques totaux des gonades en début (ET_{Gi} ; masse initiale des gonades x E_G initial des gonades) et fin de maturation (ET_{Gf} ; masse finale des gonades x E_G final des gonades), IP la durée moyenne d'intermue (jours) et M_i , la masse initiale de la crevette (g).

L'investissement reproducteur des femelles (P_R ; $J \text{ jour}^{-1} \text{ g}^{-1}$) a été calculé par :

$$P_R = FEC \times ET_{\text{oeuf}} / IP / M_i$$

où FEC représente le nombre total d'œufs pondus par une femelle, ET_{oeuf} représente le contenu énergétique total d'un œuf, IP la durée moyenne d'intermue (jours) et M_i , la masse initiale de la crevette (g) (Tableau 6.2).

Tableau 6.1 Contenus en eau moyens (%) initiaux et finaux des différents tissus pour les mâles et les femelles aux trois températures expérimentales. Les valeurs moyennes et les écart-types sont présentés et les effectifs indiqués entre parenthèses.

		Hépatopancréas	Muscle	Carcasse	Gonades
Initial					
Mâles	2°C	40.54 ± 11.34 (26)	76.79 ± 1.52 (24)	73.11 ± 2.62 (26)	84.19 ± 5.75 (7)
	5°C	39.01 ± 7.81 (23)	77.93 ± 0.93 (24)	75.10 ± 2.64 (23)	84.55 ± 2.93 (7)
	8°C	43.29 ± 11.45 (23)	78.03 ± 0.63 (24)	74.22 ± 1.75 (23)	84.88 ± 3.05 (7)
Femelles	2°C	50.61 ± 17.08 (23)	77.73 ± 0.93 (23)	73.36 ± 1.56 (23)	66.44 ± 9.42 (13)
	5°C	39.47 ± 6.18 (24)	77.29 ± 0.61 (25)	72.77 ± 4.43 (25)	60.26 ± 14.70 (9)
	8°C	43.89 ± 8.98 (26)	77.39 ± 0.60 (26)	73.49 ± 1.72 (26)	71.92 ± 6.45 (15)
Final					
Mâles	2°C	54.18 ± 11.73 (47)	78.42 ± 3.20 (48)	74.87 ± 5.07 (48)	82.52 ± 4.86 (3)
	5°C	47.94 ± 9.70 (45)	78.01 ± 0.65 (45)	73.54 ± 1.41 (45)	82.29 ± 5.55 (9)
	8°C	49.72 ± 10.89 (49)	78.08 ± 1.97 (49)	74.03 ± 3.82 (49)	79.30 ± 3.69 (6)
Femelles	2°C	50.24 ± 11.35 (49)	78.31 ± 1.12 (49)	76.24 ± 4.48 (49)	76.92 ± 2.95 (11)
	5°C	45.77 ± 8.72 (44)	77.92 ± 0.50 (44)	74.36 ± 1.38 (44)	78.59 ± 1.59 (7)
	8°C	47.00 ± 7.74 (46)	77.03 ± 5.70 (46)	74.65 ± 1.19 (46)	77.32 ± 4.66 (12)

Note : les données de ce tableau proviennent de l'expérience 2 décrite au Chapitre 3.

Tableau 6.2 Longueur de céphalothorax (CL) et masse initiale (M_i) des crevettes femelles suivies de juillet à septembre 2003 lors d'une expérience sur la mesure de l'investissement reproducteur (P_R). La durée d'intermue (IP) provient des valeurs moyennes obtenues lors de l'expérience sur la croissance (Chapitre 3). La fécondité, FEC (en nombre d'œufs par femelle) et les valeurs énergétiques par œuf ($ET_{\text{œuf}}$) sont tirées de Brillon *et al.* (2005).

	2°C	5°C	8°C
CL (mm)	26.26	26.87	25.74
M_i (g)	10.66	11.46	10.1
IP (jour)	120.2	81.1	65.4
FEC	1739	1840	1652
$ET_{\text{œuf}}$ (J œuf ⁻¹)	8.55	8.30	8.11
P_R (J jour ⁻¹ g ⁻¹)	11.60	16.44	20.29

L'énergie contenue dans l'exuvie et perdue lors de la mue a été estimée à partir de l'échantillonnage des crevettes lors de l'expérience sur la croissance (Chapitre 3). Pendant cette expérience, les exuvies étaient récoltées après la mue et la masse sèche (M_{ES}) était déterminée sur chacune d'elle (± 0.0001 g). Les densités énergétiques d'un sous-échantillon d'exuvies sèches ($n = 13$) couvrant la gamme de taille des juvéniles et adultes ont permis de déterminer une densité énergétique (E_{EG}) moyenne de 6.91 ± 0.50 kJ g⁻¹ d'exuvie sèche. La perte d'énergie associée à la mue (P_E ; J jour⁻¹ g⁻¹) a donc été calculée par :

$$P_E = 1000 \times M_{ES} \times E_{EG} / IP / M_i$$

où M_{ES} est la masse sèche de l'exuvie de chaque crevette, E_{EG} la densité énergétique moyenne d'une exuvie sèche, IP la durée moyenne d'intermue et M_i la masse initiale de la crevette.

6.2.2 Excrétion ammoniacale

L'excrétion (RU_g) a été mesurée individuellement sur des crevettes juvéniles, mâles et femelles ($\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$) à chacune des trois températures expérimentales (Tableau 6.3). Les valeurs ont été converties en équivalent énergétique en multipliant RU_g par 24 afin d'obtenir une mesure d'excrétion sur une journée et par le coefficient calorique de l'ammoniaque, qui est de 0.3499 J $\mu\text{mol h}^{-1}$ (Brafield 1985 dans Lucas 1993).

Tableau 6.3 Consommation de nourriture (*Euphausia pacifica*) C_g , excrétion RU_g , métabolisme standard, SMR_g et de routine, RMR_g des juvéniles, mâles et femelles de *P. borealis* à 2, 5 et 8°C. Les valeurs moyennes et les écart-types sont présentées.

	2°C	5°C	8°C
Juvéniles			
C_g (g jour ⁻¹ g ⁻¹)	0.016 ± 0.012	0.039 ± 0.025	0.052 ± 0.026
RU_g (μmol h ⁻¹ g ⁻¹)	0.211 ± 0.076	0.205 ± 0.084	0.265 ± 0.108
SMR_g (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.096 ± 0.032	0.160 ± 0.048	0.210 ± 0.076
RMR_g (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.134 ± 0.046	0.218 ± 0.063	0.267 ± 0.086
Mâles			
C_g (g jour ⁻¹ g ⁻¹)	0.006 ± 0.005	0.010 ± 0.009	0.010 ± 0.008
RU_g (μmol h ⁻¹ g ⁻¹)	0.135 ± 0.070	0.114 ± 0.044	0.152 ± 0.074
SMR_g (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.042 ± 0.015	0.053 ± 0.012	0.069 ± 0.014
RMR_g (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.054 ± 0.019	0.066 ± 0.012	0.092 ± 0.021
Femelles			
C_g (g jour ⁻¹ g ⁻¹)	0.008 ± 0.006	0.013 ± 0.014	0.022 ± 0.017
RU_g (μmol h ⁻¹ g ⁻¹)	0.083 ± 0.039	0.114 ± 0.055	0.126 ± 0.035
SMR_g (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.023 ± 0.004	0.038 ± 0.008	0.048 ± 0.005
RMR_g (mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.030 ± 0.005	0.050 ± 0.011	0.061 ± 0.005

6.2.3 Métabolisme

Le métabolisme standard (SMR_g) et de routine (RMR_g) ont été mesurés individuellement sur des crevettes (en $mg\ O_2\ h^{-1}\ g^{-1}$) à chacune des trois températures expérimentales pour tous les stades de développement (Tableau 2). Du fait de la difficulté liée à la mesure du métabolisme actif des crevettes, AMR n'a pu être déterminé lors de nos expériences. Une expérience a été réalisée dans le but de quantifier SDA (Chapitre 1), mais le fait de ne pas pouvoir observer la crevette en train de s'alimenter ne nous a pas permis d'avoir la certitude que les variations dans la respiration des crevettes suite au transfert dans les respiromètres étaient liées au coût de la digestion. SDA et AMR ont donc été combinés dans le métabolisme de routine ($SDA+AMR=RMR-SMR$). Les dépenses énergétiques liées au métabolisme ont été calculées à partir du métabolisme par unité de masse obtenu dans le deuxième chapitre. RMR_g et SMR_g sont multipliés par 24 afin d'avoir la dépense sur une journée et par le coefficient oxycalorique de l'oxygène, $13.77\ J\ mg^{-1}\ O_2$. Ce coefficient assume un quotient respiratoire pour *P. borealis* de 0.75 (Elliott et Davison, 1975; Lucas, 1993).

6.2.4 Consommation de nourriture

La consommation de nourriture (C_g en g de proies consommée par jour par g frais de crevette) a été mesurée individuellement sur les trois stades de crevettes à chacune des

trois températures expérimentales (Tableau 6.3). La densité énergétique du krill du Pacifique, *E. pacifica*, déterminée avec un oxycalorimètre, était de 4640 J g^{-1} . C_g a été multipliée par cette valeur afin d'obtenir la consommation de nourriture en équivalent énergétique (C en $\text{J jour}^{-1} \text{g}^{-1}$).

6.2.5 Production de fèces

L'égestion, ou la production de fèces suite à un nourrissage (F), n'a pu être mesurée du fait de la forte solubilité des fèces dans l'eau de mer. D'après la littérature, cette composante est fortement liée au régime alimentaire des individus (Romero *et al.*, 2006) et de nombreuses études ont calculé l'égestion sur des crevettes d'eau chaude nourries à partir de moulée. Nous avons donc sélectionné des valeurs provenant d'une étude où l'espèce de crevette était détritivore comme *P. borealis* (Qasim et Easterson, 1974) et d'une étude où l'expérience a été menée sur un crabe mais dans la même gamme de températures que pour *P. borealis* (Paul et Fuji, 1989). Chez la crevette tachetée *Metapenaeus monoceros* (CL 14 à 20 mm), F représentait de 3 à 6% de la consommation de nourriture (Qasim et Easterson, 1974) alors que chez le crabe *Chionoecetes bairdi*, la production de fèces était égale à 5% de la consommation de nourriture. Sur la base de ces études, nous avons choisi d'utiliser une valeur de 5% de la consommation de nourriture pour représenter la composante F du bilan énergétique.

6.2.6 Bilan énergétique

Les composantes du bilan énergétique calculées précédemment ont été utilisées afin de décrire les flux d'énergie pour les crevettes juvéniles, mâles et femelles aux différentes températures (2, 5 et 8°C) selon l'équation (5) (Tableau 6.4).

Les gains et les dépenses énergétiques ont été exprimés de façon relative en pourcentage de la consommation de nourriture (C). Nous avons calculé une énergie excédentaire prédite (P prédite) en soustrayant de C toutes les dépenses énergétiques ainsi que les tissus éliminés (i.e. RMR, RU, F et PE). L'énergie excédentaire prédite qui devrait être utilisée pour la croissance et la reproduction a été comparée à la production effectivement réalisée (P réalisée) qui correspond à la somme de P_S et P_R . Les écarts entre P prédite et P réalisée ont été discutés afin d'évaluer la fiabilité des bilans énergétiques obtenus pour *P. borealis* à 2, 5 et 8°C.

6.3 RÉSULTATS

La consommation de nourriture moyenne des crevettes se situait entre 72 et 213 J jour⁻¹ g⁻¹ pour les juvéniles, entre 23 et 43 J jour⁻¹ g⁻¹ pour les mâles et entre 33 et 92 J jour⁻¹ g⁻¹ pour les femelles entre 2 et 8°C, respectivement (Tableau 6.4).

Les juvéniles allouaient entre 60 et 40% de leur énergie à RMR entre 2 et 8°C. Les mâles utilisaient plus de 56% de leur énergie pour le métabolisme alors que les femelles dépensaient seulement 22 à 30% de leur énergie pour RMR (Tableau 6.4). L'excrétion ammoniacale (RU) représentait de 1 à 5% de C chez les juvéniles, mâles et femelles (Tableau 6.4). La production d'exuvie, P_E , représentait de 2.7 à 7.3% de C.

Pour les mâles, P_R représentait moins de 0.5% de l'énergie consommée à toutes les températures alors que pour les femelles, P_R représentait 22, 30 et 35% de C à 2, 5 et 8°C, respectivement (Tableau 6.4).

L'énergie excédentaire prédite était supérieure à l'énergie effectivement retrouvée en production à toutes les températures pour les juvéniles et les femelles. Dans le cas des juvéniles P prédite était 3.2 à 4.5 fois supérieure à P réalisée. Pour les femelles, l'écart est moins élevé que pour les juvéniles avec une P prédite de 1.9 à 3.4 fois supérieure à P réalisée. Cependant, chez les mâles, P prédite était du même ordre de grandeur que P réalisée à 2 et 8°C. À 5°C, P prédite était 3.8 fois supérieure à P réalisé (Tableau 6.4).

Tableau 6.4 Composantes du bilan énergétique de *P. borealis* en J jour⁻¹ g⁻¹. La consommation de nourriture (C), l'excrétion ammoniacale (RU), le métabolisme standard (SMR) et de routine (RMR), les fèces (F), la production de l'exuvie (P_E), la production (P) somatique (P_S) et l'investissement reproducteur (P_R) sont présentés. Chaque composante du bilan énergétique est également représentée en pourcentage de C (parenthèses).

		2°C		5°C		8°C	
Juvéniles	C	71.92		160.08		213.44	
	RU	1.77	(2.46%)	1.72	(1.08%)	2.23	(1.04%)
	SMR	31.73	(44.12%)	52.88	(33.03%)	69.40	(32.51%)
	SDA+AMR	12.55	(17.45%)	19.16	(11.97%)	18.84	(8.83%)
	RMR	44.28	(61.57%)	72.04	(45.00%)	88.24	(41.34%)
	P _E	2.29	(3.18%)	4.30	(2.69%)	6.51	(3.05%)
	F	3.60	(5%)	8.00	(5%)	10.67	(5%)
P prédite	C-(RU+RMR+F+P _E)	19.98	(27.79%)	74.01	(46.24%)	105.79	(49.57%)
P réalisée	P _S	6.03	(8.92%)	16.33	(10.85%)	32.40	(16.15%)
Mâles	C	22.74		38.98		42.69	
	RU	1.13	(4.99%)	0.96	(2.46%)	1.28	(2.99%)
	SMR	13.88	(61.05%)	17.52	(44.95%)	22.8	(53.41%)
	SDA+AMR	3.97	(17.46%)	4.29	(11.01%)	7.60	(17.80%)
	RMR	17.85	(78.51%)	21.81	(55.95%)	30.40	(71.21%)
	P _E	1.43	(6.29%)	2.72	(6.98%)	2.13	(7.29%)
	F	1.14	(5%)	1.95	(5%)	2.16	(5%)
	P _S	-5.73		2.85	(7.31%)	4.30	(10.07%)
P _R	0.10	(0.44%)	0.14	(0.36%)	0.13	(0.30%)	
P prédite	C-(RU+RMR+F+P _E)	1.19	(5.21%)	11.54	(29.62%)	5.79	(13.51%)
P réalisée	P _S +P _R	-5.63		2.99	(7.67%)	4.43	(10.38%)

Tableau 6.4 (suite)

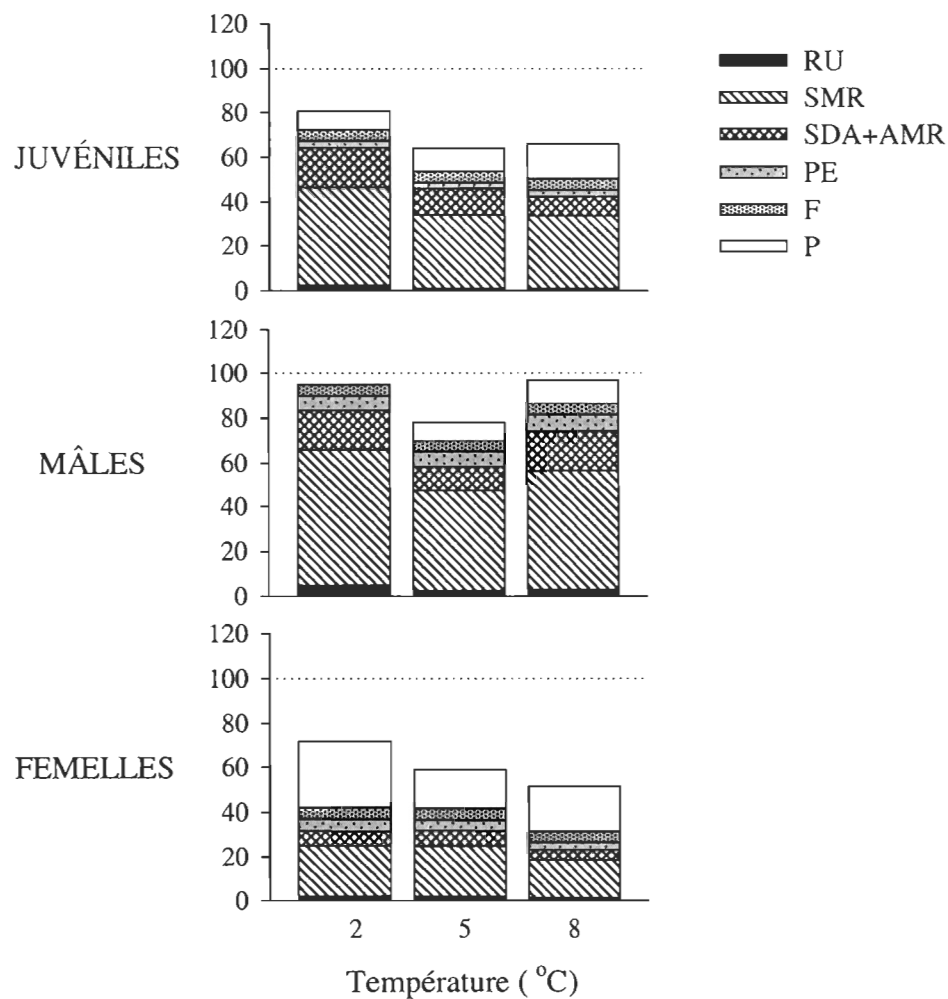
		2°C		5°C		8°C	
Femelles	C	33.41		54.75		92.34	
	RU	0.70	(2.09%)	0.96	(1.75%)	1.06	(1.15%)
	SMR	7.60	(22.75%)	12.56	(22.94%)	15.86	(17.18%)
	SDA+AMR	2.31	(6.91%)	3.96	(7.23%)	4.30	(4.66%)
	RMR	9.91	(29.66%)	16.52	(30.17%)	20.16	(21.83%)
	P _E	1.78	(5.33%)	2.58	(4.71%)	3.21	(3.48%)
	F	1.67	(5%)	2.74	(5%)	4.62	(5%)
	P _S	-1.71		-7.01		-1.88	
	P _R	11.60	(34.72%)	16.44	(30.03%)	20.29	(21.97%)
P prédite	C-(RU+RMR+F+P _E)	19.35	(57.92%)	31.96	(58.37%)	63.30	(68.55%)
P réalisée	P _S +P _R	9.89	(29.60%)	9.43	(17.22%)	18.41	(19.94%)

6.4 DISCUSSION

Cette étude représente une première détermination du bilan énergétique de la crevette nordique, *P. borealis*. De plus, alors que la plupart des bilans énergétiques calculés pour des crustacés se limitent à l'étude d'un stade ontogénique à une température (Klein Breteler, 1975; Foyle *et al.*, 1989; Sumule *et al.*, 2003) la présente étude a examiné les composantes du bilan énergétique chez tous les stades post-larvaires (juvénile, mâle et femelle) à trois températures différentes (2, 5 et 8°C).

L'analyse du bilan énergétique des crevettes indique que dans la plupart des cas, le métabolisme représente la plus importante allocation d'énergie. Effectivement, le métabolisme de routine représente de 20 à 80% de l'énergie ingérée selon les stades et les températures (Fig. 6.1). Ces résultats sont en accord avec la majorité des résultats retrouvés dans la littérature (Qasim et Easterson, 1974; Nelson *et al.*, 1977b; Paul et Fuji, 1989; Vernberg et Piyatiratitivorakul, 1998; Sumule *et al.*, 2003). La portion de l'énergie allouée à RMR tend à diminuer avec l'ontogénie du développement pour ne représenter que 20 à 30% de l'énergie ingérée chez les femelles. Effectivement, une diminution du métabolisme relatif à la masse avec l'augmentation de la taille a été observée (Tableau 2.2). Les crevettes semblent également allouer relativement moins d'énergie à RMR lorsque la température augmente. En effet, les juvéniles et les mâles diminuent la part représentant le métabolisme d'environ 1.4 fois entre 2 et 5°C.

Figure 6.1 Dépenses énergétiques des juvéniles, mâles et femelles de *P. borealis* à 2, 5 et 8°C. L'excrétion (RU), le métabolisme de routine représenté par le métabolisme standard (SMR), le coût de la digestion (SDA) ainsi que le coût de l'activité (AMR), la production d'exuvie (P_E), l'égestion (F) ainsi que la production totale (P) sont représentés comme des pourcentages de l'ingestion. Un bilan énergétique équilibré est représenté par la ligne pointillée.



La proportion de l'énergie investie dans le métabolisme semble diminuer entre 2 et 8°C suggérant un investissement plus important de l'énergie dans d'autres « puits » énergétiques telle que la croissance ou la reproduction. Effectivement, alors que le pourcentage de RMR diminue, la proportion de l'énergie investie dans P_S double entre 2 et 8°C pour les juvéniles (Tableau 6.3). Cependant chez les femelles, la diminution de l'énergie investie en métabolisme entre 2 et 8°C ne se traduit pas par un investissement plus important en production comme dans le cas des juvéniles et des mâles. Ces résultats sont en accord avec les résultats de Brillon *et al.* (2005) qui ont observé des niveaux de réserves énergétiques plus faibles chez des femelles ovigères maintenues à 8°C comparativement à 2 et 5°C.

L'excrétion ammoniacale (RU) représente moins de 5% de l'énergie consommée. Les taux d'excrétion observés sont comparables à ceux généralement mesurés chez d'autres crustacés (Nelson *et al.*, 1977b; Paul et Fuji, 1989; Storm et Pedersen, 2003; Sumule *et al.*, 2003). Globalement, RU représente un pourcentage relativement constant et faible de C. Ce pourcentage diminue avec la température et on note que RU représente une plus grande proportion de C à 2°C comparé à 5 ou 8°C. Ceci correspond à ce qui a été observé dans les chapitres précédents. En effet, la température n'avait pas d'impact significatif sur l'excrétion (Chapitre 5) alors que la consommation de nourriture augmentait significativement entre 2 et 8°C (Chapitre 4). Par conséquent, il est logique que la part de l'énergie investie dans RU diminue avec la température. Même si l'excrétion des matières azotés chez les crustacés produit majoritairement de l'ammoniaque, il reste qu'une faible

proportion pourrait être excrétée sous forme d'urée et que cette quantité pourrait varier dépendamment du stade, des conditions environnementales et du type d'aliments consommés (Regnault, 1987). L'impact possible d'une réévaluation de l'excrétion chez la crevette (i.e en dosant l'urée) serait d'augmenter légèrement les dépenses métaboliques liées à l'excrétion. Mais la part d'urée étant faible chez les crustacés (1-5 % de l'excrétion) (Regnault, 1987) et RU chez *P. borealis* représentant une part minime des dépenses énergétiques, des modifications des valeurs énergétiques de l'excrétion auraient un impact mineur sur les dépenses globales des crevettes.

La proportion de l'énergie consommée retrouvée en production somatique est faible chez les juvéniles et les mâles à 2°C comparée à la croissance à 5 et 8°C. Bien que la croissance chez les mâles soit positive, elle reste faible (Chapitre 3) et était probablement associée à une diminution de l'indice hépatho-somatique à plusieurs températures (Tableau 3.3). Effectivement, HSI baisse de 7.11 à 5.84% à 2°C expliquant peut-être une baisse du contenu énergétique chez les mâles à cette température. L'estimation du bilan énergétique donne un aperçu général de la répartition de l'énergie ingérée, chaque composante étant mesurée avec un certain terme d'erreur et contenant, de plus, de la variabilité biologique. Il n'est donc pas surprenant que certaines valeurs négatives de bilan énergétique aient été observées. Ces valeurs négatives pour P réalisée étaient considérées comme étant des valeurs de croissance faible ou nulles et indiquent que l'animal doit puiser dans ces réserves.

Chez les femelles, l'énergie investie en production se retrouve presque essentiellement dans l'investissement reproducteur (P_R) alors qu'elles investissent très peu en croissance ($P_S \leq 0$ aux trois températures). Les femelles investissent de 60 à 80 fois plus d'énergie dans la reproduction (P_R) que les mâles (Tableau 6.1). Nous avons déjà spécifié dans le Chapitre 2 qu'il n'y avait pas d'effet de sexe sur SMR, une fois l'effet de la taille pris en compte, et que les indices gonado-somatiques des femelles étaient significativement plus élevés que ceux des mâles aux mêmes températures (Chapitre 3). De ce fait, nous notons que les femelles investissent moins d'énergie dans le métabolisme et plus d'énergie dans la reproduction comparativement aux mâles. De plus, un effet significatif de la température a été observé sur P_R ($p = 0.0021$), avec des augmentations entre 2 et 5°C et entre 2 et 8°C (Tukey, $p < 0.05$). Cependant, la valeur la plus élevée de P réalisée observée chez les femelles à 8°C comparativement à 2°C n'indique pas nécessairement que cette température est avantageuse pour les femelles en terme de potentiel reproducteur. Effectivement, Brillon *et al.* (2005) ont montré que la taille des œufs, les réserves vitellines des embryons et les caractéristiques des larves (taille et contenu énergétique) étaient plus faibles à 8°C qu'à 2 et 5°C.

La perte d'énergie reliée à la mue (exuvie) représente de 3 à 7% de l'énergie totale consommée. Cette perte est faible et en accord avec d'autres données de la littérature. Les pertes d'énergie associées à la valeur énergétique de l'exuvie ont été estimées à 8-10% chez *Chionoecetes bairdi* (Paul et Fuji, 1989), autour de 5% chez *Marsupenaeus japonicus* (Sumule *et al.*, 2003) et 2% chez *Palaemonetes pugio* (Vernberg et Piyatiratitivorakul,

1998).

Ces premiers bilans énergétiques pour chacun des stades à 2, 5 et 8°C sont tous positifs avec dans l'ensemble des valeurs similaires entre P prédite et P réalisée pour les mâles à toutes les températures. Pour les juvéniles et les femelles, les écarts semblent indiquer soit que les dépenses énergétiques des individus ont été sous évaluées, soit que la consommation de nourriture a été surestimée.

Bien que le choix de la proie et de la méthode d'alimentation aient été faits de façon à minimiser les pertes de nourriture pendant l'alimentation, les valeurs de consommation de nourriture pourraient être surestimées. Effectivement, la quantité de proies ingérées était évaluée par comptage visuel. Or les pertes de nourriture sous forme de fines particules déchiquetées n'ont pu être évaluées. Paul et Fuji (1989) ont mesuré la consommation de nourriture chez des crabes (5-174 g) à jeun depuis 2 semaines en donnant des morceaux de crevettes ou de poisson préalablement pesés. Bien que les morceaux étaient suffisamment petits pour être entièrement consommés ces auteurs ont estimé que les pertes pouvaient représenter jusqu'à 6% de la nourriture consommée (Paul et Fuji, 1989). Dans la présente expérience, des essais préliminaires ont été menés avec le même type de nourriture. Cependant, l'immersion de morceaux de capelan dans l'eau salée a montré un gain trop important en masse fraîche (de 20 à 40%) dus à l'absorption d'eau. Afin d'éviter l'introduction d'un biais aussi important, nous avons opté pour le choix d'un aliment qui pouvait être consommé en entier. Un certain nombre d'études sur les Penaeidés ont déterminé la consommation de nourriture et le pourcentage de perte par déchiquetage

(Cuzon *et al.*, 1982; Smith *et al.*, 2002; Smith et Tabrett, 2004). Cependant, dans ces études une moule commerciale était utilisée pour l'alimentation, rendant les comparaisons avec notre étude difficiles. Par contre, une étude réalisée à l'aide d'une méthode de marquage au ^{14}C a démontré qu'une partie significative des proies (copépodes) était perdue dans le milieu environnant durant une expérience de nourrissage de l'amphipode *Calliopius laeviusculus* (Dagg, 1974). Cette perte de proies évaluée à un minimum de 25% serait proportionnelle à la taille et l'appétit du prédateur ainsi que la concentration de nourriture disponible. Une valeur moyenne unique de 25% de perte de la nourriture consommée n'est donc pas forcément adaptée à tous les stades de développement de la crevette et toutes les températures. Effectivement, si un gaspillage de 25% de la nourriture consommée semble réaliste pour les juvéniles à 5 et 8°C, il en est autrement pour les mâles aux trois températures où les bilans sont équilibrés à chaque température (Fig. 6.1). Il est donc évident que la quantité de nourriture réellement ingérée par les crevettes est surestimée dans notre étude et des valeurs de pertes de particules de nourriture pouvant aller jusqu'à 25% de C permettrait d'expliquer une grande partie de l'énergie excédentaire disponible chez les juvéniles et les femelles.

L'énergie excédentaire observée pourrait également être due à une sous-estimation de certaines dépenses énergétiques des individus tel que notre mesure de RMR, qui représente une des plus importantes dépenses chez les organismes. En effet, SDA et le coût de l'activité (AMR) n'ont pu être évalués avec précision. Aucune expérience n'a pu être réalisée pour quantifier le coût de l'activité, AMR. En effet, les mesures du métabolisme

étaient réalisées dans un espace confiné (respiromètre) qui limitait le mouvement des crevettes (sous-estimation de AMR) et SDA n'était pas nécessairement mesuré sur des crevettes ayant un niveau élevé de remplissage stomacal, certaines crevettes ayant été placées dans les respiromètres à jeun, alors que la consommation de celles ayant eu accès à de la nourriture était impossible à vérifier (sous-estimation de SDA). Alors que dans notre étude, SDA additionné de AMR représente de 5 à 17% de C, SDA à lui seul représentait 15% de l'énergie consommée chez les juvéniles de *Macrobrachium rosenbergii* (Nelson *et al.*, 1977b), 24% chez l'isopode *Ligia pallasii* (Clarke, 1983) et jusqu'à plus de 30% (Jobling, 1981; Sumule *et al.*, 2003) de l'énergie consommée chez *Marsupenaeus japonicus*. De façon générale, la valeur de RMR est considérée comme étant équivalente à 2 fois la valeur de SMR (Whiteley *et al.*, 2001; McCue, 2006). Une analyse du comportement habituel d'alimentation et d'activité des crevettes sur une période de 24h telle que réalisée pour *Penaeus esculentus* (Dall, 1986) aurait été nécessaire pour évaluer RMR de façon précise. Puisque dans les expériences de croissance, les crevettes ont été alimentées de façon à avoir de la nourriture à leur disposition continuellement, la valeur de SDA devrait être continuellement élevée (Rosas *et al.*, 1998; Whiteley *et al.*, 2001; Taylor et Peck, 2004; Romero *et al.*, 2006) et être supérieure à ce qui a été observé dans les respiromètres.

Il est possible que le niveau d'activité moyen diffère selon les conditions de température ambiante ou les stades de développement. Effectivement, les différents stades d'une même espèce n'ont pas forcément des niveaux d'activité équivalents (Hancock et Bunn, 1999). Par exemple, les mâles et les juvéniles de *P. borealis* semblent effectuer des

migrations verticales journalières plus importantes que les femelles. Les mâles font également des migrations verticales de plus grande amplitude que les juvéniles (Bergström, 2000). Le comportement et les dépenses liées au processus de la mue pourraient également être différents d'un stade de développement à l'autre. Il a été démontré que les juvéniles et les mâles de *P. borealis* vont muer plus souvent à 8°C qu'à 2°C (Chapitre 3) sur une année et que les coûts associés à la mue seront donc plus importants (Cockcroft et Wooldridge, 1985; Szaniawska, 1992). En effet, Carvalho et Phan (Carvalho et Phan, 1998) ont montré que *Xiphopenaeus kroyeri* consommait plus d'oxygène au moment de la mue que pendant le cycle d'intermue. Utiliser une valeur fixe réévaluée de RMR (2 x SMR) ne reflèterait possiblement pas ces différences de comportement en fonction du stade de développement et de la température et ne conviendrait donc pas à nos bilans.

Une sous estimation de la production de fèces pourrait également expliquer une partie des écarts entre l'énergie effectivement disponible à la croissance et la croissance réalisée. Même si F est souvent considéré comme un pourcentage constant de l'énergie consommée, Vernberg et Piyatiratitivorakul (1998) ont montré que F chez les juvéniles de *Palaemonetes pugio* représentait 58% de C alors que cette composante ne représente que 2% de C totale chez les adultes. L'assimilation semble plus élevée chez les adultes pour un même type de nourriture. Mais dans tous les cas, F représente une faible fraction de C pour les adultes. L'écart entre P prédite et P réalisée n'est donc vraisemblablement pas associé à une mauvaise estimation de F. Il serait tout de même important de mesurer la composante F du bilan énergétique. Plusieurs méthodes sont disponibles pour le faire. Le marquage des

aliments à l'oxyde chromique (Cr_2O_3) par exemple pourrait permettre une détermination précise de F (Forster et Gabbott, 1971) ou le dosage d'enzymes de la digestion libérées dans l'eau avec les fèces (Cordova-Murueta *et al.*, 2004).

Tel que mentionné précédemment, une étude du comportement alimentaire et un bilan d'activité de *P. borealis* au cours d'une journée seraient très utiles afin de compléter les données manquantes ou imprécises de notre bilan. Pour mesurer le coût de l'activité, des études très intéressantes ont permis de mesurer la capacité de nage du krill *Meganyctiphanes norvegica* (Thomasson *et al.*, 2003) ou encore AMR chez *Caridina fernandoi* (Wycliffe et Job, 1977). Nous avons malgré tout, une première estimation des répartitions d'énergie acquise par les juvéniles, mâles et femelles de *P. borealis* à 2, 5 et 8°C.

Les bilans énergétiques ont été évalués pour tous les stades de crevettes à 2, 5 et 8°C. Les crevettes investissent la majorité de leur énergie dans le métabolisme à tous les stades de développement. La production somatique augmente avec la température pour les juvéniles et les mâles, alors que pour les femelles, l'énergie investie en production est essentiellement tournée vers la reproduction qui semble diminuer avec la température.

CHAPITRE 7: CONCLUSION GÉNÉRALE

7.1 CONCLUSIONS

Les principaux objectifs de ce doctorat ont été atteints. En effet, la croissance, ainsi que presque toutes les autres composantes du bilan énergétique de la crevette nordique, *P. borealis* ont été mesurés à trois températures (2, 5 et 8°C) pour trois stades de développement.

Dans le second chapitre, il a été mis au point une technique permettant de mesurer la respiration des crevettes sur de longues périodes, ce qui a permis une détermination fiable du métabolisme standard de *P. borealis*. Ce dernier est relié à la taille et le coefficient de masse pour l'espèce est de 0.56. Il a été possible de modéliser les effets de la taille et de la température sur le métabolisme. Le métabolisme standard a pu être précisément corrigé pour l'effet de la masse des crevettes montrant ainsi que le stade de développement n'influence pas la respiration relative à la masse des crevettes. La température a un effet significatif important sur le métabolisme standard à tous les stades.

Dans le troisième chapitre la croissance de *P. borealis* a été caractérisée par deux approches complémentaires. Dans la première expérience, où les crevettes ont été suivies sur une très longue période, la grande quantité de données obtenue a permis de modéliser l'accroissement à la mue et la durée d'intermue des crevettes à tous les stades post-larvaires et aux trois températures expérimentales. Dans la deuxième expérience, les accroissements en longueur et en masse à la mue ont été caractérisés de façon plus détaillée et la répartition des masses entre les organes pendant le cycle de mue a été mesurée. Les résultats ont

montré que la température influence de façon plus importante la durée d'intermue que l'accroissement à la mue. D'autre part, les taux d'accroissement relatifs à la taille et à la masse sont beaucoup plus importants chez les juvéniles que chez les mâles et les femelles à toutes les températures. Les variations de température ont également une influence plus marquée sur la croissance des juvéniles que sur celles des adultes. La croissance des juvéniles augmente linéairement avec la température, entre 2 et 8°C alors que chez les mâles, l'augmentation de croissance est surtout observée entre 2 et 5°C. Les femelles ont une croissance très faible et même nulle à toutes les températures. En milieu naturel, les femelles multipares ont généralement une plus grande taille que les femelles primipares, indiquant une croissance, bien que faible, chez celles-ci.

Dans le 4^{ème} chapitre, la consommation de nourriture a été mesurée pour la première fois chez cette espèce. La température a eu un impact plus important sur la consommation de nourriture des juvéniles. Leur consommation relative (% de leur masse) était plus élevée que celle des adultes aux mêmes températures. La quantité exacte de nourriture ingérée était probablement surestimée en raison de l'absence de mesure du gaspillage de nourriture pendant la manipulation des proies.

Dans le 5^{ème} chapitre, l'excrétion a été mesurée et modélisée en fonction de la taille et de la température. Comme pour le métabolisme, l'excrétion est linéairement corrélée à la masse avec un coefficient de masse de 0.73. La température ne semble pas avoir d'effet marqué sur l'excrétion spécifique contrairement à ce qui est habituellement observé dans la littérature. Une amélioration du protocole expérimental par une standardisation des états

nutritionnels des crevettes pourrait révéler une augmentation positive de l'excrétion avec la température.

Enfin, toutes ces composantes ont été rassemblées dans le chapitre 6 afin de constituer le bilan énergétique de *P. borealis* à toutes les températures expérimentales. Tous les bilans énergétiques étaient positifs aux températures où *P. borealis* est habituellement retrouvée. L'énergie consommée est principalement dédiée au métabolisme et à la production (somatique ou de reproduction), alors que l'excrétion représente une part relativement faible et constante des dépenses de l'organisme. Aucun patron de changement spécifique dans la répartition des masses entre les différents tissus (hépatopancréas, muscle, carcasses) n'a été observé entre les températures. Par contre, l'investissement dans les gonades était beaucoup plus important chez les femelles que chez les mâles.

À la lumière des résultats obtenus dans cette étude, des conclusions et observations intéressantes peuvent venir appuyer les éléments déjà soulevés par d'autres auteurs concernant la biologie et l'écologie de la crevette nordique. Des prédictions basées uniquement sur les nouvelles connaissances du bilan énergétique obtenues dans ce travail nous indiquent que les juvéniles auraient tendances à rechercher les températures les plus chaudes dans la colonne d'eau afin d'optimiser leur croissance. Ils devraient également être favorisés dans des environnements relativement stables étant donné leur sensibilité aux variations de température. Les adultes quant-à eux, et surtout les femelles, auraient tendance à se positionner dans des environnements où la température est plus froide. Mais de façon générale, ils seraient retrouvés dans une plus grande gamme de profondeurs, étant donné le

plus faible impact de la température sur leur croissance. Il est très surprenant de constater que, dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent (Savard, L., MPO, non publié), les juvéniles se retrouvent à des profondeurs plus faibles, juste sous la limite inférieure de la couche intermédiaire froide. Cette zone plus froide ($\sim 3^{\circ}\text{C}$) et plus sensible aux variations saisonnières et annuelles de température. Une des raisons qui pourrait expliquer cet écart avec les prédictions, serait en rapport avec l'alimentation des crevettes. Les stades juvéniles ont des besoins énergétiques beaucoup plus importants que ceux des adultes relativement à la masse. Or la zone se situant juste en dessous de la couche intermédiaire froide pourrait être une zone plus riche en déchets organiques que des zones à plus grande profondeur. De plus, la compétition entre stades juvéniles et adultes pourrait entraîner une ségrégation conduisant les plus jeunes stades (moins compétitif) à s'exclure dans une zone où la densité de crevettes adultes est plus faible, bien que cette région soit moins propice à leur croissance. Une autre explication pourrait venir de la nécessité pour les juvéniles d'effectuer des migrations journalières pour se nourrir. En vivant aux plus faibles profondeurs, les dépenses métaboliques liées à cette activité locomotrice s'en trouveraient ainsi réduites.

Les températures rencontrées pendant le stade juvénile vont grandement influencer la trajectoire de croissance des populations de crevette étant donné que les juvéniles sont beaucoup plus sensibles aux variations des conditions de température que les adultes. Ainsi, la taille des individus constituant la population de *P. borealis* devrait être grandement influencée par les taux de croissance aux stades juvéniles de cette espèce. Les taux de

croissance observés chez les femelles de cette espèce sont très faibles, leurs dépenses énergétiques étant plutôt dirigées vers la reproduction. Ceci indique que la croissance des crevettes ralentit fortement et devient pratiquement indépendante de la température après le changement de sexe. Ainsi, la taille maximale des femelles dans une population de *P. borealis* serait fixée et même égale à la taille des femelles primipares (i.e après le changement de sexe).

Cette étude permet de mieux comprendre les différences dans le cycle vital des crevettes observé le long du gradient latitudinal s'étendant du détroit de Davis jusqu'au golfe du Maine. En effet, les températures plus chaudes (proche de 8°C) telles que rencontrées dans le Golfe du Maine vont être associées à une croissance accélérée. L'impact plus important de la température sur les stades juvéniles va avoir un effet important sur la trajectoire de croissance des populations sur ce gradient nord-sud. Ces différences dans la trajectoire de croissance vont avoir un impact majeur sur la dynamique des populations en influençant directement les caractéristiques du cycle vital de cette espèce. Étant donné la position de choix que cette espèce occupe à l'échelle mondiale quant aux revenus économiques que génèrent les activités de pêche, il va de soit que les nouvelles connaissances apportées ici serviront à protéger l'espèce et aider à sa gestion.

7.2 PERSPECTIVES

La constitution de bilans énergétiques a permis d'améliorer l'état des connaissances sur la biologie de *P. borealis*. Pour pouvoir aller plus loin dans l'étude de la dynamique de croissance de la crevette nordique, *P. borealis* en milieu naturel il serait intéressant d'effectuer certaines études complémentaires. Effectivement, il serait utile d'analyser la série temporelle (1990-2007) disponible au MPO qui offre une bonne couverture spatiale de l'habitat de *P. borealis* dans le golfe du Saint-Laurent en relation avec la température. Ces données associées aux résultats de cette étude permettraient de pouvoir élaborer des modèles bioénergétiques qui conduiraient à prédire la dynamique de croissance des populations en milieu naturel.

Il serait primordial de compléter et de faire de nouvelles mesures de certaines composantes du bilan énergétique de *P. borealis*. Dans un premier temps, il serait nécessaire de refaire les expériences de consommation de nourriture afin d'avoir une meilleure estimation de l'ingestion réelle de *P. borealis* et ainsi, de renforcer les interprétations obtenues grâce aux bilans énergétiques. Le krill du Pacifique est un aliment intéressant dans un premier temps. Il serait nécessaire d'acclimater les crevettes avant les mesures de consommation de nourriture. Une estimation du gaspillage serait indispensable avant d'aller plus loin. Par la suite, il serait important de déterminer l'ingestion des crevettes en leur donnant un aliment plus proche (énergétiquement et sur le plan de l'appétence) de ce qu'elles mangent dans les expériences de croissance (mélange krill,

crevette, capelan).

Il serait également important de mesurer le métabolisme d'activité des crevettes dans les bassins d'élevage avant de pouvoir, éventuellement extrapoler les résultats au milieu naturel. La mesure du métabolisme de digestion, SDA serait l'autre composante essentielle à estimer afin d'avoir une estimation plus précise de la composante RMR, utilisée dans les bilans énergétiques. Étant donné que l'animal dépense plus de la moitié de son énergie dans le métabolisme, l'activité et la digestion en sont des composantes essentielles.

La crevette a une répartition géographique la conduisant à se retrouver à de grandes profondeurs dans la colonne d'eau. Or, il est connu que l'hypoxie dans l'estuaire et le Golfe du Saint-Laurent est sévère. Effectivement, les eaux profondes (> 150 m) où sont habituellement retrouvées les crevettes ont un niveau de saturation en oxygène inférieur à 70%. Une grande gamme de teneurs en oxygène existe le long des chenaux (< 20% jusqu'à 65% de saturation) rendant difficile l'évaluation des impacts de l'hypoxie sur la crevette. Il serait donc intéressant de comprendre comment la crevette réagit à ces plus faibles niveaux de saturation en oxygène dans l'eau en examinant le métabolisme des individus à différents niveaux d'hypoxie. En hypoxie, le métabolisme maximal est abaissé et la plus faible disponibilité en oxygène peut limiter l'activité, la SDA, etc. Plus l'hypoxie est sévère, moins les crevettes auront de marge de manœuvre sur le plan énergétique. Il serait donc utile de déterminer le registre aérobie chez cette espèce (différence entre le métabolisme maximal et SMR).

Finalement, l'étude de la croissance au moment du changement de sexe chez les mâles de *P. borealis* présente un intérêt majeur si l'on veut un jour pouvoir modéliser la croissance de cette espèce dans le milieu naturel et pouvoir combiner les données de terrain avec ces études expérimentales. En effet, une étude préliminaire conduite en laboratoire suggère que le changement de sexe n'a pas lieu la même année chez tous les mâles et que ceux qui n'entament pas le processus de transition ont une très faible croissance comparée aux mâles qui entrent dans cette phase de transition. Étant donnée l'influence que peut avoir la taille des mâles au moment du changement de sexe sur la taille maximale atteinte par les femelles, il serait important d'approfondir les études sur ces mâles en transition.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aiken, D.E., and Waddy, S.L., 1989. Culture of the american lobster, *Homarus americanus*.
In: A. D. Bogden (Ed.), Cold-water aquaculture in Canada. The Canadian Institute for Research on Regional Development, Moncton, Canada, pp. 79-122.
- Aldrich, J.C., 1975a. Individual variability in oxygen consumption rates of fed and starved *Cancer pagurus* and *Maia squinado*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 51, 175-183.
- Aldrich, J.C., 1975b. On the oxygen consumption of the crabs *Cancer pagurus* (L.) and *Maia squinado* (Herbst). *Comp. Biochem. Physiol. A* 50, 223-228.
- Altman, P.L., and Dittmer, D.S., 1968. Metabolism. Federation of American Societies for Experimental Biology, Bethesda, Maryland, 737 pp.
- Aminot, A., 1983. Dosage de l'azote ammoniacal. In: A. Aminot, Chaussepied, M. (Eds.), Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Centre National pour l'Exploitation des Océans, pp. 107-118.
- Anderson, P.J., 2000. Pandalid shrimp as indicators of marine ecosystem regime shift. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 27, 1-10.
- Anderson, P.J., and Piatt, J.F., 1999. Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189, 117-123.
- Anderson, P.J., 1999. Pandalid Shrimp as indicator of ocean climate regime shift. NAFO SCR doc. 99/80 No. N4152.

- Apollonio, S., Stevenson, D.K., and Dunton, E.E., 1986. Effects of temperature on the biology of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. NOAA Tech. Rep. NMFS 42, 22 pp.
- Armitage, K.B., and Wall, T.J., 1982. The effects of body size, starvation and temperature acclimation on oxygen consumption of the crayfish *Orconectes nais*. Comp. Biochem. Physiol. A 73, 63-68.
- Aschan, M., 2000. Spatial variability in length frequency distribution and growth of shrimp (*Pandalus borealis* Kroyer 1838) in the Barents Sea. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 27, 93-105.
- Banks, R.E., 1966. The cold layer in the Gulf of St. Lawrence. J. Geophys. Res. 71, 1603-1610.
- Benayoun, G., and Fowler, S.W., 1980. Long-term observation on the moulting frequency of the shrimp *Lyasmata seticaudata*. Mar. Biol. 59, 219-223.
- Benson, B.B., and Krause, D.J., 1984. The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. Limnol. Oceanogr. 29, 620-632.
- Benson, B.B., and Krause, D.J., 1980. The concentration and isotopic fractionation of gases dissolved in freshwater in equilibrium with the atmosphere. 1. Oxygen. Limnol. Oceanogr. 25, 662-671.
- Bergström, B.I., 2000. The biology of *Pandalus*. Adv. Mar. Biol. 38, 57-253.

- Bergström, B.I., 1992. Growth, growth modelling and age determination of *Pandalus borealis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83, 167-183.
- Bordner, C.E., and Conklin, D.E., 1981. Food consumption and growth of juvenile lobsters. Aquaculture 24, 285-300.
- Bower, C.E., and Holm-Hansen, T., 1980. A salicylate-hypochlorite method for determining ammonia in seawater. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 794-798.
- Bridges, C.R., and Brand, A.R., 1980. Oxygen consumption and oxygen-independence in marine crustaceans. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2, 133-141.
- Brillon, S., Lambert, Y., and Dodson, J., 2005. Egg survival, embryonic development, and larval characteristics of northern shrimp (*Pandalus borealis*) females subject to different temperature and feeding conditions. Mar. Biol. 147, 895-911.
- Brown, J.H., James, F.G., Allen, A.P., Savage, V.M., and West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85, 1771-1789.
- Bugden, G.L., 1997. Changes in temperature-salinity characteristics of the deeper waters of the Gulf of St. Lawrence over the past several decades. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 113, 139-147.
- Carvalho, P.S.M., and Phan, V.N., 1998. Oxygen consumption and ammonia excretion during the moulting cycle in the shrimp *Xiphopenaeus kroyeri*. Comp. Biochem. Physiol., A 119, 839-844.
- Carvalho, P.S.M., and Phan, V.N., 1997. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Xiphopenaeus kroyeri* Heller (Penaeidae) in relation to mass temperature and

- experimental procedures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 209, 143-156.
- Chabot, D., and Ouellet, P., 2005. Rearing *Pandalus borealis* larvae in the laboratory II. Routine oxygen consumption, maximum oxygen consumption and metabolic scope at three temperatures. *Mar. Biol.* 147, 881-894.
- Chen, J.C., Nan, F.H., and Kuo, C.M., 1991. Oxygen consumption and ammonia-N excretion of prawns (*Penaeus chinensis*) exposed to ambient ammonia. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 21, 377-382.
- Chen, J.-C., and Lai, S.-H., 1993. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia-N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 165, 161-170.
- Chipps, S.R., 1998. Temperature-dependent consumption and gut-residence time in the opossum shrimp *Mysis relicta*. *J. Plankton Res.* 20, 2401-2411.
- Clarke, A., 1983. Life in cold water: the physiological ecology of polar marine ectotherms. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 21, 341-453.
- Claybrook, D.L., 1983. Nitrogen metabolism. In: L. H. Mantel (Ed.), *The biology of Crustacea*. Academic Press, New York, pp. 163-213.
- Cockcroft, A.C., and McLachlan, A., 1987. Nitrogen regeneration by the surf zone penaeid prawn *Macropetasma africanus*. *Mar. Biol.* 96, 343-348.
- Cockcroft, A.C., and Wooldridge, T., 1985. The effect of mass, temperature and molting on the respiration of *Macropetasma africanus* Nalss (Decapoda: Penaeoidea). *Comp. Biochem. Physiol. A* 81, 143-418.

- Comeau, M., and Savoie, F., 2001. Growth increment and molt frequency of the American lobster (*Homarus americanus*) in the southwestern Gulf of St. Lawrence. *J. Crustac. Biol.* 21, 923-936.
- Comoglio, L., Smolko, L., and Amin, O., 2005. Effects of starvation on oxygen consumption, ammonia excretion and biochemical composition of the hepatopancreas on adult males of the False Southern King crab *Paralomis granulosa* (Crustacea, Decapoda). *Comp. Biochem. Physiol. B* 140, 411-416.
- Cordova-Murueta, J.H., Garcia-Carreno, F.L., and Navarrete-del-Toro, M., 2004. Effect of stressors on shrimp digestive enzymes from assays of feces: an alternate method of evaluation. *Aquaculture* 233, 439-449.
- Crear, B.J., and Forteach, G.N.R., 2000. The effect of extrinsic and intrinsic factors on oxygen consumption by the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 252, 129-147.
- Crisp, D.J., 1971. Energy flow measurements. In: N. A. Holme, McIntyre, A. D. (Eds.), *Methods for the study of marine benthos*. IBP Handbook 16. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 197-279.
- Cuzon, G., Hew, M., Cognie, D., and Soletchnik, P., 1982. Time lag effect of feeding on growth of juvenile shrimp, *Penaeus japonicus* Bate. *Aquaculture* 29, 33-44.
- Dagg, M.J., 1974. Loss of prey body contents during feeding by an aquatic predator. *Ecology* 55, 903-906.

- Dall, W., 1986. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 96, 57-74.
- Dall, W., and Smith, D.M., 1986. Oxygen consumption and ammonia-N excretion in fed and starved tiger prawns, *Penaeus esculentus* Haswell. Aquaculture 55, 23-33.
- Daoud, D., Chabot, D., Audet, C., and Lambert, Y., 2007. Temperature induced variation in oxygen consumption of juvenile and adult stages of the northern shrimp, *Pandalus borealis*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 347, 30-40.
- Diaz, A.C., Petriella, A.M., and Fenucci, J.L., 2003. Moulting cycle and reproduction in the population of the shrimp *Pleoticus muelleri* (Crustacea, Penaeoidea) from Mar del Plata. Cienc. Mar. 29, 343-355.
- Diaz, F., Farfan, C., Sierra, E., and Re, A.D., 2001. Effects of temperature and salinity fluctuation on the ammonium excretion and osmoregulation of juveniles of *Penaeus vannamei*, Boone. Mar. Freshwat. Behav. Physiol. 34, 93-104.
- Dorcas, M.E., Hopkins, W.A., and Roe, J.H., 2004. Effects of body mass and temperature on standard metabolic rate in the Eastern Diamondback rattlesnake (*Crotalus adamanteus*). Copeia 2004, 145-151.
- Elliott, J.M., and Davison, W., 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecologia (Berl.) 19, 195-201.
- Forster, J.R.M., and Gabbott, P.A., 1971. The assimilation of nutrients from compounded diets by the prawns *Palaemon serratus* and *Pandalus platyceros*. J. mar. biol. Ass. U.K. 51, 943-961.

- Fox, H.M., 1936. The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes-I. Proc. Zool. Soc. Lond. 106A, 945-955.
- Foyle, T.P., O'Dor, R.K., and Elner, R.W., 1989. Energetically defining the thermal limits of the snow crab. J. Exp. Biol. 145, 371-393.
- Fry, F.E.J., 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: W. S. Hoar, Randall, D. J. (Eds.), Environmental relations and behavior. Academic, New York, pp. 1-98.
- Fu, C., Quinn, T.J., and Shirley, T.C., 2001. The role of sex change, growth and mortality in *Pandalus* population dynamics and management. ICES J. Mar. Sci. 58, 607-621.
- Fu, C., and Quinn, T.J., 2000. Estimability of natural mortality and other population parameters in a length-based model: *Pandalus borealis* in Kachemak Bay, Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57, 2420-2432.
- Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., and Tremblay, G.H., 2005. A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: The northwest Atlantic connection. Limnol. Oceanogr. 50, 1654-1666.
- Gravel, K., 2002. Bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges, *Chionoecetes opilio*, à différentes températures, Thèse de Maîtrise en Océanographie. Rimouski: Université du Québec à Rimouski, 135 pp.
- Hancock, M.A., and Bunn, S.E., 1999. Swimming response to water current in *Paratya australiensis* Kemp, 1917 (Decapoda, Atyidae) under laboratory conditions. Crustaceana 72, 313-324.

- Hansen, H.O., and Aschan, M., 2000. Growth, size- and age-at-maturity of shrimp, *Pandalus borealis*, at Svalbard related to environmental parameters. J. Northwest Atl. Fish. Sci. 27, 83-91.
- Hart, R.C., 2001. Rapid estimation of in situ growth rates of *Caridina nilotica* (Crustacea: Decapoda) in Lake Victoria: Description and pilot application of a simple, field-compatible technique. Limnol. Oceanogr. 46, 692-698.
- Hartnoll, R.G., 2001. Growth in Crustacea - twenty years on. Hydrobiologia 449, 111-122.
- Hartnoll, R.G., 1981. The control of size variation within instars of a crustacean. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 53, 235-239.
- Hartnoll, R.G., 1982. Growth. In: L. G. Abele (Ed.), The biology of Crustacea. Academic Press, New York, pp. 11-96.
- Hartnoll, R.G., 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: A. M. Wenner, Balkema, A. A. (Eds.), Crustacean issues, Rotterdam, pp. 101-128.
- Holmes, R.M., Aminot, A., K erouel, R., Hooker, B.A., and Peterson, B.J., 1999. A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56, 1801-1808.
- Hopkins, C.C.E., and Nilssen, E.M., 1990. Population biology of the deep-water prawn (*Pandalus borealis*) in Balsfjord, northern Norway: 1. Abundance, mortality, and growth, 1979-1983. J. Cons. Ciem. 47, 148-166.
- Horne, F.R., 1968. Nitrogen excretion in crustacea - I. the herbivorous land crab *Cardisoma guanhumi* Latreille. Comp. Biochem. Physiol. 26, 687-695.

- Iguchi, N., and Ikeda, T., 1995. Growth, metabolism and growth efficiency of a euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* the southern Japan Sea, as influenced by temperature. *J. Plankton Res.* 17, 1757-1769.
- Jiang, D.-H., Lawrence, A.L., Neill, W.H., and Gong, H., 2000. Effects of temperature and salinity on nitrogenous excretion by *Litopenaeus vannamei* juveniles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 253, 193-209.
- Jobling, M., 1981. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *J. Fish Biol.* 18, 385-400.
- Jobling, M., 1993. Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In: J. F. Rankin, Jensen, F. B. (Eds.), *Fish ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, pp. 1-44.
- Johns, D.M., 1981. Physiological studies on *Cancer irroratus* larvae. II. Effects of temperature and salinity on physiological performance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6, 309-315.
- Kinne, O., 1970. Environmental factors, part 2. In: *Marine Ecology* (Ed.), Temperature, animals, invertebrates. Wiley Interscience, London, U.K., pp. 443-486.
- Klein Breteler, W.C.M., 1975. Oxygen consumption and respiratory levels of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in relation to weight and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* 9, 243-254.
- Koeller, P., Mohn, R., and Etter, M., 2000. Density dependent sex-reversal in pink shrimp, *Pandalus borealis*, on the Scotian Shelf. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 27, 107-118.

- Koeller, P.A., 2000. Relative importance of abiotic and biotic factors to the management of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) fishery on the Scotian Shelf. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 27, 21-33.
- Kondzela, C.M., and Shirley, T.C., 1993. Survival, feeding, and growth of juvenile dungeness crabs from Southeastern Alaska reared at different temperatures. J. Crustac. Biol. 13, 25-35.
- 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. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 113, 57-90.
- Krill Canada Corporation, 2002-2006. <http://krill.ca/>
- Kulmiye, A.J., and Mavuti, K.M., 2005. Growth and moulting of captive *Panulirus homarus homarus* in Kenya, western Indian Ocean. N. Z. J. Mar. Freshw. Res. 39, 539-549.
- Kumlu, M., and Kir, M., 2005. Food consumption, moulting and survival of *Penaeus semisulcatus* during over-wintering. Aquac. Res. 36, 137-143.
- Kurmaly, K., Yule, A.B., and Jones, D.A., 1989. Effects of body size and temperature on the metabolic rate of *Penaeus monodon*. Mar. Biol. 103, 25-30.
- Kutty, M.N., Murucapopathy, G., and Krishnan, T.S., 1971. Influence of salinity and temperature on the oxygen consumption in young juveniles of the Indian prawn *Penaeus indicus*. Mar. Biol. 11, 125-131.

- Lauzier, L.M., and Trites, R.W., 1958. The deep waters in the Laurentian Channel. J. Fish. Res. Board Can. 11315, 1247-1257.
- Lemos, D., and Phan, V.N., 2001. Energy partitioning into growth, respiration, excretion and exuvia during larval development of the shrimp *Farfantepenaeus paulensis*. Aquaculture 199, 1-2.
- Levy, E.M., Cunningham, C.C., Conrad, C.D.W., and Moffatt, J.D., 1977. A titration apparatus for determination of dissolved oxygen in seawater. J. Fish. Res. Board Can. 34, 2218-2220.
- Lucas, A., 1993. Bioénergétique des animaux aquatiques. Masson, Paris (FRANCE), 190 pp.
- Lysy, A.Y., and Dvinina, E.A., 1991. On relation of the deep sea shrimp size with oceanographic conditions in the Barents sea. ICES CM. 1991/k :52
- Maciejewska, K., and Opalinski, K.W., 2002. Daily energy requirement in the mysid shrimp *Neomysis integer* in the Vistula Lagoon (Poland). Bull. Sea Fish. Inst. Gdynia 157, 19-31.
- Maynou, F., and Cartes, J.E., 1997. Field estimation of daily ration in deep-sea shrimp *Aristeus antennatus* (Crustacea: Decapoda) in the western Mediterranean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 153, 191-196.
- McCue, M.D., 2006. Specific dynamic action: a century of investigation. Comp. Biochem. Physiol. A 144, 381-394.

- McLeese, D., and Watson, J., 1968. Oxygen consumption of the spider crab (*Chionoecetes opilio*) and the American lobster (*Homarus americanus*) at low temperature. J. Fish. Res. Board Can. 25, 1729-1732.
- MPO, 2000. Les conditions océanographiques dans le golfe du St-Laurent en 1999. MPO-Sciences, Rapport sur l'état des stocks G4-01
- Nelson, S.G., Simmons, M.A., and Knight, A.W., 1979. Ammonia excretion by the benthic estuarine shrimp *Crangon franciscorum* (Crustacea: Crangonidae) in relation to diet. Mar. Biol. 54, 25-31.
- Nelson, S.G., Knight, A.W., and Li, H.W., 1977a. The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae). Comp. Biochem. Physiol. A 57, 67-72.
- Nelson, S.G., Li, H.W., and Knight, A.W., 1977b. Calorie, carbon and nitrogen metabolism of juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Crustacea, Palaemonidae) with regard to trophic position. Comp. Biochem. Physiol. A 58, 319-327.
- Nunes, P., 1984. Reproductive and larval biology of the northern shrimp *Pandalus borealis* (Kroyer) in the relation to temperature, Ph.D. Thesis. Fairbanks: University of Alaska, 195 pp.
- O'Brien, C.J., 1994. The effects of temperature and salinity on growth and survival of juvenile tiger prawns *Penaeus esculentus* (Haswell). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 183, 133-145.

- Ouellet, P., and Chabot, D., 2005. Rearing *Pandalus borealis* (Krøyer) larvae in the laboratory I. Development and growth at three temperatures. *Mar. Biol.* 147, 869-880.
- Paglianti, A., and Gherardi, F., 2004. Combined effects of temperature and diet on growth and survival of young-of-year crayfish: a comparison between indigenous and invasive species. *J. Crustac. Biol.* 24, 140-148.
- Paul, A.J., and Fuji, A., 1989. Bioenergetics of the Alaskan crab *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: Majidae). *J. Crust. Biol.* 9, 25-36.
- Paul, A.J., and Nunes, P., 1983. Temperature modification of respiratory metabolism and caloric intake of *Pandalus borealis* (Kroeyer) first zoeae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 66, 163-168.
- Poertner, H.O., Berdal, B., Blust, R., Brix, O., Colosimo, A., De Wachter, B., Giuliani, A., Johansen, T., Fischer, T., Knust, R., Lannig, G., Naevdal, G., Nedenes, A., Nyhammer, G., Sartoris, F.J., Serendero, I., Sirabella, P., Thorkildsen, S., and Zakhartsev, M., 2001. Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Cont. Shelf Res.* 21, 1975-1997.
- Portelance, B., Gagne, A., and Pilote, S., 1988. Étude de la distribution verticale de la crevette nordique (*Pandalus borealis*) avec un échantillonneur vertical étagé et une caméra sous-marine. Québec (province): Direction générale des pêches maritimes.

- Direction de la recherche scientifique et technique, 39 pp.
- Qasim, S.Z., and Easterson, D.C.V., 1974. Energy conversion in the shrimp, *Metapenaeus monoceros* (Fabricius), fed on detritus. Indian J. Mar. Sci. 3, 131-134.
- Quarmby, L.M., 1985. The influence of temperature and salinity on the nitrogenous excretion of the spot prawn, *Pandalus platyceros* Brandt. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 87, 229-239.
- Quinn, G.P., and Keough, M.J., 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 537 pp.
- Rasmussen, T., 1953. On the geographical variation in growth and sexual development of deep sea prawn (*Pandalus borealis* Kr.). Rep. Norw. Fish. Invest., Bergen, 160 pp.
- Re, A.D., Diaz, F.S., Sierra, E., and Gomez-Jimenez, S., 2004. Oxygen consumption, ammonium excretion and osmoregulatory capacity of *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) exposed to different combinations of temperature and salinity. Ciencias Marinas 30, 443-453.
- Regnault, M., 1984. Salinity-induced changes in ammonia excretion rate of the shrimp *Crangon crangon* over a winter tidal cycle. Mar. Ecol. Prog. Ser. 20, 119-125.
- Regnault, M., 1987. Nitrogen excretion in marine and fresh-water crustacea. Biol. Rev. 62, 1-24.
- Ricker, W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 191, 382 pp.

- Romero, M.C., Vanella, F., Tapella, F., and Lovrich, G.A., 2006. Assimilation and oxygen uptake associated with two different feeding habits of *Munida gregaria* (= *M. subrugosa*) (Crustacea, Decapoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 333, 40-48.
- Rosas, C., Martinez, E., Gaxiola, G., Brito, R., Diaz-Iglesia, E., and Soto, L.A., 1998. Effect of dissolved oxygen on the energy balance and survival of *Penaeus setiferus* juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174, 67-75.
- Sainte-Marie, B., 1987. Meal size and feeding rate of the shallow-water lysianassid *Anonyx sarsi* (Crustacea: Amphipoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40, 209-219.
- Sainte-Marie, B., Bérubé, I., Brillon, S., and Hazel, F., 2006. Observations on the growth of the sculptured shrimp, *Sclerocrangon boreas* (Decapoda: Caridea). *J. Crustac. Biol.* 26, 55-62.
- Sarda, F., and Valladares, F.J., 1990. Gastric evacuation of different foods by *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda) and estimation of soft tissue ingested, maximum food intake and cannibalism in captivity. *Mar. Biol.* 104, 25-30.
- Saucier, F.J., Roy, F., and Gilbert, D., 2003. Modeling the formation and circulation processes of water masses and sea ice in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *J. Geophys. Res.* 108, 1-20.
- Savard, L., and Parsons, D.G., 1990. Geographic variations in the life history of *Pandalus borealis* from the northwest Atlantic, ICES Symposium on Shellfish Life Histories and Shellfishery Models, 4 pp.

- Savard, L., Parsons, D.G., and Carlsson, D.M., 1994. Estimation of age and growth of northern shrimp (*Pandalus borealis*) in Davis Strait (NAFO subareas 0+1) using cluster and modal analyses. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 16, 63-74.
- Savard, L., Bouchard, H., and Bourdages, H., 2002. Évaluation des stocks de crevette (*Pandalus borealis*) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent pour la période 1990-2001. Secrétariat canadien de la consultation scientifique. Document de recherche 2002/068, 89 pp.
- Schmidt-Nielsen, K., 1984. *Scaling: why is animal size so important*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 241 pp.
- Schmidt-Nielsen, K., 1990. *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 699 pp.
- Schurmann, H., and Steffensen, J.F., 1997. Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod. *J. Fish Biol.* 50, 1166-1180.
- Shumway, S.E., Perkins, H.C., Schick, D.F., and Stickney, A.P., 1985. Synopsis of biological data on the pink shrimp, *Pandalus borealis* Kroeyer, 1838. *FAO Fisheries Synopsis* 144, 57 pp.
- Simard, Y., and Savard, L., 1990. Variability, spatial patterns and scales of similarity in size-frequency distributions of the northern shrimps (*Pandalus borealis*) and its migrations in the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 794-804.
- Skuladottir, U., Palsson, J., Bragason, G.S., and Brynjolfsson, S., 1991. The variation in size and age at change of sexe, maximum length and length of ovigerous period of

the shrimp, *Pandalus borealis*, at different temperature in the icelandic water. ICES CM 1991/k : 5

- Smith, D.M., and Tabrett, S.J., 2004. Accurate measurement of in vivo digestibility of shrimp feeds. *Aquaculture* 232, 563-580.
- Smith, D.M., Burford, M.A., Tabrett, S.J., Irvin, S.J., and Ward, L., 2002. The effect of feeding frequency on water quality and growth of the black tiger shrimp (*Penaeus monodon*). *Aquaculture* 207, 125-136.
- Smith, D.M., Tabrett, S.J., Barclay, M.C., and Irvin, S.J., 2005. The efficacy of ingredients included in shrimp feeds to stimulate intake. *Aquac. Nutr.* 11, 263-272.
- Sokal, R.R., and Rohlf, F.J., 1995. *Biometry—The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York, 887 pp.
- St-Amand, L., Gagnon, R., Packard, T.T., and Savenkoff, C., 1999. Effects of inorganic mercury on the respiration and the swimming activity of shrimp larvae, *Pandalus borealis*. *Comp. Biochem. Physiol. C* 122, 33-43.
- Staples, D.J., and Heales, D.S., 1991. Temperature and salinity optima for growth and survival of juvenile banana prawns *Penaeus merguensis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 154, 251-274.
- Steffensen, J.F., Bushnell, P.G., and Schurmann, H., 1994. Oxygen consumption in four species of teleosts from Greenland: no evidence of metabolic cold adaptation. *Polar Biol.* 14, 49-54.
- Steffensen, J.F., 1989. Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and

- correct for them. *Fish Physiol. Biochem.* 6, 49-59.
- Steffensen, J.F., Johansen, K., and Bushnell, P.G., 1984. An automated swimming respirometer. *Comp. Biochem. Physiol. A* 79, 437-440.
- Stickney, A.P., and Perkins, H.C., 1977. Environmental physiology of commercial shrimp (*Pandalus borealis*). Dep. Mar. Resour. Maine: W. Boothbay Harbor, Project 3-202-R.
- Storm, L., and Pedersen, S.A., 2003. Development and drift of northern shrimp larvae (*Pandalus borealis*) at West Greenland. *Mar. Biol.* 143, 1083-1093.
- Sudo, H., 2003. Effect of temperature on growth, sexual maturity and reproduction of *Acanthomysis robusta* (Crustacea: Mysidacea) reared in the laboratory. *Mar. Biol.* 143, 1095-1107.
- Sumule, O., Koshio, S., Teshima, S., and Ishikawa, M., 2003. Energy budget of *Marsupenaeus japonicus* postlarvae fed highly unsaturated fatty acid-enriched and non-enriched *Artemia* nauplii. *Fisheries science* 69, 706-715.
- Sutcliffe, D.W., Carrick, T.R., and Moore, W.H., 1975. An automatic respirometer for determining oxygen uptake in crayfish (*Austropotamobius pallipes* (Lereboullet)) over periods of 3-4 days. *J. Exp. Biol.* 63, 673-688.
- Szaniawska, A., 1992. Energy budgets in the populations of *Crangon crangon* L. (Crustacea) and *Cardium glaucum* (Poiret) (Mollusca) in the Gulf of Gdansk. *Oceanologia* 32, 99-108.

- Szaniawska, A., and Wolowicz, M., 1984. Seasonal changes of oxygen consumption by *Crangon crangon* L. (Crustacea, Natantia) in the Gulf of Gdansk. *Oceanologia* 19, 117-126.
- Taylor, D.L., and Peck, M.A., 2004. Daily energy requirements and trophic positioning of the sand shrimp *Crangon septemspinosa*. *Mar. Biol.* 145, 167-177.
- Thomasson, M.A., Johnson, M.L., Stroemberg, J.O., and Gaten, E., 2003. Swimming capacity and pleopod beat rate as a function of sex, size and moult stage in Northern krill *Meganyctiphanes norvegica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 250, 205-213.
- Trudel, M., and Welch, D.W., 2005. Modeling the oxygen consumption rates in Pacific salmon and steelhead: model development. *Trans. Am. Fish. Soc.* 134, 1542-1531.
- Vernberg, F.J., and Piyatiratitivorakul, S., 1998. Effects of salinity and temperature on the bioenergetics of adult stages of the grass shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis) from the North Inlet Estuary, South Carolina. *Estuaries* 21, 176-193.
- Vernberg, F.J., 1983. Respiratory adaptations. In: F. J. Vernberg, Vernberg, W. B. (Eds.), *Environmental adaptations. The biology of Crustacea*. Academic press, New York, pp. 1-42.
- Villarreal, H., Hernandez-Llamas, A., and Hewitt, R., 2003. Effect of salinity on growth, survival and oxygen consumption of juvenile brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes). *Aquacult. Res.* 34, 187-193.
- Villarreal, H., and Ocampo, L., 1993. Effect of size and temperature on the oxygen consumption of the brown shrimp *Penaeus californiensis* (Holmes, 1900). *Comp.*

- Biochem. Physiol. A 106, 97-101.
- Wainwright, T.C., and Armstrong, D.A., 1993. Growth patterns in the dungeness crab (*Cancer magister* Dana): synthesis of data and comparison of models. J. Crustac. Biol. 13, 36-50.
- Whiteley, N.M., Taylor, E.W., and El Haj, A.J., 1997. Seasonal and latitudinal adaptation to temperature in crustaceans. J. Therm. Biol. 22, 419-427.
- Whiteley, N.M., Robertson, R.F., Meagor, J., El Haj, A.J., and Taylor, E.W., 2001. Protein synthesis and specific dynamic action in crustaceans: effects of temperature. Comp. Biochem. Physiol. A 128, 595-606.
- Winkler, G., and Greve, W., 2002. Laboratory studies of the effect of temperature on growth, moulting and reproduction in the co-occurring mysids *Neomysis integer* and *Praunus flexuosus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 235, 177-188.
- Wyban, J., Walsh, W.A., and Godin, D.M., 1995. Temperature effects on growth, feeding rate and feed conversion of the Pacific white shrimp (*Penaeus vannamei*). Aquaculture 138, 267-279.
- Wycliffe, M.J., and Job, S.V., 1977. Standard, routine and active oxygen consumption of freshwater shrimp. Hydrobiologia 54, 33-39.
- Zeuthen, E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. Q. Rev. Biol. 28, 1-12.

