

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**EXPLORATION DES BANDES DE CROISSANCE DE LA
CUTICULE DU PÉDONCULE OCULAIRE EN TANT
QU'INDICATEUR DE L'ÂGE DU CRABE DES NEIGES
(*CHIONOECETES OPILIO*)**

Mémoire présenté
dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR
CAROLINE VANIER

Septembre 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Denis Chabot, président du jury, IML-UQAR

Bernard Sainte-Marie, directeur de recherche, IML-UQAR

Jean-Claude Brêthes, codirecteur de recherche, ISMER-UQAR

Rémy Rochette, examinateur externe, UNB (Saint John)

Dépôt initial le 5 avril, 2013

Dépôt final le 4 septembre 2013

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Bernard Sainte-Marie, pour sa pédagogie, ses conseils constructifs, son expérience, sa rigueur scientifique ainsi que sa disponibilité tout au long de mes études de maîtrise.

Raouf Kilada est l'instigateur du projet de recherche sur les bandes de croissance des crustacés décapodes. Je le remercie pour sa disponibilité et sa patience lors de mon apprentissage des méthodes de préparation et de lecture des sections de pédoncule oculaire dans son laboratoire à University of New Brunswick (UNB). Merci aussi à Marie-Josée Maltais et au professeur Rémy Rochette pour leur accueil, les petits coups de main et leur efforts pour m'intégrer à UNB.

Je tiens également à remercier le président Denis Chabot et les autres membres de mon comité d'examen de mémoire, soit les professeurs Jean-Claude Brêthes, Rémy Rochette et Bernard Sainte-Marie, pour leurs commentaires judicieux.

Un gros merci à Hélène Dionne pour son aide dans la salle des bassins, sa disponibilité et son appui durant ma maîtrise. Merci aussi à Kim Émond pour ses conseils en statistiques et son encouragement.

J'aimerais remercier l'équipage du NGCC Calanus II pour la récolte des spécimens de crabe des neiges pour mon projet.

Merci à Éric Perreault. Que tu aies été en plongée sous-marine, dans le Nord ou à mes côtés, ta patience, ta compréhension et ton encouragement ont été indéfectibles. Ta façon de relativiser les événements épineux m'a aidé à relever plusieurs défis et à repousser mes limites. J'aimerais remercier aussi ma famille qui m'a toujours encouragé à poursuivre mes études dans un domaine que j'aime.

Ce projet a été rendu possible par une subvention de recherche stratégique du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) octroyée au professeur Rémy Rochette, une subvention à la Découverte du CRSNG obtenue par Bernard Sainte-Marie, une aide financière de l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) et le soutien de Pêches et Océans Canada.

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude est d'évaluer si les bandes de croissance observées dans l'endocuticule du pédoncule oculaire du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) sont des marques (1) d'âge annuelles, (2) d'événements de mue ou (3) structurelles sans rapport avec l'âge ou le nombre de mues. Nous documentons certains aspects de la dynamique des bandes sur un cycle de mue et après la mue terminale du crabe des neiges et mettons en relation le nombre de bandes avec les caractéristiques physiques des crabes, leur stade de développement et leur âge estimé à l'atteinte de ce stade. Les bandes sont des structures réelles (pas des artéfacts) différentes des microlamelles qui constituent l'endocuticule et la méthode pour leur dénombrement est robuste et reproductible. Le dépôt des bandes se fait symétriquement dans les deux pédoncules d'un individu et une expérience démontre que ce dépôt n'est pas intimement lié à la mue. La proportion de crabes chez lesquels des bandes ont été détectées dans un ou l'autre pédoncule oculaire est de 71 %. Le nombre de bandes est corrélé positivement avec l'épaisseur de l'endocuticule et la taille du crabe et s'accorde bien avec l'âge estimé du crabe à l'atteinte du stade de développement, mais pas du tout avec le nombre de mues effectuées pour atteindre ce stade. Cependant, le nombre de bandes ne semble pas augmenter annuellement après la mue terminale, peut-être en raison d'une « mort cuticulaire ». L'hypothèse que les bandes sont des marques structurelles dont le nombre est proportionnel à la taille du crabe et à l'épaisseur de son endocuticule ne peut être écartée avec les seules données disponibles pour le crabe des neiges ; le recours à d'autres espèces modèles est nécessaire. Nous recommandons de poursuivre la recherche sur l'histologie du pédoncule oculaire et le processus de formation des bandes de croissance chez le crabe des neiges, et de faire d'autres études afin de confirmer la valeur des bandes comme indicateurs d'âge à l'atteinte du stade de développement, dans une perspective d'enrichir les connaissances sur la biologie et la dynamique de population de cette espèce longévive.

Mots clés : bande de croissance, âge, croissance, mue, endocuticule, cuticule, crabe des neiges

ABSTRACT

The objective of this study is to assess whether the growth bands observed in the endocuticle of the eyestalk of snow crab (*Chionoecetes opilio*) are marks reflecting (1) age in years, (2) moulting events or (3) structures unrelated to age or number of moults. We document some aspects of the dynamics of bands over one moult cycle and after the terminal moult of snow crab, and relate the number of bands to the physical characteristics of crabs, their instar and their estimated age upon reaching that instar. The bands are real structures (not artifacts) different from the microlaminae that form the endocuticle and the method for counting them is robust and reproducible. The deposition of bands is symmetrical between both eyestalks of an individual and an experiment shows that deposition is not closely related to the moult. The proportion of crabs in which the bands were detected in either eyestalk is 71 %. The number of bands is positively correlated with endocuticle thickness and crab size and is consistent with the estimated age of the crab at instar, but not with the number of moults required to reach that instar. However, the number of bands does not seem to increase annually after the terminal moult, perhaps due to "cuticular death". The hypothesis that the bands are structural marks proportional in number to crab size and endocuticle thickness cannot be rejected with the snow crab data alone; recourse to other model species is necessary. We recommend further research on the histology of the eyestalk and the process of band deposition in the snow crab, and further studies to confirm the value of bands as indicators of age at instar, with a view to enrich the knowledge of the biology and population dynamics of this long-lived species.

Keywords : Growth band, age, growth, moulting, endocuticle, cuticle, snow crab

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ.....	IX
ABSTRACT	XI
TABLE DES MATIÈRES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XV
LISTE DES FIGURES.....	XVII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
L'importance de la détermination de l'âge.....	1
Le problème de la détermination de l'âge des crustacés	4
Structure et composition de la cuticule des crustacés	6
Le processus de la mue chez les crustacés	9
Le crabe des neiges (<i>Chionoecetes opilio</i>) : notre espèce modèle	13
Objectifs spécifiques.....	16
CHAPITRE 1 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	17
1.1 RÉCOLTE ET CARACTÉRISATION DES CRABES DES NEIGES.....	17
1.2 EXPERIENCES ET PRELEVEMENT ET TRAITEMENT DES PEDONCULES	
OCULAIRES	20

1.3 ANALYSES STATISTIQUES	26
CHAPITRE 2 RÉSULTATS.....	31
2.1 DESCRIPTION DE LA CUTICULE ET DE SA DYNAMIQUE AU TRAVERS LA MUE	31
2.2 IDENTIFICATION, LECTURE, LOCALISATION ET ÉPAISSEUR DES BANDES DE CROISSANCE.....	41
2.3 REPRODUCTIBILITÉ DES DÉCOMPTES DE BANDES DE CROISSANCE	46
2.4 RELATIONS ENTRE LE NOMBRE DE BANDES DE CROISSANCE ET LES CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES DU CRABE	46
2.5 RELATION ENTRE LE NOMBRE DE BANDES DE CROISSANCE, LE STADE DE DÉVELOPPEMENT ET L'ÂGE ESTIMÉ	52
2.6 AJOUT DES BANDES DE CROISSANCE APRÈS LA MUE	56
CHAPITRE 3 DISCUSSION.....	61
3.1 DETECTION ET LECTURE DES BANDES DE CROISSANCE.....	61
3.2 TAILLE DU CRABE, DÉVELOPPEMENT DE LA CUTICULE ET NOMBRE DE BANDES DE CROISSANCE	64
3.3 SIGNIFICATION DES BANDES DE CROISSANCE.....	65
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	73
ANNEXE I.....	75
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	81

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1 : Nombre de sections transversales par pédoncule oculaire en fonction de la région de coupe (voir Figure 2) et de la largeur de carapace du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*).....25
- Tableau 2 : Équation, coefficient de détermination ajusté (r^2), effectif (n), valeur auxiliaire (F) et probabilité (p) des régressions linéaires par permutation (subadultes) et simples (adultes) de l'épaisseur (en μm) de l'endocuticule (EE) ou de la cuticule (ECC) du pédoncule oculaire sur la largeur de carapace (LC, en mm) du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*).....33
- Tableau 3 : Succès de détection (en % du nombre de pédoncules examinés, qui apparaît entre parenthèses) des bandes de croissance dans le pédoncule oculaire gauche ou droit et simultanément dans les deux pédoncules oculaires du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) représenté par des exuvies, des subadultes vivants en prémue, en mue ou en postmue (laboratoire) et des adultes vivants tous états de carapace confondus (terrain).....44
- Tableau 4 : Équation, coefficient de détermination ajusté (R^2), effectif (n), valeur auxiliaire (F) et la probabilité (p) des régressions linéaires multiples par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance (NB) du pédoncule oculaire gauche ou droit sur la largeur de carapace (LC, en mm) et l'épaisseur (en μm) de l'endocuticule (EE) ou de la cuticule (ECC) de tous les crabes des neiges (*Chionoecetes opilio*) vivants examinés dans cette étude.....50

Tableau 5 : Équations, coefficient de détermination ajusté (r^2), valeur auxiliaire (F) et probabilité de la régression linéaire par permutation entre le logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance (NB) et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement (A, en ans) pour les mâles et femelles subadultes et adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)..... 55

Tableau 6 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % (IC) de la largeur de carapace postmue (LC_{post}) et du nombre de bandes de croissance (NB) comptées dans un pédoncule oculaire avant la mue et dans l'autre pédoncule oculaire après la mue pour des mâles et femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) sacrifiés à différents temps après la mue..... 57

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Pédoncule oculaire gauche du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) après enlèvement de la lentille et nettoyage.....24
- Figure 2 : Dans les graphiques à gauche, régression linéaire par permutation du logarithme naturel (ln) de l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire sur la largeur de carapace (mm) des mâles et des femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) à différentes phases du cycle de mue ou leurs exuvies34
- Figure 3 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % du logarithme naturel (ln) de l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire à différentes phases du cycle de mue (prémue, en mue, postmue) des mâles et femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) ou de leurs exuvies35
- Figure 4 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % de l'épaisseur de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire en fonction de l'état de carapace (EC, 1 à 5) des femelles et mâles adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*).....37
- Figure 5 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % du rapport entre l'épaisseur de l'endocuticule et l'épaisseur totale de la cuticule du pédoncule oculaire chez le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) à différentes phases du cycle de mue (prémue, en mue, postmue et exuvie) des mâles et femelles subadultes (■, panneau du haut) et en fonction de l'état de carapace des mâles (●) et femelles (▲) adultes (panneau du bas)40

- Figure 6 : Interprétation des bandes de croissance de l'endocuticule du pédoncule oculaire du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) selon différents cas de figures rencontrés..... 42
- Figure 7 : Graphique de biais présentant la moyenne, l'intervalle de confiance à 95 % et l'effectif du nombre de bandes de croissance compté par un deuxième lecteur en fonction des comptes d'un premier lecteur pour un même échantillon de pédoncules oculaires gauches ou droits appartenant à des mâles et femelles subadultes ou adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)..... 47
- Figure 8 : Graphique de biais présentant la moyenne, l'intervalle de confiance à 95 % et l'effectif du nombre de bandes de croissance dans le pédoncule oculaire droit en fonction du nombre de bandes déterminé pour le pédoncule oculaire gauche chez des mâles et femelles subadultes ou adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). . 48
- Figure 9 : Régressions linéaires par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire gauche ou droit (une observation par individu) sur la largeur de carapace (mm) des mâles (○) et femelles (△) subadultes et adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)..... 49
- Figure 10 : Régressions linéaires multiples par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire droit ou gauche sur la largeur de carapace (mm) et l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule de tous les crabes des neiges (*Chionoecetes opilio*) vivants mâles (○), femelles (△) et des deux sexes (◇) examinés dans cette étude 51

- Figure 11 : Graphiques de biais de l'âge estimé moyen à l'atteinte du stade de développement (\blacktriangle , ans) et du stade de développement moyen (\bullet), avec les intervalles de confiance (95 %) et les effectifs, en fonction du nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire pour les subadultes en prémue ou en mue et pour les subadultes en postmue combinés aux adultes (en postmue définitive) du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*).....54
- Figure 12 : Régression linéaire par permutation du logarithme naturel (\ln) du nombre de bandes du pédoncule oculaire sur l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement pour les mâles et les femelles subadultes (Δ) et adultes (\circ) du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*).....55
- Figure 13 : Écart moyen et intervalle de confiance à 95 % entre le nombre de bandes de croissance comptées dans un pédoncule oculaire après la mue et dans l'autre pédoncule oculaire avant la mue pour des mâles et femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) sacrifiés à différents temps après la mue58
- Figure 14 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % de la différence entre le nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement en fonction de l'état de carapace (EC 1 à 5) des mâles et femelles adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*).....59

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'importance de la détermination de l'âge

La détermination de l'âge est nécessaire pour calculer le recrutement et les taux de tous les autres processus dépendants de l'âge qui déterminent la productivité des populations. Conséquemment, la connaissance de l'âge est importante pour la mise en place de plans de conservation pour les espèces exploitées ou en péril (Campana, 2001). La détermination de l'âge permet d'éviter de surexploiter une population ou d'en promouvoir le rétablissement, en effectuant des estimations du taux de croissance et de mortalité qui reflètent la réalité (Lai et Gunderson, 1987; Rivard et Foy, 1987; Bradford, 1991; Campana, 2001).

Les méthodes de détermination de l'âge sont bien développées pour certains taxons. La détermination de l'âge des arbres par leurs anneaux de croissance et de plusieurs animaux par leurs parties calcifiées, tels que l'exosquelette des coraux, la coquille des mollusques, les statolithes des lamproies et céphalopodes ou les otolithes chez la plupart des poissons, sont des cas bien connus (Hurley *et al.*, 1985; Volk, 1986; Jackson, 1989; Campana, 1999; Cherubini *et al.*, 2003). Par exemple, l'âge des arbres est déterminé à l'aide d'une carotte prélevée par une tarière au milieu de l'arbre à une hauteur du sol prédéterminée, généralement à environ 1 m. Les anneaux de croissance annuels des arbres sont identifiés, datés et comptés de l'écorce jusqu'au cœur de l'arbre (Cherubini *et al.*, 2003). Les anneaux de croissance annuels se déposent suite à des conditions environnementales particulières; par exemple, un fort changement de température ou de précipitations (Boninsegna *et al.*, 1989; Cherubini *et al.*, 2003). Certains anneaux de croissance annuels peuvent être absents ou difficiles à lire. Les limites des anneaux de

croissance sont parfois imprécises et plusieurs lectures des anneaux doivent donc être effectuées pour obtenir une estimation d'âge fiable (Cherubini *et al.*, 2003).

Chez les poissons, les otolithes sont des structures bien documentées pour la détermination de l'âge. Les otolithes sont trois paires de structures calcifiées (*lapilli*, *sagittae* et *asterisci*), utilisées pour l'équilibre et l'audition, qui sont retrouvés dans les oreilles internes de la plupart des poissons (Fowler *et al.*, 1995; Campana, 1999). Les otolithes sont composés surtout de carbonate de calcium et d'une matrice organique sans collagène (Campana, 1999). L'âge et la croissance des poissons sont déterminés à partir des bandes (annuli) journalières ou annuelles de croissance visibles dans les otolithes. Un changement de la largeur des bandes ou de leur composition élémentaire peut témoigner d'événements de vie importants, tels que la métamorphose ou encore un changement de la température de l'eau, de la quantité et de la qualité de la nourriture, du taux d'oxygène ou du niveau de pollution industrielle (Neilson et Geen, 1982; Jones, 1992). Ainsi, l'analyse de la composition chimique (éléments trace, isotopes) des otolithes en combinaison avec l'âge peut permettre d'identifier des stocks ou l'historique de migration, l'histoire environnementale et la chronologie d'événements stressants comme l'exposition à des contaminants chez des individus (Campana, 1999, 2005). La méthode de préparation des otolithes est quelque peu différente selon l'espèce de poisson ainsi que la grosseur de l'otolithe utilisée. Généralement, la méthode consiste à prélever l'otolithe sagittal, le nettoyer et l'envelopper dans une résine à faible viscosité, couper des sections du bloc de résine, puis polir et éclaircir les sections (avec de l'huile, par attaque à l'acide ou par brûlure) ou les répliquer sur une pellicule d'acétate pour observer les bandes sous un microscope (Secor *et al.*, 1992).

Pour estimer l'âge des poissons, deux informations doivent être connues : l'âge à la formation du premier annulus, qui est déterminé généralement par élevage en laboratoire, et la précision de la lecture des annuli déterminée par validation (Geffen, 1992; Jones, 1992). Les développements technologiques récents permettent une interprétation plus précise des microstructures des otolithes. Par exemple, une microsonde électronique est utilisée pour quantifier la composition élémentaire d'un otolithe (Jones, 1992). Les bandes annuelles de croissance sont formées de deux zones contigües apparaissant sur la *sagitta* des poissons, de caractéristiques structurales et chimiques différentes et causées par un changement de saison. La zone de croissance lente, plutôt opaque, est composée d'une matrice organique alors que la zone de croissance rapide, plutôt hyaline, est composée essentiellement d'une matrice inorganique (Kelly et Wolf, 1959; Pannella, 1971). Les bandes journalières de croissance sont incluses dans les zones des bandes annuelles de croissance et sont donc très nombreuses et étroites. Elles sont formées à une fréquence constante et apparaissent souvent comme une séquence régulière avec des transitions en douceur à la fois dans leur largeur et leur contraste (Campana, 1992). La mesure de la largeur de chaque bande journalière de croissance peut être utilisée pour déduire la croissance somatique quotidienne (Jones, 1992).

L'analyse des otolithes comporte certains inconvénients et difficultés. Premièrement, le poisson doit être sacrifié pour récolter les otolithes. Également, la lecture des otolithes peut être difficile durant certains stades de vie comme lors de la métamorphose. La lecture des otolithes est aussi difficile chez les vieux poissons parce que les bandes sont incomplètes ou compressées à la limite de l'otolithe (Neilson et Geen, 1982; Jones, 1992). Dans d'autres cas, certaines marques peuvent à tort être considérées comme des bandes de croissance, ce qui résulte en une surestimation de l'âge du poisson et une sous-estimation du taux de croissance somatique. Des incohérences entre lecteurs des bandes de l'otolithe peuvent survenir parce que la capacité de résolution ou de détection de certains

microscopes optiques n'est pas suffisante pour dénombrer précisément les bandes journalières de croissance (Neilson et Geen, 1982).

Le problème de la détermination de l'âge des crustacés

Les arthropodes se distinguent des autres embranchements d'animaux par un exosquelette rigide, un système circulatoire ouvert et des pattes articulées. L'embranchement des arthropodes comporte cinq sous-embranchements, dont les crustacés. Près de 68 000 espèces vivantes de crustacés ont été décrites à ce jour (Squires, 1990; Brusca et Brusca, 2002). Les crustacés font partie des organismes aquatiques les plus exploités au Canada (MPO, 2011a) et ailleurs dans le monde (FAO, 2005).

Les crustacés muent plus ou moins fréquemment et à chaque fois sont présumés perdre toutes les structures dures qui pourraient enregistrer l'âge (Hartnoll, 2001; Vogt, 2012). Il est donc seulement possible d'approximer leur âge, ce qui complique et rend moins certaine l'évaluation de l'état des populations. Les techniques classiques utilisées pour estimer l'âge des crustacés comprennent l'analyse modale des fréquences de taille (Tully et Hillis, 1995; Gendron et Sainte-Marie, 2006), le marquage (Hartnoll, 2001; Fonseca *et al.*, 2008) et la synthèse des données sur la fréquence de mue et l'accroissement de taille à la mue obtenues en laboratoire ou *in situ* (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002). De plus, une nouvelle méthode qui repose sur la mesure de la concentration de lipofuscine dans le ganglion céphalothoracique ou le tissu neural de l'œil a récemment été développée pour déterminer l'âge des crustacés. La lipofuscine est un déchet métabolique qui semble s'accumuler dans les tissus neuraux tout au long de la vie de l'animal (Sheehy, 1990). Deux techniques de mesure de la lipofuscine ont été testées, soit la quantification

des granules de lipofuscine sur des coupes histologiques par analyse d'images en microscopie par fluorescence (Sheehy, 1990; Wahle *et al.*, 1996; Kodama *et al.*, 2006) et le dosage de la lipofuscine extraite en spectrofluorimétrie (Ju *et al.*, 1999, 2001). Cependant, cette méthode ne semble pas très prometteuse pour toutes les espèces de crustacés (Allain *et al.*, 2011a, 2011b). De plus, le taux d'accumulation de la lipofuscine peut-être conditionné par des facteurs extrinsèques (température) et des circonstances individuelles (alimentation, comportement) qui modifient le taux de métabolisme (Sheehy, 1990; O'Donovan et Tully, 1996). La mesure de la lipofuscine, comme les méthodes classiques de détermination de l'âge des crustacés, permettrait surtout de différencier les cohortes dans les populations naturelles. Toutes les méthodes existantes pour la détermination de l'âge des crustacés sont souvent peu pratiques, laborieuses et ne permettent pas la mesure de l'âge individuel requise par exemple pour reconnaître des phénotypes à croissance lente ou rapide.

Récemment, des « bandes de croissance » ont été observées dans la cuticule du pédoncule oculaire et l'osselet mésocardiaque du moulin gastrique de plusieurs espèces de crustacés décapodes d'eaux froides ou tempérées, dont le crabe des neiges *Chionoecetes opilio* et le homard américain *Homarus americanus* (Kilada *et al.*, 2012). Sur des coupes histologiques minces, ces bandes de croissance apparaissent dans l'endocuticule comme une zone translucide bordée d'une ligne noire courant en parallèle à la surface de la cuticule. Ces bandes de croissance ne semblent pas être comparables aux microlamelles observées précédemment dans la cuticule des crustacés par plusieurs auteurs (par ex. : Pütz et Buchholz, 1991; Pratoomchat *et al.*, 2002a; Raabe *et al.*, 2005a) : elles sont moins nombreuses, plus épaisses et structurellement différentes. Le nombre de ces bandes semble corrélé positivement à la taille des individus et les bandes pourraient donc représenter un indicateur de l'âge ou du nombre de mues effectuées (Kilada *et al.*, 2012) ou plus simplement un élément structurel lié à l'épaisseur de la cuticule. La persistance de marques d'âge ou de mue dans la cuticule de ces organes pourrait impliquer un processus de mue différent qu'ailleurs dans l'exosquelette, possiblement parce que ces parties sont

d'importance stratégique pour l'alimentation et la croissance de l'animal. En effet, l'osselet mésocardiaque du moulin gastrique est impliqué dans le broyage des aliments et ne semble pas être perdu à la mue (Kilada *et al.*, 2012) et le pédoncule oculaire abrite l'organe « X » qui joue un rôle clé dans le contrôle de la mue (Brusca et Brusca, 2002). Une étude préliminaire de Leland *et al.* (2011) a aussi rapporté la présence de marques pouvant être des bandes de croissance dans les osselets prépyloriques, zygodardiaques et pyloriques du moulin gastrique de neuf individus appartenant à cinq espèces de crustacés décapodes d'eaux tempérées ou chaudes. Leur étude suggérait la possibilité d'une relation entre la longueur du corps de l'animal et le nombre de bandes de croissance retrouvées dans les osselets du moulin gastrique.

Ces observations et interprétations préliminaires des bandes de croissance doivent évidemment être confirmées par des études plus approfondies sur des espèces modèles et c'est la motivation du présent travail. Avant d'énoncer les objectifs de notre travail, nous proposons une description de la structure et de la composition de la cuticule des crustacés, un survol du processus de la mue et un bref compte rendu des éléments de la biologie et de la dynamique de population qui font du crabe des neiges un bon modèle pour l'exploration de la valeur des bandes de croissance de la cuticule en tant qu'indicateur d'âge.

Structure et composition de la cuticule des crustacés

La plupart des crustacés ont un exosquelette rigide. Leur cuticule a trois composantes : une petite couche externe dense, l'épicuticule, une couche mitoyenne plus épaisse et moins dense, la procuticule, et une couche interne membraneuse (Brusca et Brusca, 2002). La face externe de l'épicuticule est une couche protectrice de lipoprotéines,

appelée aussi la couche de ciment, sous laquelle se trouve une couche de cire. La cire de cette couche est une longue chaîne d'hydrocarbures, d'esters d'acides gras et d'alcools, formant une barrière au passage de l'eau. Les couches de ciment et de cire couplées ensemble assurent également une protection contre les bactéries envahissantes. Ces deux couches les plus externes permettent donc d'isoler l'intérieur du crabe de l'environnement extérieur. La couche la plus interne de l'épicuticule est formée de cuticuline, constituée surtout de protéines. La cuticuline rend l'exosquelette dur (Brusca et Brusca, 2002) pour résister aux abrasions ou aux lésions de l'épicuticule. La procuticule est composée principalement de couches de microfibrilles de protéines et de chitine liées entre elles en un complexe glycoprotéique (Warner, 1977; Ruppert et Barnes, 1994; Pratoomchat *et al.*, 2002b). Ces microfibrilles forment une série de microlamelles parallèles à la surface de la cuticule. Au sein d'une microlamelle, toutes les microfibrilles sont parallèles les unes aux autres. L'orientation des microfibrilles de chaque microlamelle successive change de direction de façon régulière pour former un patron hélicoïdal sur toute l'épaisseur de la procuticule. Ce patron hélicoïdal crée une structure torsadée et pressée (« *twisted plywood structure* » ou modèle de Bouligand) assurant la robustesse de la cuticule (Warner, 1977; Chen *et al.*, 2008). La procuticule est la partie la plus épaisse et la plus solide de l'exosquelette et protège contre la compression et les stress mécaniques que peut subir l'animal.

La procuticule peut, de plus, être subdivisée en deux couches : l'exocuticule vers l'extérieur et l'endocuticule vers l'intérieur (Ruppert et Barnes, 1994). L'exocuticule est composée de microlamelles fines et serrées alors que les microlamelles de l'endocuticule sont plus épaisses et empilées lâchement (Warner, 1977). La différence dans la structure de l'exocuticule et l'endocuticule cause une discontinuité mécanique à la frontière de ces deux composantes (Raabe *et al.*, 2005a). Les protéines de l'exocuticule peuvent être durcies par sclérisation et minéralisation à certains endroits, tels que sur les pinces, où la solidité et la rigidité extrêmes sont nécessaires (Ruppert et Barnes, 1994; Pratoomchat *et al.*, 2002a)

pour résister à des stress de torsion et de cisaillement. Là où la flexibilité est requise, telles les articulations des pattes, l'exocuticule n'est pas sclérifiée. L'endocuticule est composée de moins de protéines et de plus de chitine que l'exocuticule. L'endocuticule n'est pas sclérifiée, mais est généralement minéralisée avec du carbonate de calcium, ce qui la rend plus souple que l'exocuticule (Roer et Dillaman, 1984; Ruppert et Barnes, 1994; Pratoomchat *et al.*, 2002a).

L'endocuticule est suivie vers l'intérieur par une couche membraneuse non calcifiée constituée de protéines et de chitine (Waddy *et al.*, 1995). Enfin, l'épiderme sous-jacent à toute la cuticule est constitué d'un épithélium cubique simple reposant sur une membrane basale distincte qui forme la limite de l'hémocèle. L'épiderme est responsable de la sécrétion de la cuticule et contient différentes glandes unicellulaires, dont certaines pénètrent jusqu'à la surface de la cuticule par des petits canaux (Brusca et Brusca, 2002). D'autres canaux contenant des tubules passent au travers de l'exosquelette vers la surface. Ces tubules jouent un rôle important dans le transport des ions minéraux et dans l'alimentation de la cuticule pendant la formation de la nouvelle cuticule après la mue (Chen *et al.*, 2008).

La cuticule est dure et rigide grâce à deux processus, la sclérification et la minéralisation. Pour produire une structure rigide sclérifiée, les molécules protéiques doivent être croisées et collées sur une autre molécule par des liens orthoquinones (tannage quinonique). L'agent collant est catalysé par des polyphénols oxydases présentes dans les couches de protéines de la cuticule (Roer et Dillaman, 1984; Brusca et Brusca, 2002). La sclérification débute dans la couche de cuticuline de l'épicuticule et progresse au travers de la procuticule à différents degrés, selon le lieu, et elle est révélée par un assombrissement distinctif (Brusca et Brusca, 2002). Durant le processus de sclérification, la cuticule

commence à se sécher, à se rigidifier et devient résistante à la dégradation chimique et physique via le processus de tannage quinonique de la matrice de protéines et de chitine (Pratoomchat *et al.*, 2002b). La minéralisation de l'exosquelette est accomplie par la déposition de carbonate de calcium et de phosphate de calcium dans la procuticule (Ruppert et Barnes, 1994; Brusca et Brusca, 2002).

Le processus de la mue chez les crustacés

La croissance des crustacés est dite de type indéterminé quand il y a une mue périodique jusqu'à la mort de l'animal et de type déterminé quand il y a une mue terminale programmée (Brusca et Brusca, 2002). À cause de leur exosquelette rigide, les crustacés ont un patron de croissance externe en paliers qui se fait à la mue. Cela implique la perte périodique de l'exosquelette et le développement à chaque fois d'une nouvelle cuticule plus grande que l'ancienne (Brusca et Brusca, 2002). L'exuviation est contrôlée par l'entremise de deux hormones antagonistes. L'hormone inhibitrice de la mue (HIM) est sécrétée par un complexe de glandes de l'organe « X », qui est localisé dans la région du nerf du pédoncule oculaire appelée *medulla terminalis* (Brusca et Brusca, 2002). L'HIM prévient l'activité biosynthétique des glandes de mue (organe « Y ») qui produisent l'hormone de mue connue sous le nom d'ecdystéroïde (Waddy *et al.*, 1995). L'organe « Y » est situé dans la partie antérolatérale ou antérieure (souvent près des antennes ou des pièces buccales) du céphalothorax chez les homards et les crabes respectivement (Sochasky *et al.*, 1972; Le Roux, 1974). L'HIM est apportée par transport axonal vers une zone de stockage appelée glande sinusale, qui semble contrôler la libération de l'HIM dans l'hémolymphe. Aussi longtemps que des niveaux suffisants d'HIM sont présents dans l'hémolymphe, la production d'ecdystéroïde par l'organe « Y » est inhibée. L'organe « Y », une fois

désinhibé, synthétise et sécrète des ecdystéroïdes qui enclenchent la suite des changements biochimiques et physiologiques qui aboutissent à la mue (Waddy *et al.*, 1995).

L'activation de la prémue et des phases de mue subséquentes est initiée par des apports sensoriels au système nerveux central. Les stimuli sont externes pour certains crustacés (par ex. : photopériode) et internes pour d'autres (par ex. : croissance des tissus mous). Les stimuli externes ou internes sont transmis par le système nerveux central vers la *medulla terminalis* et l'organe « X ». Les stimuli appropriés vont inhiber la sécrétion d'HIM, entraînant finalement la production d'ecdystéroïdes et l'initiation d'un nouveau cycle de mue (Brusca et Brusca, 2002).

Le cycle de mue des crustacés comprend cinq grandes phases : prémue (stade D, comprenant cinq sous-stades D₀ à D₄), exuviation (stade E), postmue (comprenant six stades et sous-stades A₁ et A₂, B₁₋₂, C₁ à C₃) et intermue qui est désignée stade C₄ (Waddy *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002). L'individu en postmue ou en intermue est désigné par le terme « stade de développement » en français ou « instar » en anglais (Ruppert et Barnes, 1994; Brusca et Brusca, 2002). Par convention chez les crabes, chaque stade de développement successif est désigné par un rang numérique qui correspond au nombre de mues effectuées depuis la métamorphose de mégalope en petit crabe. La phase de prémue débute en D₀ lorsque l'épiderme se sépare de la cuticule. L'épiderme libère un mélange de chitinase et de protéase afin de liquéfier et résorber l'ancienne endocuticule, séparant ainsi l'exosquelette de l'épiderme. La réabsorption des sels minéraux de l'ancienne cuticule débute (Ruppert et Barnes, 1994; Waddy *et al.*, 1995; Brusca et Brusca, 2002; Hébert *et al.*, 2002). En D₁, la résorption de la couche membraneuse commence et l'épiderme sécrète la nouvelle épicuticule directement au-dessus de lui-même (Hébert *et al.*, 2002). En D₂, une nouvelle exocuticule est formée pendant que la vieille endocuticule continue d'être

décalcifiée et que sa digestion débute (Waddy *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002). Au sous-stade D_2 , la sécrétion de l'épicuticule et de l'exocuticule se termine. L'exocuticule augmente en épaisseur en D_3 et l'épaisseur de la nouvelle cuticule atteint approximativement le tiers de celle de la vieille cuticule (Hébert *et al.*, 2002). Le calcium réabsorbé durant la prémue est stocké dans le gastrolithe chez les homards et dans l'hémolymphe chez les crabes pour une réutilisation ultérieure (Greenaway, 1983; Waddy *et al.*, 1995; Brusca et Brusca, 2002). À la fin de la phase de prémue en D_4 , l'animal a un exosquelette et une nouvelle cuticule sous-jacente très molle, formée d'une épicuticule et d'une exocuticule, et est prêt pour l'exuviation (Waddy *et al.*, 1995; Brusca et Brusca, 2002; Hébert *et al.*, 2002).

L'exuviation comporte une étape passive et une étape active. Pendant l'étape passive, l'eau est absorbée massivement par osmose. Pendant l'étape active, l'exosquelette (exuvie) s'ouvre à la suture thoraco-abdominale, permettant le soulèvement de la vieille carapace, et l'individu s'en extirpe (Waddy *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002). La capacité de l'animal à s'extraire de son exosquelette repose sur la flexibilité du corps permis par la nouvelle cuticule non durcie (Brusca et Brusca, 2002). Lors de la phase de postmue, au stade A la nouvelle cuticule est d'abord molle et flexible. L'individu absorbe encore plus d'eau entraînant une augmentation du volume corporel, et la nouvelle cuticule molle s'étire. La nouvelle cuticule se compose alors seulement de deux couches, l'épicuticule et l'exocuticule, suivie de l'épiderme. L'endocuticule commence à être formée au sous-stade A_2 et au stade B, alors que l'exocuticule se minéralise et que certains appendices stratégiques, comme les mandibules et les pinces, se durcissent par calcification permettant graduellement la reprise de l'alimentation. La marge entre l'exocuticule et l'endocuticule est plissée en A_2 , mais devient lisse et régulière en B_{1-2} . La formation de l'endocuticule continue pendant les sous-stades C_1 à C_3 . Aux sous-stades B_{1-2} , l'exocuticule et l'endocuticule ont environ la même épaisseur, alors qu'aux sous-stades C_{1-2} l'épaisseur de l'endocuticule surpasse celle de l'exocuticule (Waddy *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002).

L'épaississement et le durcissement de la cuticule du stade A au stade C proviennent d'une augmentation du nombre de microlamelles déposées et d'une certaine compaction de ces microlamelles (Pratoomchat *et al.*, 2002b). La couche membraneuse se développerait avant ou pendant le stade d'intermue C₄, ce qui compléterait le développement de la cuticule (Waddy *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002). Finalement, l'animal développe ses tissus internes sans augmentation du volume externe, accumule des réserves énergétiques et, s'il est suffisamment vieux, commence la maturation des gonades (Waddy *et al.*, 1995; Hébert *et al.*, 2002).

Durant la phase postmue, avant que la nouvelle cuticule commence à durcir, l'animal est assez vulnérable au stress osmotique, aux blessures et à la prédation. Plusieurs crustacés benthiques s'isolent durant cette période, se cachant sur le fond, et ne se nourrissant pas ou peu (Brusca et Brusca, 2002; Stevens, 2012). Le temps nécessaire pour le plein épaississement et durcissement de la nouvelle cuticule varie beaucoup entre les espèces de crustacés, ce temps étant généralement plus long chez les gros crustacés (Brusca et Brusca, 2002) et les espèces d'eaux froides (Mezquita *et al.*, 1999). Par exemple, chez le mâle du crabe des neiges, après la mue terminale la cuticule du céphalothorax durcit pendant au moins 5-9 mois alors que celle des pinces peut prendre 2-3 ans avant de devenir complètement dure (Dutil *et al.*, 2000; Godbout *et al.*, 2002; Fonseca *et al.*, 2008). Le processus est beaucoup plus rapide chez le crabe des palétuviers (*Scylla serrata*), une espèce tropicale, chez qui le durcissement de la cuticule prend seulement environ 25-30 jours (Pratoomchat *et al.*, 2002a).

Le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) : notre espèce modèle

Plusieurs raisons ont motivé le choix du crabe des neiges comme espèce modèle pour cette étude. Premièrement, c'est une espèce cryophile dont la croissance est bien décrite et très semblable partout dans son aire de distribution (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998; Orensanz *et al.*, 2007). Deuxièmement, pour la phase benthique les modes dans les distributions de fréquences de taille, représentant les stades de développement, sont nets et l'âge moyen d'un stade peut être estimé en se basant sur des analyses modales car le recrutement est annuel et la croissance est lente (Lovrich *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998; Comeau *et al.*, 1998). Troisièmement, le crabe des neiges est une espèce longévive qui peut atteindre un âge supérieur à 10-15 ans selon le sexe (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998; Comeau *et al.*, 1998) et donc le nombre de bandes de croissance pourrait être très variable en fonction de la taille. Quatrièmement, cette espèce a une mue terminale (Conan et Comeau, 1986) après laquelle les individus peuvent vivre encore 7-9 ans (Fonseca *et al.*, 2008; Kon *et al.*, 2010) et il serait donc possible de vérifier si les bandes de croissance s'ajoutent annuellement même en l'absence de mue. Finalement, les méthodes d'élevage de cette espèce sont bien maîtrisées, ce qui facilite la réalisation d'expériences contrôlées.

Le crabe des neiges est une espèce à cycle de vie complexe comprenant une phase benthique et une phase larvaire planctonique. Dans le nord du golfe du Saint-Laurent, lieu de notre étude, la phase benthique du crabe des neiges occupe principalement des fonds meubles où la température est inférieure à 4–5 °C (Bailey et Elner, 1989; Sainte-Marie *et al.*, 2005). L'accouplement du crabe des neiges se produit en hiver (première ponte des femelles) ou au printemps (pontes ultérieures des femelles) (Sainte-Marie, 1993). Les œufs sont incubés sous l'abdomen de la femelle pour environ deux ans et l'éclosion se produit entre la fin d'avril et la fin de juin, généralement 2 à 3 semaines après la floraison planctonique (Sainte-Marie, 1993; Starr *et al.*, 1994). La phase de vie larvaire comprend

deux stades zoé consécutifs (zoé I et II) qui demeurent dans la colonne d'eau du mois de juin à juillet ou août. La zoé II mue en larve mégaloïde (appelée aussi postlarve) vers la fin du mois de juillet ou d'août et cette dernière s'établit sur le fond et se métamorphose en petit crabe quelque temps entre août et octobre (Lovrich *et al.*, 1995; Conan *et al.*, 1996). La variabilité temporelle possible dans le moment de la transition de zoé à mégaloïde et de mégaloïde à petit crabe est fonction de la date de l'émergence des larves et de la durée du développement larvaire qui est directement reliée à la température des eaux de surface de la couche mélangée (synthèse dans Sainte-Marie *et al.*, 2005).

La croissance du crabe des neiges pendant la phase benthique est semblable entre les femelles et les mâles et les stades de développement sont facilement reconnaissables dans une distribution de fréquences de taille jusqu'au stade 8 (Lovrich *et al.*, 1995). Les femelles et les mâles mueraient environ deux fois par année jusqu'au stade 6, puis la fréquence de mue diminuerait à une fois par année ou moins (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia *et al.*, 1998; Comeau *et al.*, 1998). Les individus des deux sexes effectuent éventuellement une mue terminale, après laquelle ils sont appelés adultes (Sainte-Marie, 1993). Les femelles immatures (stades 1 à 4), sans ovaires apparents, ont une largeur de carapace (LC) moyenne d'environ 3 mm au stade 1 et de 10 mm au stade 4 qui serait atteint à l'âge post-métamorphose de deux ans. Les femelles deviennent ensuite prépubères aux stades 5 à 8 qui sont caractérisés par des ovaires apparents dont la couleur progresse du blanc à l'orange entre 20 et 55 mm de LC et pour un âge estimé de 3 à 5 ans. La mue terminale des femelles, qui détermine l'atteinte de la maturité sexuelle, survient généralement à l'un des stades 9 (environ 47 mm LC), 10 (56 mm LC) ou 11 (67 mm LC) pour un âge estimé de 5 à 7 ans. Les femelles matures sont appelées primipares après leur première ponte et multipares après leur deuxième ponte (Alunno-Bruscia *et al.*, 1998; Comeau *et al.*, 1998). Quant aux mâles, ils sont immatures, c'est-à-dire sans sperme, du stade 1 (3 mm LC) jusqu'au stade 7 (28 mm LC) et un âge estimé à 4 ans. Les mâles deviennent ensuite adolescents au stade 8 (38 mm LC), un stade caractérisé par la

production de sperme et de spermatophores mais avec des pinces non différenciées, et peuvent le demeurer jusqu'au stade 13 (115 mm LC) et un âge estimé à 10 ans. Enfin, la plupart des mâles vont effectuer une mue terminale au cours de laquelle les pinces se différencient à l'un des stades 9 à 14 et à une LC de 51 à 136 mm et un âge estimé de 6 à 11 ans (Sainte-Marie *et al.*, 1995). Les crabes immatures, les femelles prépubères et les mâles adolescents sont collectivement appelés subadultes.

L'espérance de vie maximale d'un crabe des neiges après sa mue terminale serait d'au moins 7 à 9 ans (Fonseca *et al.*, 2008; Kon *et al.*, 2010), pour un âge total post-métamorphose maximum d'environ 12 à 16 ans pour les femelles et de 13 à 20 ans pour les mâles selon le stade de développement à la mue terminale et en supposant une mue annuelle après les deux premières années de vie benthique. L'apparence de la carapace change graduellement après la mue terminale et ce changement est codifié par une échelle de cinq états de carapace (EC) qui représentent une mesure approximative du temps écoulé depuis l'ultime mue (Sainte-Marie, 1993). Par exemple, une étude de marquage dans le fjord du Saguenay a évalué que les crabes adultes mâles d'EC 1, 2, 3, 4 et 5 avaient effectué leur mue terminale respectivement de 0–6 mois, 0,7–2,9 ans, 2,1–4,7 ans, 4,5–6,4 ans et plus de 5,4 ans auparavant (Fonseca *et al.*, 2008).

La pêche commerciale du crabe des neiges, avec des casiers, a commencé en 1966 dans le golfe du Saint-Laurent. L'exploitation du crabe des neiges est réglementée par une largeur de carapace légale minimum de 95 mm, un quota, une limitation du nombre de casiers alloués par permis et par une saison (Bailey et Elner, 1989). Les casiers doivent avoir un maillage assez grand pour permettre à la plupart des crabes femelles et aux crabes immatures de sortir et seulement les crabes mâles ayant la taille légale peuvent être débarqués. De plus, lorsque le seuil de 20 % de capture en mer de crabes récemment mués

(EC 1, appelés aussi crabes blancs) est dépassé, il y a fermeture de la pêche (MPO, 2011a, 2011b). Le recrutement à la pêche et les débarquements peuvent fluctuer de façon importante d'une année à l'autre en raison des facteurs densité-dépendants ou densité-indépendants (Conan et Comeau, 1986; Sainte-Marie, 1997; MPO, 2011b). Il est donc nécessaire de bien évaluer l'état des populations de crabe des neiges pour assurer leur conservation et la rentabilité de la pêche (par ex.: Hare et Dunn, 1993). La valeur des débarquements canadiens de crabe des neiges a atteint près de 380,6 M\$ en 2011, ce qui en fait l'une des deux plus importantes pêcheries au Canada en termes de valeur au débarquement (MPO, 2011c).

Objectifs spécifiques

L'objectif général de cette étude est d'évaluer la possibilité que les bandes de croissance observées dans la cuticule du pédoncule oculaire du crabe des neiges soient (1) des marques de mue, (2) des marques de croissance annuelle ou (3) des artéfacts de la préparation histologique ou des marques structurelles sans rapport avec le nombre de mues ou l'âge. Pour ce faire, nous avons documenté les changements qui surviennent dans la cuticule en fonction de la mue chez les crabes subadultes et du temps écoulé depuis la mue terminale chez les crabes adultes. Nous avons vérifié la reproductibilité des lectures de bandes par deux observateurs indépendants et la symétrie bilatérale (entre l'œil droit et le gauche) du dépôt des bandes. Nous avons finalement exploré les relations entre le nombre de bandes et la taille du crabe, l'épaisseur de sa cuticule, son état de carapace et son stade de développement (nombre de mues effectuées) chez des crabes expérimentaux ou des crabes récoltés dans la nature.

CHAPITRE 1

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1 RÉCOLTE ET CARACTÉRISATION DES CRABES DES NEIGES

Les crabes des neiges utilisés dans ce travail ont été récoltés à partir du navire NGCC Calanus II à l'aide d'un chalut à perche avec une ouverture horizontale de 3 m et muni d'un filet de vide de maille étirée de 17 mm. Les récoltes ont été effectuées dans le nord-ouest du golfe et l'estuaire du Saint-Laurent au Québec (Canada) du 16 au 19 octobre 2009 (autour de 48° 22' N par 68° 50' O et 48° 47' N par 68° 52' O) et du 14 au 19 mai 2010 (autour de 49° 54' N par 66° 42' O et 50° 08' N par 66° 30' O). Chaque trait de chalut a duré dix minutes à une vitesse de 2-2,5 nœuds. La température et la profondeur du fond aux lieux de récolte ont varié de -0,1 à 3,2 °C et de 15 à 172 m respectivement. Les crabes ont été sélectionnés selon différents critères de sexe, de maturité, de taille et de condition (état de carapace) selon les besoins des expériences.

Le sexe a été déterminé par la forme de l'abdomen du crabe. Les mâles ont un abdomen triangulaire. Les femelles prépubères ont un abdomen plutôt rectangulaire, plat et plus étroit que les sternites thoraciques; les femelles adultes ont un abdomen arrondi, bombé et presque aussi large que les sternites thoraciques (Sainte-Marie et Hazel, 1992; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998). Les crabes ont été mesurés au plus large de leur carapace à l'exclusion des épines (LC, mm) avec un pied à coulisse électronique (Mitutoyo Corp., modèle CD-8"GM, Japon). De plus, nous avons mesuré la hauteur du propodite de la pince droite à l'exclusion des épines (HP, mm) tel que préconisé par Sainte-Marie et Hazel (1992). La maturité des mâles de $LC \geq 35$ mm a été déterminée à l'aide de la fonction

discriminante bivariée développée pour notre région d'étude par Sainte-Marie et Hazel (1992) et basée sur le logarithme naturel (ln) de la HP et de la LC:

$$\ln \text{HP} = 1,2209 \ln \text{LC} - 2,6077$$

Les mâles dont le ln HP était supérieur à la valeur attendue pour une LC donnée ont été classés adultes; les autres ainsi que tous ceux de LC < 35 mm ont été classés subadultes (c.-à-d. adolescents ou immatures). La probabilité d'une mauvaise classification d'un individu donné avec les mesures de la LC et l'HP est de 0,9 % (Sainte-Marie et Hazel, 1992).

Les crabes des neiges adultes ont été assignés à l'un de cinq états de carapace (EC 1 à 5) selon les critères de Sainte-Marie (1993). L'EC 1 représente un exosquelette mou et propre: la carapace est dépourvue d'épizoïtes et les pinces sont iridescentes. L'EC 2 représente un exosquelette dur et propre: la carapace est dépourvue d'épizoïtes ou n'a que quelques petits épizoïtes et les pinces sont encore iridescentes. L'EC 3 représente un exosquelette dur et plutôt propre: la carapace a quelques épizoïtes ou est légèrement marquée (abrasions, cicatrices, lésions) et les pinces sont peu iridescentes. L'EC 4 représente un exosquelette plutôt dur, sale (brunâtre) et souvent assez marqué. La carapace peut avoir plusieurs gros épizoïtes et les pinces sont ternes. Finalement, l'EC 5 représente un exosquelette ramolli, très sale et très marqué. La carapace peut avoir beaucoup de grands épizoïtes, les pinces sont ternes et le crabe est généralement amorphe.

Un premier lot de crabes des neiges récolté en octobre 2009 était composé de 98 femelles prépubères de 27 à 57 mm de LC dont il était attendu qu'elles mueraient une fois dans la période de décembre 2009 à mars 2010. Ces femelles prépubères avaient toutes des ovaires orange foncé, visibles au travers l'exosquelette du premier segment abdominal, laissant présager la possibilité d'une mue terminale (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Des

individus de ce premier lot de crabes ont été maintenus vivants jusqu'à la fin de l'expérience le 16 septembre 2010. Un deuxième lot de crabes récoltés en mai 2010 était composé de 81 femelles prépubères de 16–63 mm de LC et de 46 mâles immatures de 15–30 mm de LC dont il était attendu qu'ils mueraient une fois avant la fin de l'expérience le 4 février 2011. Un troisième lot de crabes était composé de 61 femelles adultes (37–75 mm de LC) et 73 mâles adultes (57–123 mm de LC) volontairement répartis entre les cinq conditions d'état de carapace et récoltés à l'occasion des deux missions en mer. Les crabes sélectionnés ont été gardés sur le navire dans des bacs isothermiques alimentés en eau de mer fraîche en attendant leur transport vers l'Institut Maurice-Lamontagne (IML) ou leur traitement à bord du navire.

Nous avons estimé le stade de développement et l'âge de chaque crabe des neiges à partir de sa LC et des descriptions de la croissance de l'espèce dans le nord du golfe Saint-Laurent (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998). Chaque stade de développement est caractérisé par une LC moyenne qui diffère entre les sexes. Pour chaque sexe, la valeur mitoyenne entre les LC moyennes de deux stades consécutifs a servi de frontière pour l'attribution de chaque individu à un stade de développement en fonction de sa LC. Par exemple, si la LC moyenne des mâles de stade 9, 10 et 11 est respectivement de 50,7, 64,5 et 79,8 mm et la valeur mitoyenne séparant le stade 9 du stade 10 est de 57,6 mm et celle séparant le stade 10 du stade 11 est de 72,2 mm, alors un mâle avec une LC de 71 mm serait attribué au stade 10. L'âge estimé de l'individu correspond à l'âge moyen établi pour l'atteinte du stade de développement auquel il appartient. Nous n'avons pas tenté d'ajuster l'âge estimé en fonction de l'EC pour les crabes en mue terminale.

Cette approche pour estimer le stade de développement et l'âge du crabe comporte une limitation puisqu'elle présuppose que la variabilité de la largeur de carapace associée à

deux stades de développement consécutifs est similaire. Cependant, la variance de la largeur de carapace associée à chaque stade de développement augmente avec le stade de développement (voir par exemple le tableau 1 dans Sainte-Marie *et al.*, 1995), donc à la valeur de LC moyenne entre deux stades consécutifs, la probabilité est plus faible d'appartenir au stade de développement « x » qu'au stade de développement « x+1 ». Néanmoins, nous considérons ce biais peu important dans notre analyse puisque les stades de développement sont bien définis chez les subadultes et que l'augmentation de la variance autour de la LC moyenne est relativement faible entre deux stades consécutifs (Lovrich *et al.*, 1995).

1.2 EXPERIENCES ET PRELEVEMENT ET TRAITEMENT DES PEDONCULES OCULAIRES

Les femelles et mâles adultes du troisième lot de crabes des neiges ont été sacrifiés et disséqués pour en prélever les pédoncules oculaires directement à bord du navire de recherche (voir plus bas). Les deux premiers lots de crabes des neiges ont été rapportés vivants à l'IML et soumis chacun à un protocole expérimental semblable, décrit ci-après pour le premier lot de femelles prépubères. Les crabes ont été transportés jusqu'à l'IML dans des bacs réfrigérés entre des couches de papier absorbant résistant saturé d'eau de mer. À l'IML, les crabes ont été gardés dans des bassins de 1300 à 2000 L alimentés en eau de mer nouvelle filtrée et à une température et une salinité qui se rapprochaient de très près des conditions de leur milieu naturel. La température et la salinité étaient mesurées deux fois par jour et leur moyenne et erreur-type ont été respectivement de $4,2 \pm 0,04$ °C et $28,0 \pm 0,02$ ‰ sur la durée des expériences. Les crabes ont été nourris deux fois par semaine avec des morceaux de crevette nordique (*Pandalus borealis*) et de capelan (*Mallotus villosus*). La photopériode de la salle des bassins était ajustée à celle du milieu naturel.

Les femelles prépubères du premier lot de crabes ont été séparées en deux groupes. Les femelles du premier groupe (n = 37 femelles) ont subi le prélèvement d'un pédoncule oculaire (gauche et droit ont été alternés) et ont été réparties de façon proportionnelle pour subir le prélèvement du pédoncule restant à temps fixe après la mue, soit une semaine, un mois ou six mois postmue. Le deuxième groupe comprenait 43 femelles utilisées comme témoins et qui ont subi l'ablation des deux pédoncules oculaires aux mêmes temps postmue que les femelles du premier groupe. Dix-huit femelles excédentaires ont subi le prélèvement des deux pédoncules oculaires lors de leur mort en mue (vieille carapace relevée et individus à différents stades d'extraction de l'exosquelette). Un système de double-marquage, basé sur une étiquette collée et l'ornementation du crabe (patron de tubercules et épines sur la carapace), a été utilisé pour identifier et reconnaître les individus (Gosselin *et al.*, 2007).

Une variante de ce protocole a été appliquée au deuxième lot de crabes. Ceux-ci ont subi l'ablation du second pédoncule oculaire à une semaine (1 mâle, 3 femelles) ou à un mois postmue (4 mâles, 5 femelles), tels que les crabes du premier lot, ou finalement à deux mois postmue (7 mâles, 10 femelles) au lieu de six mois postmue comme effectué pour les crabes du premier lot.

Pour les deux premiers lots de crabes, l'ablation des pédoncules oculaires a été effectuée sous anesthésie locale avec de la lidocaïne (Sigma-Aldrich Canada, Oakville, Ontario) à 2,5 % appliquée sur l'œil (Taylor *et al.*, 2004). Le prélèvement du deuxième pédoncule oculaire ou des deux pédoncules (témoins) a été effectué après avoir sacrifié le crabe par destruction du ganglion céphalothoracique et du cœur. Pour le troisième lot de crabes, le prélèvement des pédoncules oculaires a été effectué directement sur le navire

après destruction du ganglion céphalothoracique. Tous les pédoncules oculaires prélevés ont été conservés dans un mélange 70 % éthanol, 4 % glycérine et 26 % eau.

Les pédoncules oculaires prélevés ont été préparés pour inclusion dans de la résine époxyde en vue d'en faire des sections pour examen microscopique. D'abord, la lentille des pédoncules oculaires a été retirée. Les pédoncules ont ensuite été nettoyés avec soin afin d'en retirer toute chair associée, ne laissant que l'enveloppe cuticulaire. Pour les crabes en prémue ou en mue, le nouveau pédoncule oculaire plus ou moins formé a été extrait du vieux pédoncule oculaire et les deux ont été nettoyés avec extrême délicatesse et traités comme deux échantillons distincts provenant d'un même individu. Les pédoncules oculaires ainsi préparés ont été séchés à l'air libre à environ 20 °C durant 5 minutes.

Pour l'inclusion des pédoncules oculaires, de la résine époxyde à séchage lent (Araldite Gy 502, Huntsman Corporation, The Woodlands, Texas) et du durcisseur (Aradur 956-2 US, Huntsman Corporation, The Woodlands, Texas) ont été mélangés dans un verre de plastique dans une proportion de 6 pour 1 (poids/poids). Ce mélange a été homogénéisé durant 5 minutes à l'aide d'un bâton de bois et mis dans un sonificateur à ultrason (Branson 52, modèle B-52, série A-76076, Danbury, Connecticut) durant 20 minutes pour faire remonter les bulles d'air à la surface du mélange. Après 15 minutes d'attente, les bulles d'air du mélange ont été écrasées avec un bâton de bois. Un moule en silicone contenant douze puits a été enduit avec une mince couche d'antiadhésif de marque Frekote, Henkel Corporation, Mississauga, Ontario) pour faciliter le retrait de l'échantillon. Le volume des puits était d'environ 1,35 ml, 2,25 ml et 27,5 ml et les pédoncules oculaires ont été attribués à un puits proportionné à leur taille. Par la suite, la résine époxyde a été coulée dans chaque puits après y avoir placé une étiquette identifiant le crabe et la position gauche ou droite du pédoncule oculaire. Les pédoncules ont été enchâssés dans la résine époxyde

en assurant que l'axe long du pédoncule soit parallèle au côté et au fond du puits, tout en prenant soin de ne laisser aucune bulle d'air. Pour faciliter l'équilibre du pédoncule par rapport au fond du puits, la partie la plus distale du pédoncule oculaire d'un crabe vivant a été disposée au fond du puits (voir annexe Ia). Il est à noter que les pédoncules oculaires des exuvies se sont avérés difficiles à préparer et à enchâsser en raison de leur fragilité et faible densité; les bris étaient fréquents.

Les blocs de résine époxyde avec pédoncules enchâssés ont été séchés durant 36 heures à l'air libre à environ 20 °C avant d'être sectionnés transversalement avec une scie micrométrique à faible vitesse de type Isomet (Buehler, modèle 11-1100-170, série 307-1S-9533, Lake Bluff, Illinois). Les pédoncules droits ont été sectionnés en premier, les pédoncules gauches en deuxième. Nous avons produit des sections de 100 à 140 µm d'épaisseur, car des essais préalables avaient montré que les bandes de croissance étaient peu détectables dans des sections plus minces ou plus épaisses. Les restes des pédoncules oculaires sur les exuvies ont été traités de la même manière que les pédoncules oculaires des crabes vivants, pour vérifier s'il y subsistait de l'endocuticule ou des bandes de croissance. Les sections successives d'un même pédoncule oculaire, coupées à partir de sa base jusqu'à près du point de début de la lentille (Figure 1), ont été conservées dans des enveloppes de papier, avec l'identité du crabe, la position du pédoncule et un numéro séquentiel correspondant à l'ordre de coupe à partir de la partie basale du pédoncule. Trois régions du pédoncule ont été définies, soit basale, centrale et distale (Figure 1), chacune comprenant un nombre variable de sections selon l'épaisseur des sections et la taille du pédoncule oculaire qui dépend de la taille du crabe (Tableau 1).

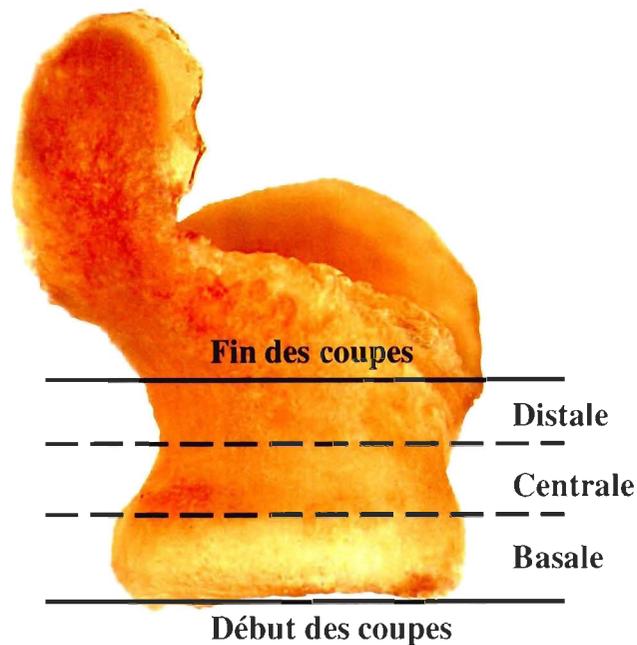


Figure 1 : Pédoncule oculaire gauche du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) après enlèvement de la lentille et nettoyage. Les régions de coupes transversales effectuées pour obtenir des sections fines sont montrées

Les sections de pédoncules oculaires ont été examinées sur un analyseur d'images couplé à un microscope (Laborlux K, Ernst Leitz Wetzlar GMBH, type 020-435.036, Allemagne). Au préalable, les sections de chaque pédoncule oculaire ont été polies avec un papier à polir très fin (taille des grains de $0,3 \mu\text{m}$) et trempées dans l'éthanol 70 % pour enlever les saletés dues au polissage et les éclaircir. Les sections humidifiées à l'éthanol 70 % ont été déposées sur une lame microscopique. L'ensemble de chaque section a été balayé visuellement pour détecter des bandes de croissance dans l'endocuticule, à un grossissement variant de 10 à 40 \times . Lorsque des bandes de croissance étaient repérées, une

prise d'image numérique (caméra Moticam 2300, résolution 1x, Richmond, Canada) a été effectuée avec le logiciel Motic Images Plus 2.0 (Motic China Group CO. Ltd, Mainland). Une échelle micrométrique a été ajoutée à l'image à l'aide du logiciel Image-Pro Plus (version 6.1.0.346, Media Cybernetics, Inc., Silver Spring). Un post-traitement des images numériques a été effectué à l'aide du logiciel Photoshop CS5 (version 12.0, Adobe system Inc., San Jose, Californie). L'éclairage, le contraste et un filtre d'accentuation ont été ajustés aux photographies des différentes sections choisies afin d'éclaircir les images et de mieux voir les bandes de croissance.

Tableau 1 : Nombre de sections transversales par pédoncule oculaire en fonction de la région de coupe (voir Figure 2) et de la largeur de carapace du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)

Largeur de carapace (mm)	Région du pédoncule oculaire			Nombre total moyen de sections par pédoncule
	Basale	Centrale	Distale	
15 à 25	1 à 2	1 à 2	1 à 2	5
25 à 35	2 à 3	2 à 3	2 à 3	7
35 à 60	2 à 3	3 à 4	2 à 3	9
60 à 90	3 à 4	4 à 5	3 à 4	12
90 et plus	4 à 5	4 à 6	4 à 5	14

La lecture (ou dénombrement) des bandes de croissance a été faite d'abord sur les pédoncules gauches et ensuite sur les pédoncules droits, l'ordre de lecture étant aléatoire pour chacun des deux groupes. La lecture s'est faite à l'aveugle (sans vérification du résultat du pédoncule opposé) pour assurer l'indépendance des observations. La lecture des bandes de croissance a été effectuée sur la section d'un pédoncule oculaire qui présentait les bandes les plus régulières et claires, à partir de la limite basale de l'endocuticule jusqu'à

la limite inférieure de l'exocuticule. L'épaisseur de l'épicuticule, de l'exocuticule, de l'endocuticule et de la cuticule au complet a été mesurée en micromètres sur chaque image, au même endroit où a été effectué le dénombrement des bandes, avec le logiciel ImageJ Launcher (Image Processing and Analysis in Java, version 1.44, disponible sur internet). Le succès de détection des bandes de croissance en fonction de la région de coupe (Figure 1) a été évalué sur tous les pédoncules oculaires. Chez les crabes témoins ou morts en mue, les deux pédoncules oculaires prélevés simultanément ont été examinés pour établir le succès de détection des bandes de croissance en fonction de la position (gauche ou droite) du pédoncule. Dans les cas où les bandes de croissance étaient présentes sur les deux pédoncules oculaires, la symétrie bilatérale du nombre de bandes a été vérifiée en comparant les décomptes de bandes du côté gauche et droit. Pour assurer l'objectivité de ces comparaisons, les pédoncules gauche et droit ont été lus et interprétés indépendamment et en désordre. Afin de déterminer la reproductibilité des dénombrements de bandes de croissance, deux observateurs formés (C. Vanier et R. Kilada) ont procédé indépendamment à la lecture des bandes de croissance sur un échantillon aléatoire de 94 sections de pédoncules oculaires montrant des bandes.

1.3 ANALYSES STATISTIQUES

Pour les analyses statistiques, les deux premiers lots de crabes ont été combinés pour former le groupe de crabes subadultes, alors que le troisième lot forme le groupe de crabes adultes. Le succès (ou la fréquence) de détection des bandes a été calculé par région de pédoncule oculaire (soit la basale, la centrale ou la distale ; Figure 1), par pédoncule entier gauche ou droit, ou par groupes de crabes représentant des phases du cycle de mue ou des états de carapace individuels. Le succès de détection est exprimé comme le pourcentage d'individus examinés dont au moins une section d'une région, d'un pédoncule ou des deux

pédoncules contenait des bandes de croissance. Le test de G (fonction « G.test », librairie « RVAideMemoire », version 0.9-24; Hervé, 2013) a été utilisé pour vérifier si la fréquence de détection des bandes de croissance variait significativement entre le pédoncule gauche et droit ou entre différents groupes de crabes. Au final, le pédoncule oculaire gauche a été sélectionné pour tous les décomptes de bandes étant donné que le succès de détection y était meilleur (voir les résultats) et nous n'avons eu recours au pédoncule droit que lorsque les bandes n'étaient pas visibles dans le pédoncule gauche.

Le modèle de régression linéaire par permutation (fonction « lmp », librairie « lmPerm » version 1.1-2; Wheeler, 2010) a été utilisé pour vérifier si l'épaisseur des bandes de croissance dépendait de la LC chez les crabes subadultes à une semaine postmue et de un à six mois postmue. Comme le test de permutation est sensible à l'hétéroscédasticité (Quinn et Keough, 2002), les données d'épaisseur des bandes ont été transformées à leur logarithme naturel (\ln). Étant donné l'absence d'effet de la LC, une analyse de la variance (ANOVA) à deux facteurs de type III par permutation (fonction « Anova », librairie « car », version 2.0-18; Fox et Weisberg, 2011) a été utilisée sur les crabes une semaine postmue et un à six mois postmue pour vérifier si l'épaisseur des bandes de croissance variait entre ces deux groupes de crabes et entre les sexes.

Le modèle de régression linéaire simple ou par permutation a été utilisé pour vérifier si l'épaisseur de l'endocuticule (EE, en μm), l'épaisseur de la cuticule (ECC, en μm) et le nombre de bandes de croissance dépendaient de la LC (mm) chez divers groupes de crabes représentant les diverses phases du cycle de mue ou les divers EC après la mue terminale. Chez les crabes subadultes, les données d'EE, d'ECC et du nombre de bandes ont été transformées en \ln pour réduire l'hétéroscédasticité. L'analyse de covariance (ANCOVA) de type III par permutation a été utilisée pour vérifier si les pentes et les élévations des

régressions linéaires variaient entre ces groupes de crabes. Un test de comparaison des élévations (fonction « `compIntercepts` », librairie « `NCStats` », version 0.3.4; Ogle, 2013) a été effectué pour déterminer quels groupes de crabes différaient des autres. Les crabes subadultes un à six mois postmue et les crabes mâles adultes d'EC 2 et 3 et d'EC 4 et 5 ont été combinés pour respecter les conditions d'application de l'ANCOVA. Un modèle de régression multiple par permutation a été utilisé pour estimer l'effet relatif de l'épaisseur de la cuticule ou de l'endocuticule et de la LC sur le nombre de bandes de croissance, les deux variables ayant eu un effet significatif en régression linéaire par permutation. Les données du nombre de bandes ont aussi été transformées en \ln pour réduire l'hétéroscédasticité.

Dans le cas spécifique des femelles adultes, le modèle de régression linéaire simple n'a montré aucune relation entre l'EE ou l'ECC et la LC pour tous les états de carapace. Une ANOVA à un facteur (fonction « `aov` », librairie « `stats` », version 3.0.1, R Core Team, 2013) et un test post hoc de Tukey (fonction « `TukeyHSD` », librairie « `stats` », version 3.0.1; R Core Team, 2013) ont donc été réalisés pour vérifier si ces variables dépendantes variaient en fonction de l'EC. Pour respecter les conditions d'application de l'ANOVA, les données ont été transformées en \ln . Les moyennes ajustées par ANCOVA ou ANOVA sont présentées avec leurs intervalles de confiance à 95 %.

Une ANOVA suivie du test post hoc de Tukey a aussi été effectuée pour vérifier si le ratio EE/ECC, transformé à son arcsin, variait en fonction des états de carapace chez les mâles et les femelles adultes. La transformation arcsin a été choisie puisqu'elle stabilise les variances et normalise les données sous forme de proportions (Sokal et Rohlf, 1981; Quinn et Keough, 2002). Les conditions d'application de l'ANOVA sur le rapport EE/ECC en fonction de la phase de mue n'étant pas respectées chez les crabes subadultes, même après transformation des données, nous avons plutôt utilisé l'analyse non-paramétrique de

Kruskal-Wallis (fonction « `kruskal.test`, librairie « stats », version 3.0.1.; R Core Team, 2013). Un test de comparaison multiple a été effectué avec la fonction « `kruskalmc` » et la librairie « `pgirmess` » version 1.5.6 (Giraudoux, 2012). Le test de Kruskal-Wallis a également été utilisé pour vérifier si la moyenne de la différence entre le nombre de bandes et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement différait significativement en fonction de l'EC chez les crabes adultes des deux sexes combinés. Un test non-paramétrique unilatéral de Wilcoxon (fonction « `wilcox.test` », librairie « stats », version 3.0.1, R Core Team, 2013) a été utilisé pour vérifier si la différence entre le nombre de bandes de croissance comptées dans un pédoncule oculaire après la mue et dans l'autre pédoncule avant la mue était supérieur à zéro en fonction du temps écoulé depuis la mue (1 semaine, 1 mois, 2 mois ou 6 mois).

Le niveau d'accord entre le nombre de bandes de croissance mesuré dans le pédoncule oculaire droit et dans le pédoncule oculaire gauche (test de symétrie bilatérale du dépôt des bandes), ou entre deux lecteurs indépendants d'un même échantillon de pédoncules (test de reproductibilité du décompte des bandes), a été représenté par un graphique de biais (Campana *et al.*, 1995; Campana, 2001). De même, le graphique de biais a été utilisé pour vérifier si le nombre de bandes s'accordait mieux au stade de développement (ou nombre de mues effectuées depuis la métamorphose en petit crabe) ou à l'âge estimé pour l'atteinte de ce stade de développement. La pente et l'ordonnée à l'origine du modèle de régression linéaire par permutation de l'âge estimé en fonction du nombre de bandes de croissance a été testé avec un test de t de *Student* pour vérifier si celles-ci étaient isométriques (pente = 1, ordonnée = 0). Le coefficient de variation a été calculé (Campana *et al.*, 1995; Campana, 2001) pour chacun des graphiques de biais pour avoir une mesure de la dispersion relative. Comme ce coefficient n'a pas d'unité, cela permet de comparer la variabilité des distributions de valeurs dont les échelles de mesure ne sont pas comparables (Simpson *et al.*, 1960).

Pour toutes les analyses statistiques le seuil critique d'alpha (α) a été fixé à 0,05. L'indépendance des résidus a été vérifiée graphiquement et elle est respectée pour tous les tests statistiques. L'homoscédasticité (ou l'égalité des variances) est également respectée dans tous les cas, tel que vérifié par les tests de Breusch-Pagan (fonction « bptest », fonction « lmtest », version 0.9-31; Zeileis et Hothorn, 2002) ou de Levene (fonction « leveneTest », librairie « car », version 2.0-18; Fox et Weisberg, 2011). La normalité des résidus, telle que vérifiée par le test de Shapiro-Wilk (fonction « shapiro.test », librairie « stats », version 3.0.1; R Core Team, 2013), n'était pas toujours respectée. Nous avons tenté des transformations de données, mais lorsque la normalité n'était toujours pas respectée, nous avons choisi d'utiliser un test non-paramétrique ou un test par permutation. Toutes les analyses ont été effectuées avec les logiciels R (version 3.0.1, R Core Team, Vienne, Autriche, disponible sur internet) et SigmaPlot 10,0 (version 10,0,0,54, Systat Software, Inc., San Jose, Californie).

CHAPITRE 2

RÉSULTATS

2.1 DESCRIPTION DE LA CUTICULE ET DE SA DYNAMIQUE AU TRAVERS LA MUE

L'examen visuel des sections de pédoncule oculaire a révélé que les trois composantes les plus externes de la cuticule, soit l'épicuticule, l'exocuticule et l'endocuticule, sont toujours présentes dans l'exosquelette du pédoncule oculaire du crabe des neiges (annexe Ib). C'est le cas des exuvies ainsi que des crabes subadultes à toutes les phases de leur cycle de mue et des crabes adultes de tous les états de carapace (EC), ces derniers représentant les stades de vieillissement après la mue terminale (annexes Ic-Ir). La couche la plus interne de la cuticule, soit la couche membraneuse, pouvait être observée dans tous ces cas, mais en général elle était absente en raison du curetage effectué lors de la préparation des pédoncules pour l'inclusion dans l'époxyde. Chez les crabes en prémue avancée ou encore en mue, une nouvelle cuticule en développement est sous-jacente à l'exosquelette (annexe Is). L'exosquelette possède les quatre composantes de la cuticule alors que la nouvelle cuticule est formée seulement d'une épicuticule et d'une exocuticule (annexe It). De plus, la nouvelle cuticule est très mince, fragile et ondulée.

L'épaisseur absolue de l'endocuticule du pédoncule oculaire (EE) et son épaisseur relative aux autres composantes de la cuticule sont très variables entre les crabes ou leurs exuvies. Pour les exuvies, l'EE varie d'un minimum de 43,2 μm pour une largeur de carapace (LC) de 18,5 mm à un maximum de 179,8 μm pour une LC de 46,4 mm. Pour les crabes vivants sacrifiés au laboratoire ou sur le terrain, l'EE varie d'un minimum de 27,5 μm chez un mâle subdulte en prémue de 26,0 mm de LC à un maximum de 367,6 μm chez une femelle adulte de 58,0 mm de LC et d'EC 3. L'examen visuel des

sections de pédoncule oculaire révèle clairement que l'endocuticule des crabes subadultes est relativement plus mince à une semaine postmue (annexes If, Ig) que sur les exuvies (annexe Ie) ou les individus en prémue (annexe Ic), en mue (annexe Id) ou à 1 à 6 mois postmue (annexes Ih–Im). De même, l'endocuticule des crabes adultes paraît relativement plus mince à l'EC 1 (annexe In) et parfois à l'EC 2 qu'à l'EC 3, l'EC 4 et l'EC 5 (annexes Io–Ir). Ces impressions visuelles sont confirmées par l'analyse quantitative (voir plus bas) des relations entre l'EE, la LC et la phase du cycle de mue chez les crabes subadultes (sexes combinés) et entre l'EE, la LC et l'EC des crabes adultes (sexes séparés).

Chez les crabes subadultes, l'analyse par régression linéaire par permutation montre une relation positive et significative entre le lnEE et la LC chez les individus en prémue ou en mue (exosquelette), chez les exuvies et chez les individus à 1 à 6 mois postmue (Tableau 2, Figure 2). Cependant, la relation entre le lnEE et la LC est nettement non-significative chez les crabes subadultes une semaine après la mue (Tableau 2, Figure 2). La PERMANCOVA sur le lnEE avec la LC comme variable concomitante et la phase du cycle de mue comme facteur démontre que les relations entre le lnEE et la LC sont homogènes entre les exuvies et les crabes subadultes en prémue, en mue et à 1 à 6 mois postmue (pentes : $F_{3,187} = 0,97$, $p = 0,330$, $n = 195$; élévations : $F_{3,190} = 0,35$, $p = 0,723$, $n = 195$). La Figure 3 montre les valeurs moyennes ajustées du lnEE des exuvies et des crabes subadultes en prémue, en mue et à 1 à 6 mois postmue, ainsi que la moyenne arithmétique du lnEE des crabes subadultes à une semaine postmue, avec leurs intervalles de confiance. L'épaisseur de l'endocuticule du pédoncule oculaire des crabes subadultes une semaine après la mue représente 56 % de l'EE des crabes subadultes de 1 à 6 mois postmue.

Tableau 2 : Équation, coefficient de détermination ajusté (r^2), effectif (n), valeur auxiliaire (F) et probabilité (p) des régressions linéaires par permutation (subadultes) et simples (adultes) de l'épaisseur (en μm) de l'endocuticule (EE) ou de la cuticule (ECC) du pédoncule oculaire sur la largeur de carapace (LC, en mm) du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). L'EE et l'ECC des crabes subadultes ont été transformées au logarithme naturel (ln). Les régressions sont présentées pour des femelles et des mâles subadultes à différentes phases du cycle de mue, ainsi que pour l'exuvie produite à la mue, et pour des mâles adultes de différents états de carapace (EC)

Phase de mue ou État de carapace	Équation de la régression	r^2	n	F	p
Exuvie ^a	$\ln EE = 0,03 LC + 3,47$	0,47	47	42,33	< 0,001
	$\ln ECC = 0,02 LC + 3,78$	0,39	47	30,08	< 0,001
Prémue ^a	$\ln EE = 0,02 LC + 3,61$	0,28	34	13,88	< 0,001
	$\ln ECC = 0,02 LC + 3,79$	0,35	34	18,63	< 0,001
En mue ^a (vieille cuticule)	$\ln EE = 0,02 LC + 3,80$	0,20	29	7,82	= 0,009
	$\ln ECC = 0,02 LC + 4,01$	0,27	29	11,53	= 0,002
1 semaine postmue ^a	$\ln EE = -0,01 LC + 4,11$	0,02	35	1,60	= 0,215
	$\ln ECC = 0,01 LC + 3,76$	0,13	35	6,05	= 0,019
1-6 mois postmue ^a	$\ln EE = 0,02 LC + 3,77$	0,27	85	31,45	< 0,001
	$\ln ECC = 0,02 LC + 4,01$	0,33	85	41,73	< 0,001
EC 1 ^b	$EE = -0,36 LC + 134,38$	0,00	16	0,84	= 0,376
	$ECC = -0,28 LC + 165,50$	0,00	16	0,29	= 0,601
EC 2-3 ^b	$EE = 1,41 LC + 43,27$	0,40	25	17,12	< 0,001
	$ECC = 1,55 LC + 64,50$	0,40	25	16,85	< 0,001
EC 4-5 ^b	$EE = 0,84 LC + 77,96$	0,11	24	3,96	= 0,059
	$ECC = 0,95 LC + 102,43$	0,13	24	4,44	= 0,047

^a Crabes mâles et femelles, tous subadultes, expérience en laboratoire

^b Crabes mâles, tous adultes, terrain

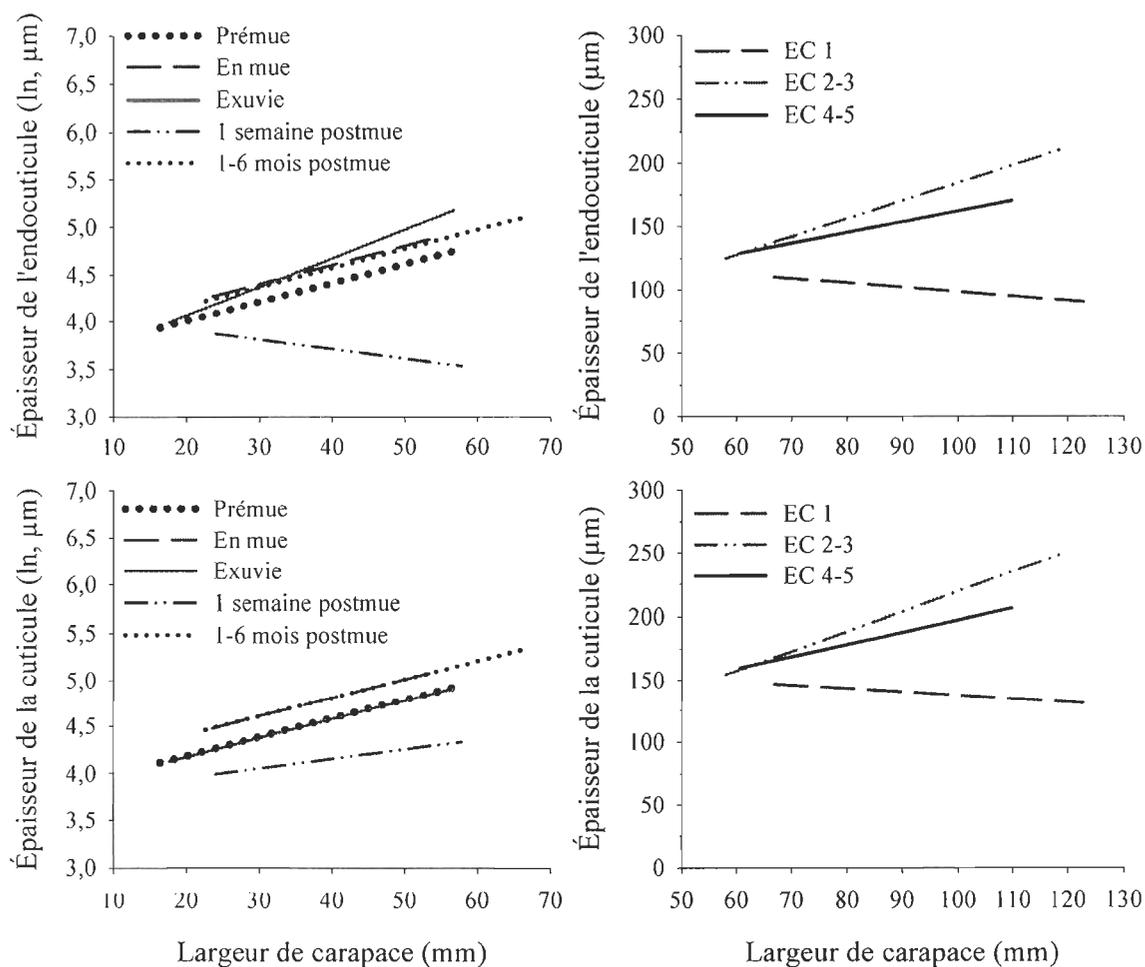


Figure 2 : Dans les graphiques à gauche, régression linéaire par permutation du logarithme naturel (ln) de l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire sur la largeur de carapace (mm) des mâles et des femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) à différentes phases du cycle de mue ou leurs exuvies. Dans les graphiques à droite, régressions linéaires simples de l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire sur la largeur de carapace (mm) des mâles adultes du crabe des neiges de différents états de carapace (EC). Les données individuelles ne sont pas montrées pour faciliter la lecture des graphiques. Voir le Tableau 2 pour les équations et statistiques des régressions

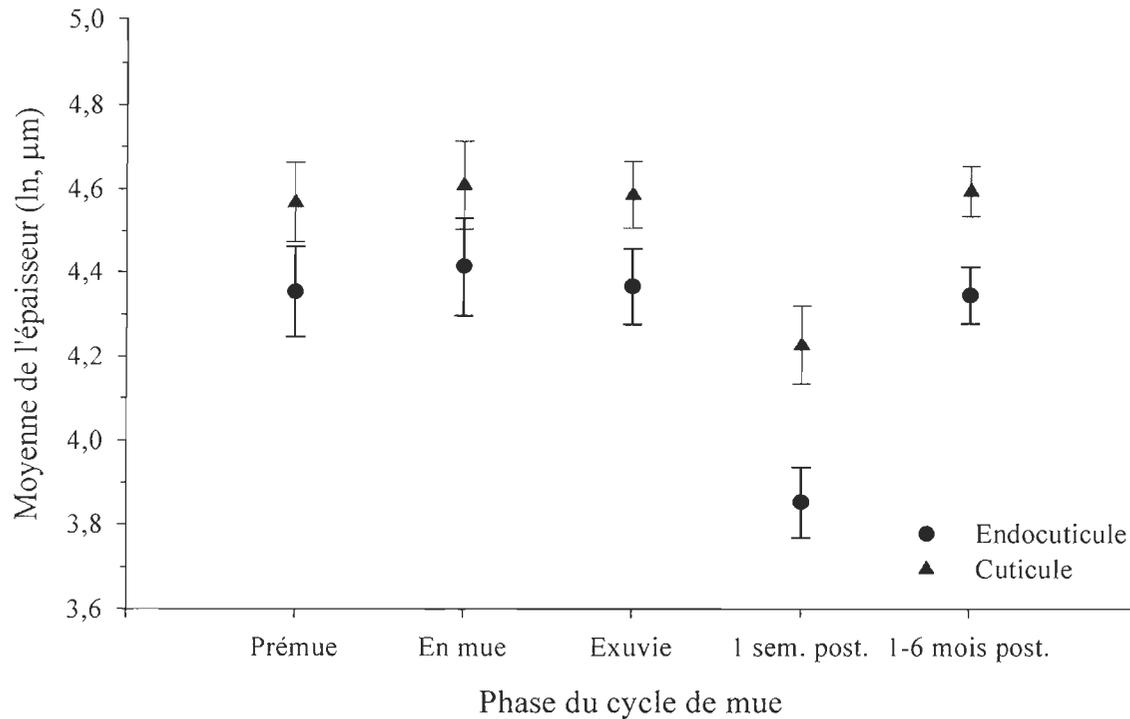


Figure 3 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % du logarithme naturel (ln) de l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire à différentes phases du cycle de mue (prémue, en mue, postmue) des mâles et femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) ou de leurs exuvies. Les moyennes représentées sont ajustées par ANCOVA par permutation à une largeur de carapace commune, sauf dans le cas de l'épaisseur de l'endocuticule à une semaine postmue (1 sem. post.) qui est représentée par la moyenne arithmétique, puisque cette dernière est indépendante de la largeur de carapace

Chez les mâles adultes, l'analyse par régression linéaire simple montre que l'EE augmente significativement avec la LC chez les individus en EC 2-3 (Tableau 2, Figure 2). La relation entre l'EE et la LC chez les mâles adultes en EC 4-5 (Tableau 2, Figure 2) est

marginalement non significative ($p = 0,059$), mais nous la considérons suffisamment forte et biologiquement plausible pour la considérer comme telle dans l'analyse subséquente. Cependant, la relation entre l'EE et la LC est franchement non-significative chez les mâles adultes en EC 1 (Tableau 2, Figure 2). L'ANCOVA sur l'EE avec la LC comme variable concomitante et l'EC comme facteur démontre que les relations entre l'EE et la LC sont homogènes entre les mâles adultes en EC 2-3 et ceux en EC 4-5 (pentes : $F_{1,45} = 1,07$, $p = 0,306$, $n = 49$; élévations : $F_{1,46} = 2,25$, $p = 0,140$, $n = 49$). La Figure 4 illustre les valeurs moyennes ajustées d'EE des mâles adultes en EC 2-3 et en EC 4-5 et la moyenne arithmétique des mâles adultes en EC 1, avec leurs intervalles de confiance à 95 %. L'endocuticule du pédoncule oculaire du mâle adulte atteint son épaisseur maximale en EC 2-3 ; celle des mâles adultes en EC 1 est environ 37 % moindre.

Dans le cas des femelles adultes, aucune des régressions linéaires simples entre l'EE et la LC n'est significative, pour des EC individuels ou regroupés, probablement en raison de la faible étendue des tailles (37-75 mm LC). L'EE moyenne est faible aux EC 1 et 2 et élevée aux EC 3 et 4 ; elle diminue quelque peu en EC 5 et est assortie d'un intervalle de confiance très grand en raison d'un petit effectif ($n = 3$, Figure 4). L'ANOVA démontre une variation significative du lnEE en fonction de l'EC ($F_{4,44} = 23,01$, $p < 0,001$, $n = 49$). Selon le test post hoc de Tukey, l'EE moyenne ne diffère pas significativement entre les femelles adultes en EC 1 et celles en EC 2, ainsi qu'entre celles en EC3, EC4 et EC5 ($p \geq 0,852$), mais toutes les comparaisons de l'EE moyenne par EC entre ces deux groupes homogènes sont significatives ($p \leq 0,013$). L'épaisseur maximale de l'endocuticule du pédoncule oculaire des femelles est atteinte en EC 3, se maintient comme telle en EC 4, et est supérieure à celle des mâles adultes d'EC identiques (Figure 4) en dépit du fait que la taille moyenne des femelles d'EC 3-4 examinées est nettement plus petite (61,3 mm de LC) que celle des mâles d'EC 2-3 (88,9 mm) et d'EC 4-5 (82,4 mm).

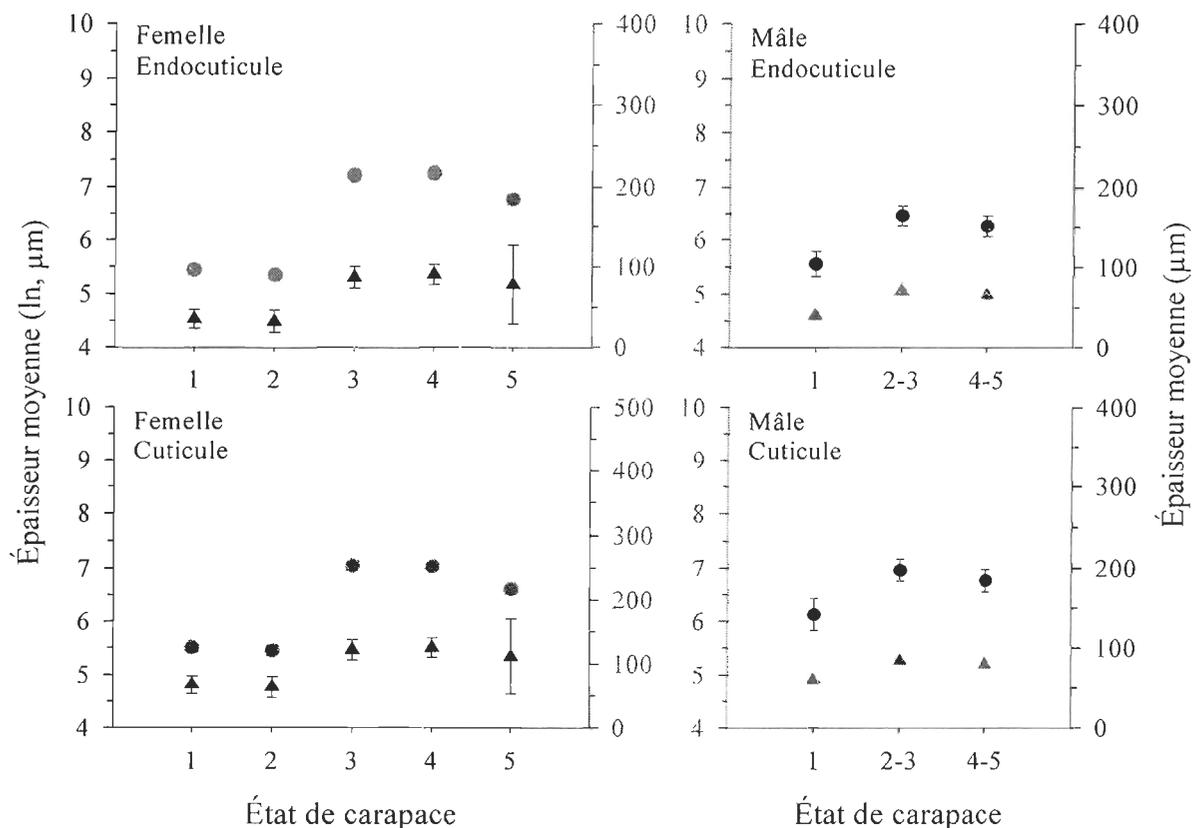


Figure 4 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % de l'épaisseur de l'endocuticule ou de la cuticule du pédoncule oculaire en fonction de l'état de carapace (EC, 1 à 5) des femelles et mâles adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). Les valeurs représentées dans les graphiques sont non transformées (○, axe des ordonnées à droite) ou transformées au logarithme naturel (ln, Δ, axe des ordonnées à gauche) et représentent des moyennes arithmétiques sauf dans le cas des mâles adultes en EC 2-3 et EC 4-5, qui sont des moyennes ajustées par ANCOVA à une largeur de carapace commune. Les moyennes ont été calculées sur des valeurs ln-transformées dans le cas des femelles ou non transformées dans le cas des mâles ; les valeurs avec ou sans transformation équivalentes aux moyennes sont montrées en gris pour fins de comparaison

La même approche analytique a été utilisée pour l'épaisseur de la cuticule du pédoncule oculaire (ECC) des crabes subadultes, des exuvies, des mâles adultes et des femelles adultes. Les résultats sont sensiblement les mêmes, ce qui n'est pas surprenant étant donné que l'endocuticule est généralement la composante la plus épaisse de la cuticule (voir plus bas). Les régressions linéaires par permutation du lnECC sur la LC sont significatives chez les exuvies et les crabes subadultes à toutes les phases du cycle de mue, y compris à une semaine postmue (Tableau 2, Figure 2). Les régressions linéaires simples de l'ECC sur la LC sont également significatives chez les mâles adultes exception faite de ceux en EC 1 (Tableau 2, Figure 2). L'épaisseur moyenne de la cuticule varie d'environ 65 μm chez les crabes subadultes de 20 mm de LC jusqu'à environ 250 μm chez les mâles adultes de 120 mm de LC (Figure 2). L'ANCOVA par permutation ne montre aucune différence entre les pentes des régressions du lnECC sur la LC pour les crabes subadultes à différentes phases de la mue et les exuvies ($F_{4,220} = 0,82$, $p = 0,630$, $n = 230$), mais les élévations des régressions diffèrent entre elles ($F_{4,224} = 13,43$, $p < 0,001$, $n = 230$). Le test de comparaison multiple révèle que l'élévation du lnECC des crabes subadultes à une semaine postmue diffère des élévations mesurées chez les crabes en prémue, en mue et un à six mois postmue ainsi que chez les exuvies ($p < 0,001$). L'hétérogénéité des élévations provient de la faible valeur de l'ECC des crabes subadultes à une semaine postmue, qui représente 66 % de l'ECC des crabes subadultes de un à six mois postmue (Figure 3). Dans le cas des mâles adultes, l'ANCOVA ne détecte aucune différence de pentes et d'élévations entre les régressions de l'ECC sur la LC pour les crabes en EC 2-3 et EC 4-5 ($F_{1,45} = 1,01$, $p = 0,320$, $n = 49$ et $F_{1,46} = 1,77$, $p = 0,190$, $n = 49$, respectivement). Les valeurs moyennes ajustées d'ECC des mâles adultes en EC 2-3 et en EC 4-5 sont nettement plus élevées que la moyenne arithmétique des mâles adultes en EC 1 (Figure 4).

La relation entre l'ECC et la LC par EC n'est jamais significative chez les femelles adultes. L'ANOVA démontre une variation significative du lnECC en fonction de l'EC ($F_{4,44} = 17,89$, $p < 0,001$, $n = 49$). Le test post hoc de Tukey montre que le lnECC moyenne

ne diffère pas significativement entre les femelles adultes en EC 1 et celles en EC 2, ainsi qu'entre celles en EC 3, EC 4 et EC 5 ($p \geq 0,889$), mais toutes les comparaisons du lnECC moyenne par EC entre ces deux groupes homogènes sont significatives ($p \leq 0,040$). Comme pour l'endocuticule, la cuticule à l'EC 3 et à l'EC 4 semble plus épaisse chez les femelles adultes que chez les mâles adultes (Figure 4).

L'endocuticule est toujours la composante la plus épaisse de l'exosquelette du pédoncule oculaire, sauf dans le cas de la nouvelle cuticule en formation observée chez les crabes en prémue avancée ou en mue où l'endocuticule était inexistante ou très peu développée (voir plus haut). Chez les crabes subadultes le rapport EE/ECC moyen augmentait d'un minimum de 0,69 à une semaine postmue jusqu'à 0,82 à 6 mois postmue et était aussi élevé dans l'exosquelette des individus en prémue et en mue ainsi que sur les exuvies (Figure 5). La variation du rapport EE/ECC en fonction des phases du cycle de mue est significative (Kruskal-Wallis : $\chi^2_6 = 41,87$, $p < 0,001$, $n = 230$) et le test de comparaison multiple révèle que c'est le rapport EE/ECC à une semaine après la mue qui se démarque le plus, étant significativement inférieur au rapport mesuré chez les crabes en prémue, en mue et à six mois postmue ainsi que chez les exuvies ($p < 0,05$).

Dans le cas des crabes adultes, le rapport EE/ECC moyen des mâles augmente d'un minimum de 0,73 à l'EC 1 à un maximum de 0,83 à l'EC 2 puis décline très graduellement jusqu'à 0,81 à l'EC 5 alors que chez les femelles, il est faible à l'EC 1 et l'EC 2 (0,76), augmente à une valeur de 0,86 à l'EC 3 et l'EC 4 et diminue légèrement à 0,84 à l'EC 5 (Figure 5). L'ANOVA démontre une variation significative de l'arcsin du rapport EE/ECC en fonction de l'EC des adultes (mâles : $F_{4,60} = 11,23$, $p < 0,001$, $n = 65$; femelles : $F_{4,44} = 11,63$, $p < 0,001$, $n = 49$). Selon le test post hoc de Tukey, la moyenne de l'arcsin du rapport EE/ECC diffère significativement entre les mâles d'EC 1 et les mâles d'autres états

de carapace et entre les femelles d'EC 1 et d'EC 2 (Figure 5) et celles d'EC 3 et d'EC 4. Toujours chez les femelles, la moyenne de l'arcsin du rapport EE/ECC ne diffère pas significativement entre l'EC 5 et les autres états de carapace en raison du petit effectif ($n = 3$) et du grand intervalle de confiance autour de la moyenne pour l'EC 5.

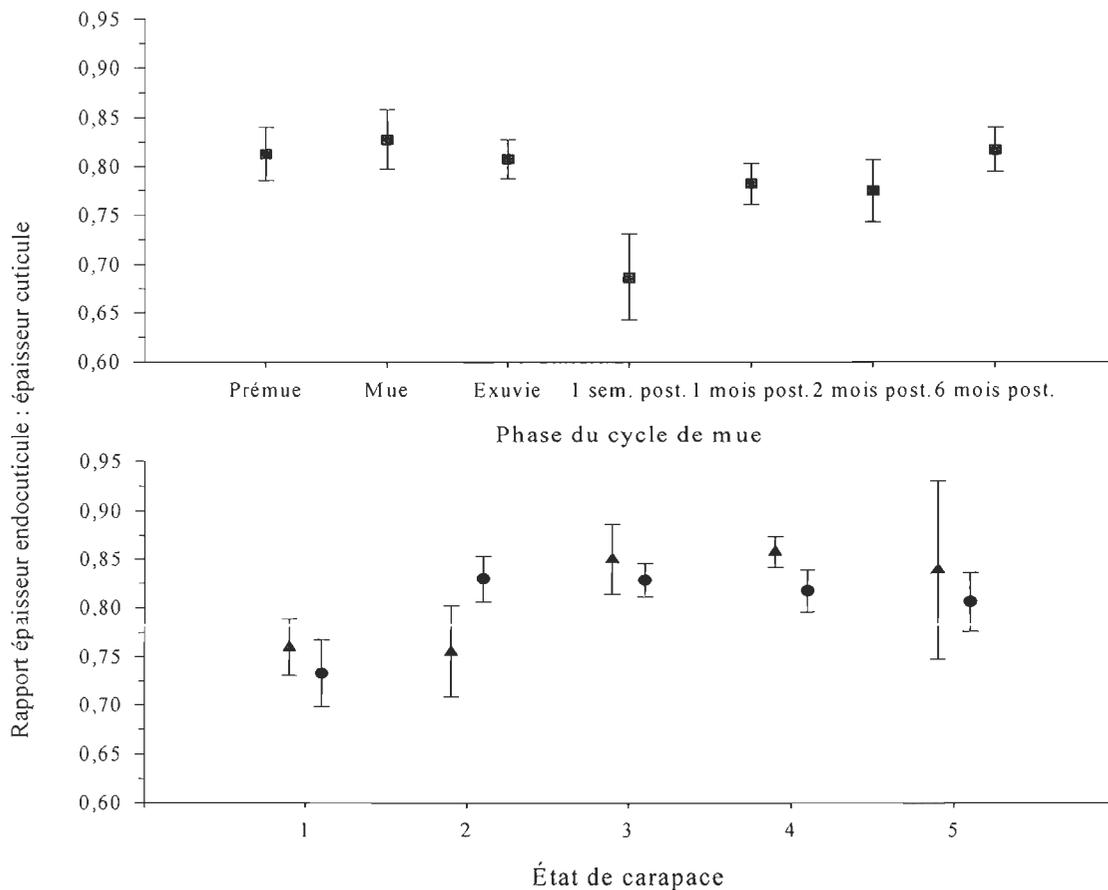


Figure 5 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % du rapport entre l'épaisseur de l'endocuticule et l'épaisseur totale de la cuticule du pédoncule oculaire chez le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) à différentes phases du cycle de mue (prémue, en mue, postmue et exuvie) des mâles et femelles subadultes (■, panneau du haut) et en fonction de l'état de carapace des mâles (●) et femelles (▲) adultes (panneau du bas)

2.2 IDENTIFICATION, LECTURE, LOCALISATION ET ÉPAISSEUR DES BANDES DE CROISSANCE

Les bandes de croissance sont bipartites (Kilada *et al.*, 2012) et chez le crabe des neiges, chacune apparaît comme une ligne opaque plus ou moins continue, de 0,5 à 2 μm d'épaisseur, accolée à une zone claire variant de 11 à 24 μm d'épaisseur chez les subadultes et de 7 à 34 μm d'épaisseur chez les adultes. Les bandes de croissance sont parallèles à la surface externe de l'exocuticule et espacées plus ou moins également sur l'épaisseur de l'endocuticule (Figure 6a). La limite entre l'exocuticule et l'endocuticule est également marquée par une ligne foncée, toutefois plus mince et souvent légèrement plus pâle que celle des bandes de croissance. Les zones claires les plus minces sont observées chez les crabes venant de muer. Les microlamelles se trouvent à l'intérieur des zones claires et elles sont plus minces (environ 0,3 μm d'épaisseur) et plus pâles que les lignes opaques des bandes de croissance (Figure 6a, annexe Iu). Le nombre de microlamelles semble augmenter proportionnellement à l'épaisseur de la zone claire.

La lecture et le dénombrement des bandes de croissance sont effectués en considérant les lignes opaques à partir de la limite basale de l'endocuticule jusqu'à la limite inférieure de l'exocuticule (Figure 6a). L'interprétation et le dénombrement des bandes ne sont pas toujours aussi faciles qu'illustré dans la Figure 6a, car les lignes opaques sont quelquefois discontinues. Si deux lignes discontinues se chevauchent et sont rapprochées dans le plan vertical, c.-à-d. à une même hauteur dans l'endocuticule, elles sont comptées comme une seule ligne (Figure 6b). Si deux lignes discontinues sont éloignées dans le plan vertical par un espace équivalent environ à une zone claire, elles sont comptées comme deux lignes distinctes, qu'elles soient chevauchantes (Figure 6c) ou non (Figure 6d).

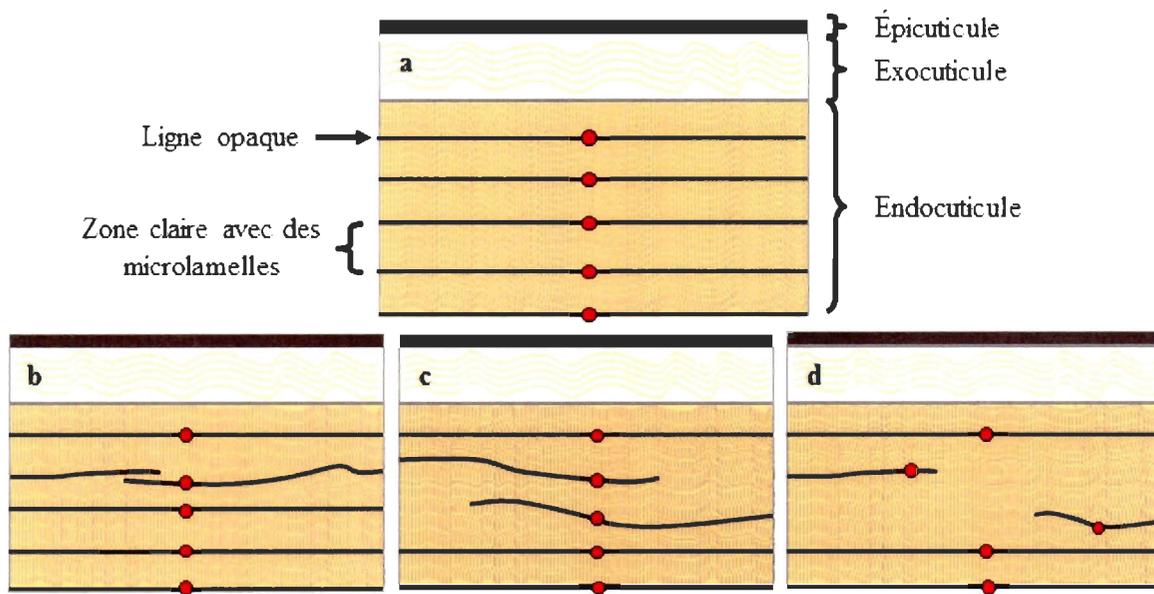


Figure 6 : Interprétation des bandes de croissance de l'endocuticule du pédoncule oculaire du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) selon différents cas de figures rencontrés. Chaque bande de croissance est composée d'une ligne opaque et d'une zone claire ; ce sont les lignes opaques qui sont dénombrées. Les points identifient les lignes opaques comptées comme distinctes

Les bandes de croissance sont plus souvent observées dans la région basale des pédoncules oculaires (69,3 %, n = 430) et ce, peu importe le stade de mue et la maturité du crabe des neiges. La fréquence de détection des bandes de croissance diminue vers l'apex du pédoncule oculaire : peu de bandes sont observées dans les régions centrale (14,0 %, n = 430) et distale (1,4 %, n = 430) du pédoncule oculaire. Les bandes de croissance ne sont donc pas réparties ou détectables dans tout le pédoncule oculaire.

Le succès de détection des bandes de croissance varie selon la position du pédoncule oculaire et entre les crabes vivants et les exuvies (Tableau 3). Chez les crabes vivants

examinés, les bandes sont plus souvent observées (test de G : $G_1 = 20,47$; $p < 0,001$) dans le pédoncule oculaire gauche (64,0 % des 358 pédoncules) que dans le pédoncule oculaire droit (47,2 % des 358 pédoncules). Des bandes sont aussi observées dans les deux pédoncules oculaires des exuvies (17,0 % des 270 pédoncules), mais au moins trois fois moins souvent que dans ceux des crabes subadultes vivants (52,0 % des 448 pédoncules), la différence de détection entre les deux groupes étant hautement significative (test de G : $G_1 = 92,57$; $p < 0,001$). La difficulté de lecture des bandes de l'exuvie découle du fait que l'endocuticule était plus ou moins dégradée, les sections étant plutôt transparentes et donc avec peu de contrastes, et que lorsque présentes les bandes étaient souvent très discontinues. Cependant, pour les exuvies le succès de détection des bandes n'est pas différent (test de G : $G_1 = 0,07$; $p = 0,788$) entre le pédoncule oculaire gauche (17,6 % des 136 pédoncules) et le droit (16,4 % des 134 pédoncules). Enfin, des bandes sont détectées simultanément sur les deux pédoncules oculaires d'un individu chez seulement 4,8 % des exuvies et 33,4 % des crabes vivants (Tableau 3).

L'écart entre le succès de détection des bandes dans le pédoncule oculaire droit et gauche des crabes vivants ne semble pas être un artéfact. La seule source de biais méthodologique que nous puissions concevoir est le fait que les pédoncules gauches ont été examinés avant les pédoncules droits. Pour vérifier la possibilité que notre technique de détection des bandes ait changé au fil du temps, nous avons échantillonné aléatoirement et examiné à l'aveugle 30 pédoncules droits et gauches. Ce contrôle a permis de confirmer que le succès de détection était significativement (test de G : $G_1 = 5,49$; $p = 0,019$) plus élevé du côté gauche (66,7 %) que du côté droit (36,7 %).

Tableau 3 : Succès de détection (en % du nombre de pédoncules examinés, qui apparaît entre parenthèses) des bandes de croissance dans le pédoncule oculaire gauche ou droit et simultanément dans les deux pédoncules oculaires du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) représenté par des exuvies, des subadultes vivants en prémue, en mue ou en postmue (laboratoire) et des adultes vivants tous états de carapace confondus (terrain)

Pédoncule oculaire	Succès de détection des bandes (%)							
	Subadultes laboratoire						Adultes vivants terrain	Tous vivants
	Exuvie	Prémue	En mue	Postmue	Postmue	Total vivants		
Gauche	17,6 (136)	63,3 (30)	61,0 (41)	60,0 (35)	59,3 (118)	60,3 (224)	70,1 (134)	64,0 (358)
Droit	16,4 (134)	42,9 (35)	36,6 (41)	50,0 (30)	44,9 (118)	43,8 (224)	53,0 (134)	47,2 (358)
Les deux	4,8 (104)	–	26,8 (41)	–	33,1 (118)	31,4 (159)	35,8 (134)	33,4 (293)

Le succès de détection des bandes croissance est légèrement supérieur (test de G : $G_1 = 6,24$; $p = 0,012$) chez les crabes adultes (terrain, 61,6 % de 268 pédoncules) que chez les crabes subadultes (laboratoire, 52,0 % de 448 pédoncules). Chez les crabes subadultes, la probabilité de détection des bandes est indépendante (test de G : $G_2 = 0,43$; $p = 0,809$) de la phase de mue : prémue (52,3 % de 65 pédoncules), en mue (48,8 % de 82) et en postmue (52,8 % de 301). Cependant, les données agrégées pour la phase postmue (1 semaine, 1, 2 et 6 mois combinés) masquent le fait que le succès de détection des bandes a été faible chez les crabes à 1 semaine postmue, soit 28,6 % de 7 pédoncules gauches et 33,3 % de 9 pédoncules droits pour un total de 31,3 % de 16 pédoncules examinés. Chez les crabes adultes, le succès de détection des bandes est indépendant du sexe (test de G :

$G_1 = 2,37$; $p = 0,123$), mais il varie avec l'état de carapace (test de G : $G_4 = 11,27$; $p = 0,024$) : EC 1 (52,9 % de 68 pédoncules examinés), EC 2 (68,0 % de 50), EC 3 (50,0 % de 62), EC 4 (72,2 % de 54) et EC 5 (73,5 % de 34). Les bandes se lisaient aisément chez tous les crabes adultes, exception faite de ceux en EC 1 chez qui la lecture des bandes pouvait être un peu plus difficile.

Dans l'ensemble des crabes vivants, le succès de détection des bandes de croissance dans l'un ou l'autre des deux pédoncules oculaire s'élève à 71,4 %. Le succès de détection dans l'un ou l'autre des pédoncules est particulièrement élevé chez les crabes adultes, où il atteint 87,3 % tous états de carapace confondus.

Chez les crabes subadultes de moins de 40 mm de LC, l'analyse en régression linéaire par permutation n'a détecté aucune relation significative entre le ln de l'épaisseur des bandes de croissance et la LC chez les individus une semaine postmue ($F_{1,26} = 0,37$, $p < 0,548$, $n = 28$), ainsi que chez les individus un à six mois postmue ($F_{1,48} = 0,15$, $p < 0,700$, $n = 50$). L'analyse a été restreinte aux crabes subadultes de moins de 40 mm de LC pour éviter que les données extrêmes modifient les régressions. L'analyse ANOVA à deux facteurs de type III par permutation démontre que la phase du cycle de mue et le sexe n'a pas d'effet sur le ln de l'épaisseur des bandes. Le ln de l'épaisseur des bandes mesurées en micromètres est légèrement plus mince chez les crabes une semaine postmue ($2,48 \pm 0,08$) que chez les crabes un à six mois postmue ($2,84 \pm 0,09$).

2.3 REPRODUCTIBILITÉ DES DÉCOMPTES DE BANDES DE CROISSANCE

La méthode développée pour la lecture et le comptage des bandes de croissance semble robuste et reproductible par des lecteurs indépendants et donne des résultats cohérents entre les deux pédoncules d'un même individu. Le décompte des bandes par deux lecteurs indépendants est très semblable (Figure 7), avec un coefficient de variation (CV) de seulement 6,9 % ($n = 94$). Aussi, lorsque des bandes sont détectées dans les deux pédoncules oculaires d'un même individu, le nombre ne diffère pas de façon importante entre le pédoncule gauche et le pédoncule droit ($CV = 15,3 \%$, $n = 67$) et n'est pas biaisé en faveur d'un côté ou de l'autre (Figure 8). Les bandes seraient donc formées de façon symétrique bilatéralement. Étant donné cette symétrie bilatérale, nous sommes justifiés d'utiliser les décomptes de bandes de croissance provenant de l'un ou de l'autre pédoncule oculaire dans les analyses subséquentes. Rappelons que lorsque des décomptes de bandes de croissance sont disponibles pour les deux pédoncules oculaires d'un même individu au même moment de sa vie, nous avons par convention utilisé la valeur du pédoncule gauche.

2.4 RELATIONS ENTRE LE NOMBRE DE BANDES DE CROISSANCE ET LES CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES DU CRABE

Pour l'ensemble des spécimens vivants examinés, le nombre de bandes de croissance comptées dans le pédoncule oculaire varie de 3 à 11 pour les femelles et de 3 à 10 pour les mâles du crabe des neiges. Le nombre de bandes est assez variable pour une classe de taille de crabe : il varie au maximum de 5 à 11 chez les femelles de 55-65 mm de LC (Figure 9). Le nombre de bandes est corrélé positivement à la LC et les régressions linéaires par permutation entre ces deux variables sont hautement significatives chez les deux sexes (mâles : $r^2 = 0,75$; $F_{1,108} = 320,10$; $p < 0,001$; $n = 110$; femelles : $r^2 = 0,56$;

$F_{1,187} = 240,40$; $p < 0,001$; $n = 189$). La pente des régressions diffère significativement entre les deux sexes ($t_{295} = -4,37$; $p < 0,001$) et est plus prononcée chez les femelles (0,02 bande/mm) que chez les mâles (0,01 bande/mm) de sorte que les femelles ont en moyenne plus de bandes que les mâles pour une même LC (Figure 9).

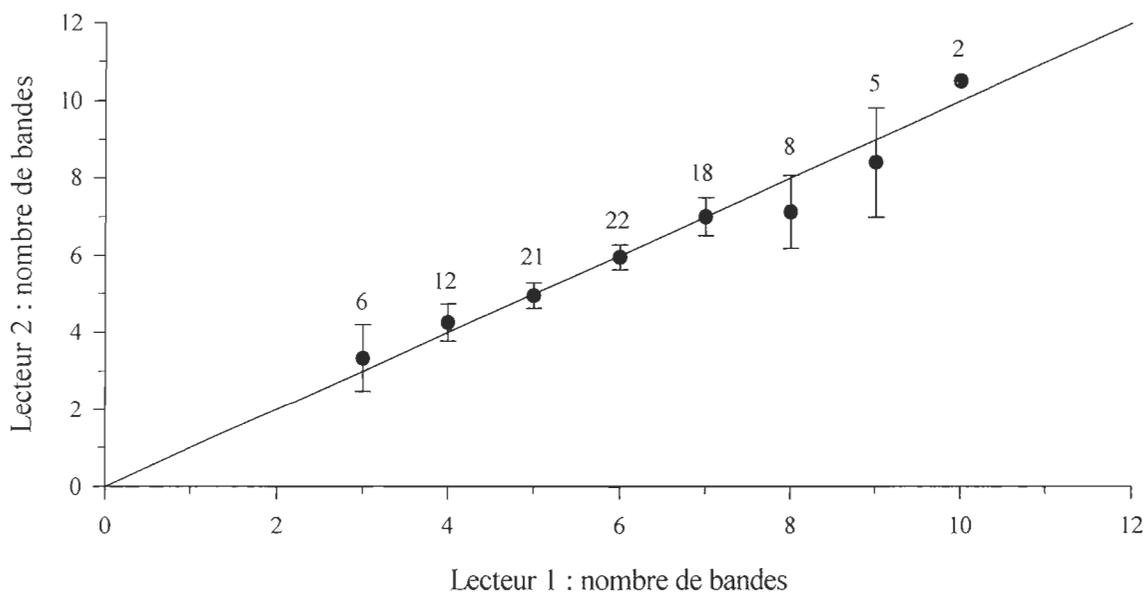


Figure 7 : Graphique de biais présentant la moyenne, l'intervalle de confiance à 95 % et l'effectif du nombre de bandes de croissance compté par un deuxième lecteur en fonction des comptes d'un premier lecteur pour un même échantillon de pédoncules oculaires gauches ou droits appartenant à des mâles et femelles subadultes ou adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). La ligne pleine représente la relation attendue si les dénombrements des deux lecteurs indépendants avaient été identiques. L'intervalle de confiance autour du nombre moyen correspondant à dix bandes du lecteur 1 n'est pas représenté étant donné sa grande amplitude (6,35 bandes) due à la petite taille de l'échantillon

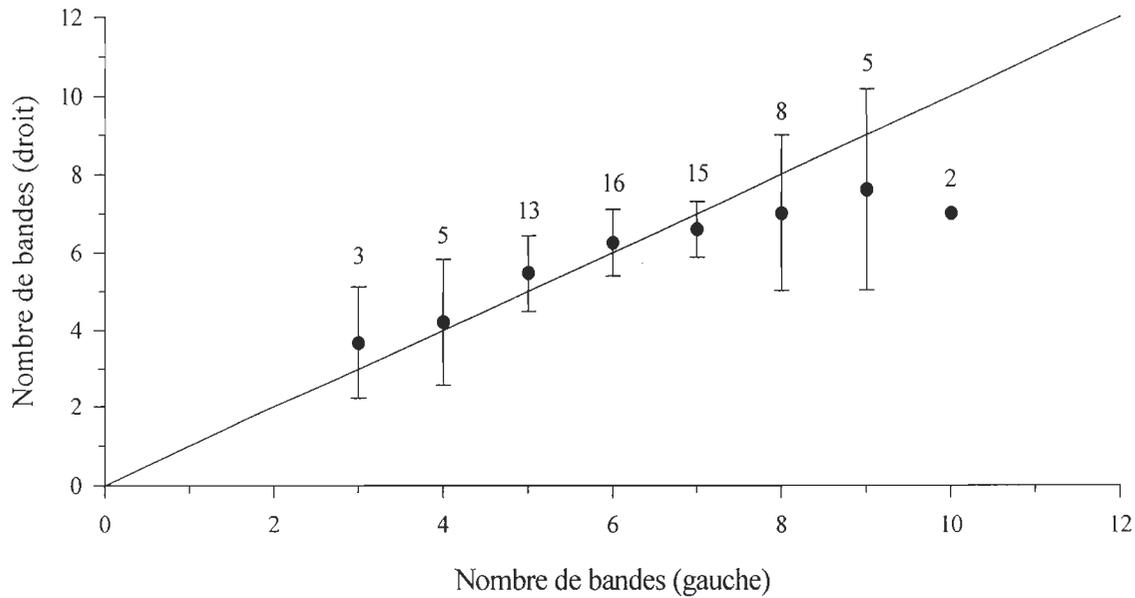


Figure 8 : Graphique de biais présentant la moyenne, l'intervalle de confiance à 95 % et l'effectif du nombre de bandes de croissance dans le pédoncule oculaire droit en fonction du nombre de bandes déterminé pour le pédoncule oculaire gauche chez des mâles et femelles subadultes ou adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). La ligne pleine représente la relation attendue si les dénombrements dans les deux pédoncules avaient été identiques. L'intervalle de confiance autour du nombre moyen correspondant à dix bandes dans le pédoncule oculaire gauche n'est pas représenté étant donné sa grande amplitude (12,71 bandes) due à la petite taille de l'échantillon

Nous avons approfondi l'analyse de la relation entre le nombre de bandes de croissance et la taille des crabes en considérant aussi l'épaisseur de la cuticule, qui contient les bandes, de concert avec la LC. Cette approche est motivée par le constat d'une variabilité assez marquée de l'épaisseur de la cuticule en fonction du cycle de mue et entre crabes de même taille et de même phase du cycle de mue ou état de carapace. Dans les modèles de régression linéaire multiple par permutation avec le logarithme naturel du

nombre de bandes comme variable dépendante, l'effet de l'épaisseur de l'endocuticule ou de la cuticule est positif et très hautement significatif ($p < 0,001$) et s'ajoute à celui de la LC (Tableau 4, Figure 10) pour produire un coefficient de détermination faiblement ou modérément plus élevé (mâles, $R^2 = 0,77$; femelles, $R^2 = 0,60-0,61$) que celui produit par les régressions simples avec la LC comme seule variable explicative (mâles, $r^2 = 0,75$; femelles, $r^2 = 0,56$). Le pouvoir explicatif, tel que mesuré par le R^2 et la valeur de F, est légèrement supérieur avec l'épaisseur de l'endocuticule qu'avec l'épaisseur de la cuticule (Tableau 4). Enfin, les coefficients de régression partiels standardisés sont nettement plus élevés pour la LC que pour l'épaisseur de l'endocuticule (ou de la cuticule), en particulier chez les mâles (Tableau 4), ce qui indique que la relation entre le nombre de bandes et la LC est plus forte que celle entre le nombre de bandes et l'épaisseur de l'endocuticule.

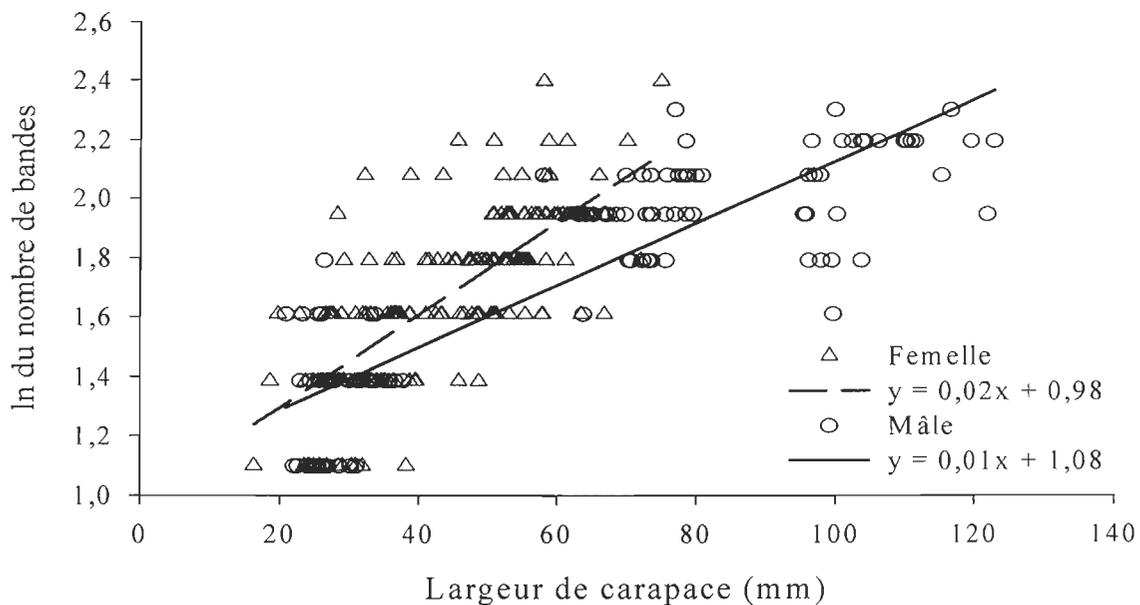


Figure 9 : Régressions linéaires par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire gauche ou droit (une observation par individu) sur la largeur de carapace (mm) des mâles (O) et femelles (Δ) subadultes et adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)

Tableau 4 : Équation, coefficient de détermination ajusté (R^2), effectif (n), valeur auxiliaire (F) et la probabilité (p) des régressions linéaires multiples par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance (NB) du pédoncule oculaire gauche ou droit sur la largeur de carapace (LC, en mm) et l'épaisseur (en μm) de l'endocuticule (EE) ou de la cuticule (ECC) de tous les crabes des neiges (*Chionoecetes opilio*) vivants examinés dans cette étude. Les coefficients de régressions partiels standardisés (CS), la valeur auxiliaire (t) et la probabilité pour les variables indépendantes sont montrés

Sexe	Équation de la régression multiple	R^2	n	F	dl	p	CS de LC	t	p	CS de l'épaisseur	t	p
Mâle	$\ln\text{NB} = 0,008 \text{ LC} + 0,002 \text{ EE} + 1,027$	0,77	109	181,20	2,106	< 0,001	0,66	9,19	< 0,001	0,27	3,72	< 0,001
	$\ln\text{NB} = 0,008 \text{ LC} + 0,002 \text{ ECC} + 1,016$	0,77	109	178,90	2,106	< 0,001	0,64	8,27	< 0,001	0,28	3,56	< 0,001
Femelle	$\ln\text{NB} = 0,012 \text{ LC} + 0,001 \text{ EE} + 0,994$	0,61	188	144,90	2,185	< 0,001	0,59	10,66	< 0,001	0,28	5,12	< 0,001
	$\ln\text{NB} = 0,012 \text{ LC} + 0,001 \text{ ECC} + 0,992$	0,60	188	143,20	2,185	< 0,001	0,57	10,00	< 0,001	0,29	4,98	< 0,001
Les deux	$\ln\text{NB} = 0,008 \text{ LC} + 0,002 \text{ EE} + 1,103$	0,66	297	283,40	2,294	< 0,001	0,57	13,49	< 0,001	0,33	7,85	< 0,001
	$\ln\text{NB} = 0,008 \text{ LC} + 0,002 \text{ ECC} + 1,091$	0,66	297	283,60	2,294	< 0,001	0,55	12,57	< 0,001	0,34	7,86	< 0,001

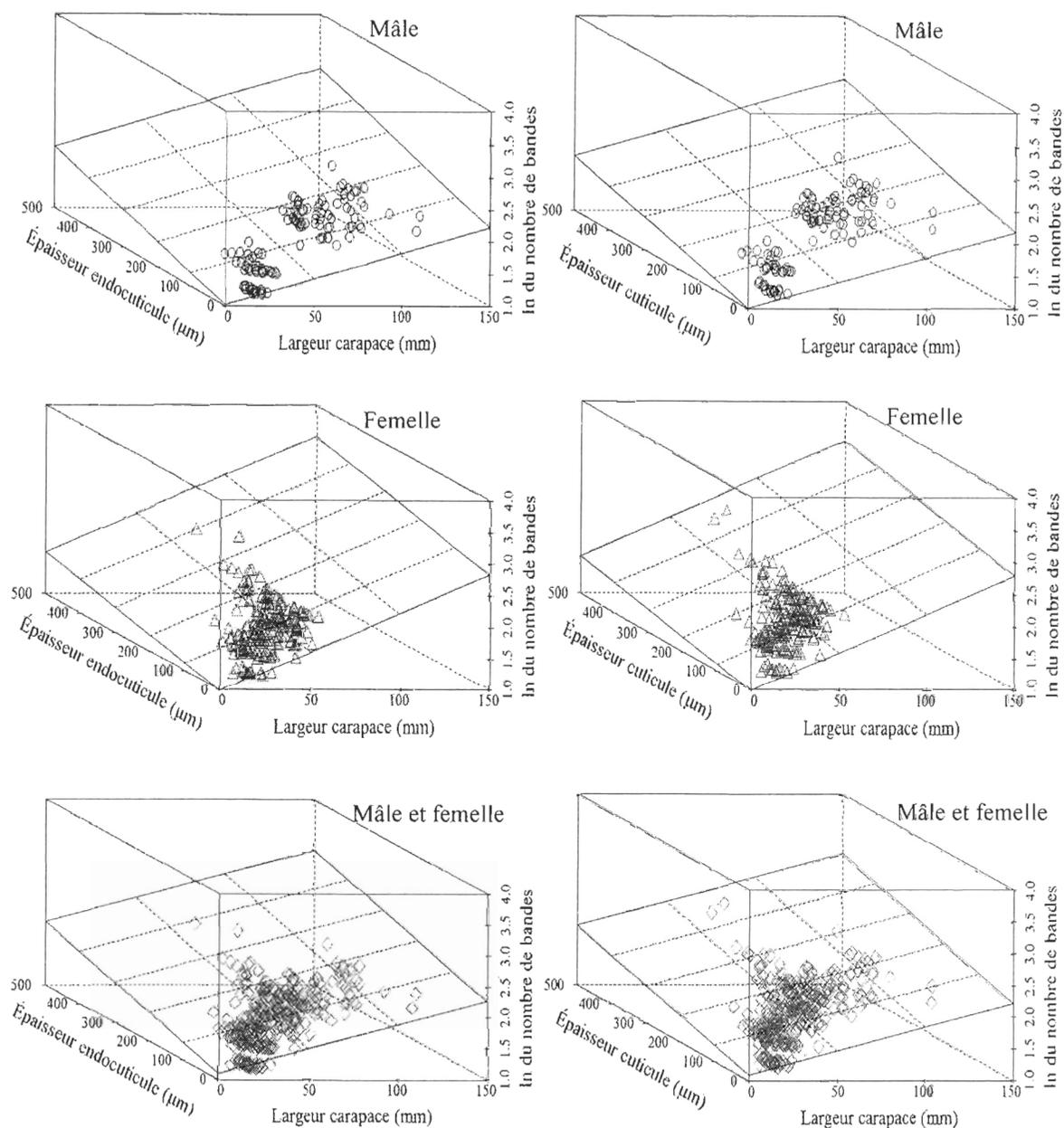


Figure 10 : Régressions linéaires multiples par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire droit ou gauche sur la largeur de carapace (mm) et l'épaisseur (μm) de l'endocuticule ou de la cuticule de tous les crabes des neiges (*Chionoecetes opilio*) vivants mâles (O), femelles (Δ) et des deux sexes (\diamond) examinés dans cette étude

2.5 RELATION ENTRE LE NOMBRE DE BANDES DE CROISSANCE, LE STADE DE DÉVELOPPEMENT ET L'ÂGE ESTIMÉ

Le nombre de bandes de croissance ne correspond pas au stade de développement. Les crabes examinés dans le cadre de cette étude sont de stade de développement estimé à 5 à 11 pour les femelles et à 6 à 13 pour les mâles. Dans l'ensemble, ces individus avaient donc effectué de 5 à 13 mues depuis le stade mégaloïpe (postlarve) et de 7 à 15 mues depuis l'éclosion sous forme de zoé I. Le nombre de bandes est inférieur au rang du stade de développement mesuré depuis la mégaloïpe chez les crabes subadultes en prémue (CV = 34,3 %, n = 34) ou en mue (CV = 38,6 %, n = 29), ainsi que chez les crabes subadultes en postmue et les crabes adultes (en postmue définitive) combinés (CV = 32,8 %, n = 236) (Figure 11). La différence entre le nombre de bandes et le nombre de mues serait encore plus marquée si nous prenions comme référence la zoé I.

Le nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire s'accorde bien avec l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement. Les crabes examinés ont un âge estimé depuis le stade mégaloïpe de 1,8 à 8,5 ans pour les femelles et de 2,3 à 9,7 ans pour les mâles. Visuellement, le nombre de bandes est pratiquement égal à l'âge mesuré depuis le stade mégaloïpe chez les crabes subadultes en mue (CV = 14,5 %, n = 29) et chez les crabes subadultes en postmue et les crabes adultes combinés (CV = 10,7 %, n = 236) (Figure 11). Le test de *t* de *Student* a confirmé que l'âge estimé des crabes en mue suit une droite isométrique avec le nombre de bandes (pente = 1, ordonnée à l'origine = 0, $p > 0,05$); en revanche ce test infirme l'isométrie pour les crabes subadultes en postmue combinés aux crabes adultes (pente $\neq 1$, ordonnée à l'origine $\neq 0$, $p < 0,05$). Dans le cas des crabes subadultes en prémue, la correspondance entre le nombre de bandes et l'âge estimé est bonne pour les petites valeurs de nombre de bandes et d'âge estimé, mais l'écart se creuse vers les valeurs les plus élevées de sorte que le nombre de bandes devient supérieur à l'âge estimé (Figure 11). Pour l'ensemble des crabes en prémue, le test de *t* de *Student* montre

que la pente de l'âge estimé en fonction du nombre de bandes de croissance diffère de un ($p > 0,05$), mais que l'ordonnée à l'origine ne diffère pas de zéro ($p < 0,05$). En conséquence, le CV entre le nombre de bandes et l'âge estimé pour les crabes subadultes en prémue (18,9 %, $n = 34$) est élevé comparativement à celui des crabes subadultes en mue ou des crabes en postmue. L'adéquation entre le nombre de bandes et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement ne serait pas modifiée perceptiblement si nous prenions comme référence la zoé I, puisque la phase larvaire ne dure que de 3 à 5 mois.

Les régressions linéaires par permutation par sexe entre le logarithme naturel du nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement, pour tous les stades de maturité, phases du cycle de mue ou états de carapace confondus, sont présentées dans le Tableau 5 et la Figure 12. La part de la variation du logarithme naturel du nombre des bandes expliquée par régression, telle que révélée par les coefficients de détermination, est à peu près égale entre les régressions ayant comme variable indépendante l'âge estimé (mâle, $r^2 = 0,79$; femelle, $r^2 = 0,54$) ou la LC (mâle, $r^2 = 0,75$; femelle, $r^2 = 0,56$; texte plus haut et Figure 9). Cependant, l'âge estimé explique une partie égale ou plus faible de la variation du nombre de bandes que ne le font ensemble la LC et l'EE (mâle, $R^2 = 0,77$; femelle, $R^2 = 0,60-0,61$; Tableau 4). Il n'est pas surprenant que l'âge estimé n'explique pas une plus grande part de la variation du nombre de bandes que la LC puisque l'âge est estimé uniquement à partir de la LC.

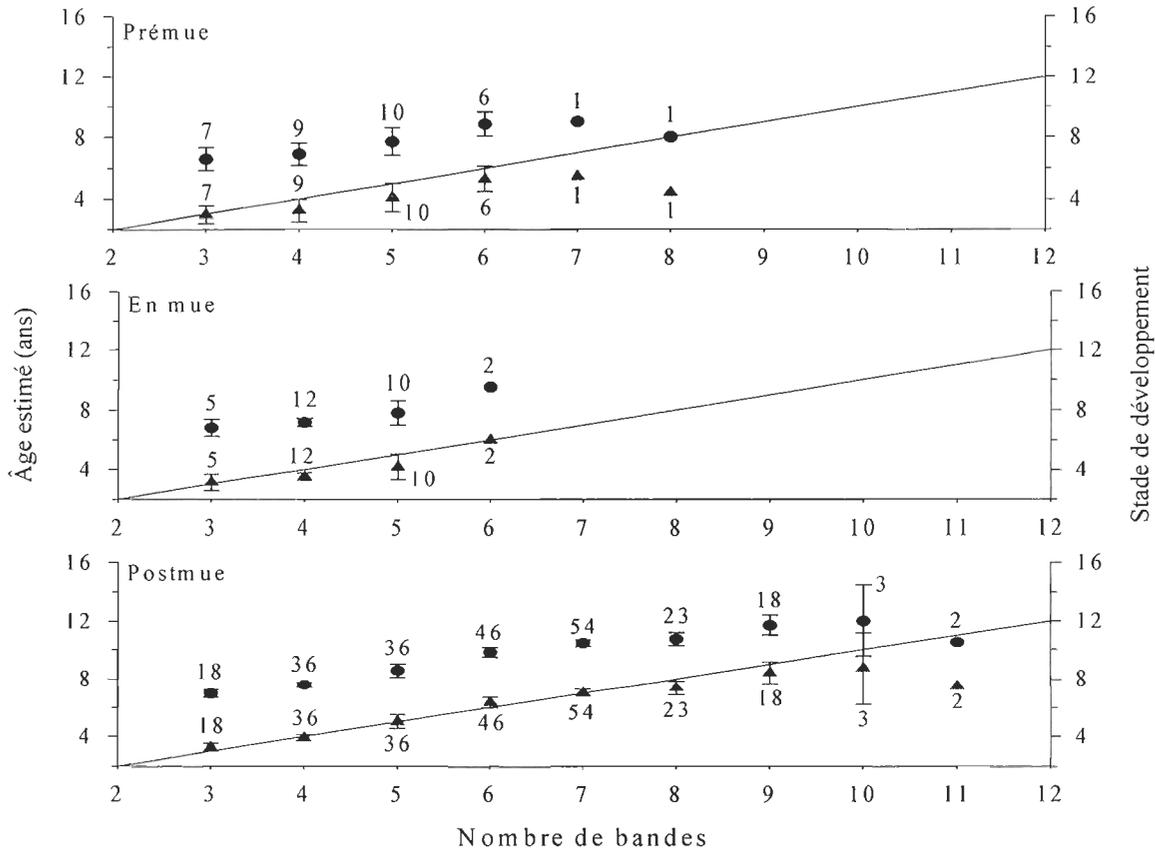


Figure 11 : Graphiques de biais de l'âge estimé moyen à l'atteinte du stade de développement (▲, ans) et du stade de développement moyen (●), avec les intervalles de confiance (95 %) et les effectifs, en fonction du nombre de bandes de croissance du pédoncule oculaire pour les subadultes en prémue ou en mue et pour les subadultes en postmue combinés aux adultes (en postmue définitive) du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). La ligne pleine représente la ligne d'équivalence entre l'âge estimé ou le stade de développement et le nombre de bandes. Pour les crabes en mue et en postmue, l'intervalle de confiance de l'âge estimé et du stade de développement n'est pas représenté pour les nombres de bandes avec deux observations étant donné leur grande amplitude

Tableau 5 : Équations, coefficient de détermination ajusté (r^2), valeur auxiliaire (F) et probabilité de la régression linéaire par permutation entre le logarithme naturel (ln) du nombre de bandes de croissance (NB) et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement (A, en ans) pour les mâles et femelles subadultes et adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)

Sexe	Équation de la régression	r^2	n	F	Probabilité
Mâle	$\ln\text{NB} = 0,13 A + 0,91$	0,79	110	409,60	< 0,001
Femelle	$\ln\text{NB} = 0,14 A + 0,94$	0,54	189	223,80	< 0,001

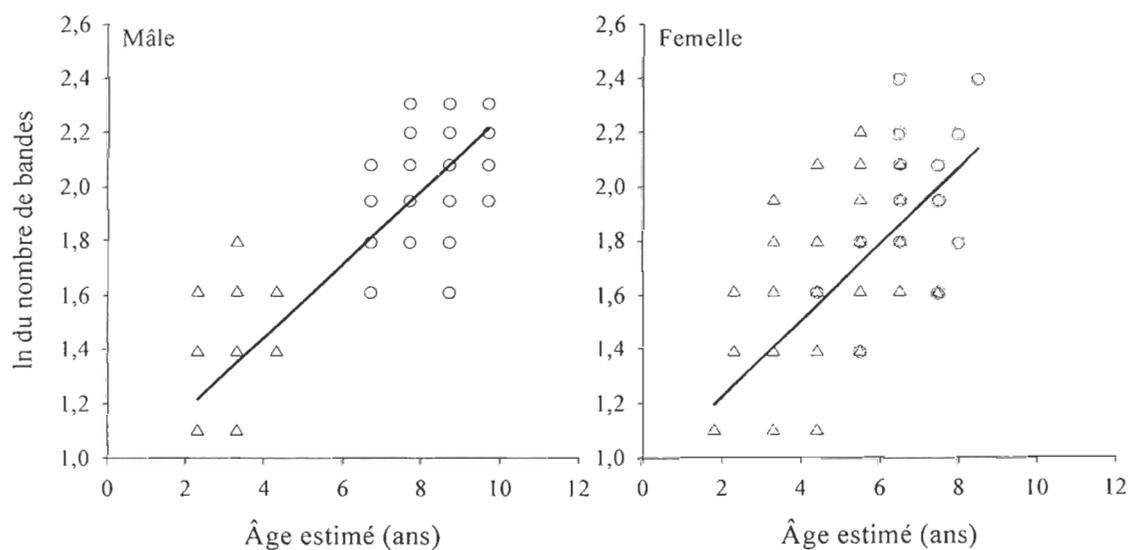


Figure 12 : Régression linéaire par permutation du logarithme naturel (ln) du nombre de bandes du pédoncule oculaire sur l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement pour les mâles et les femelles subadultes (Δ) et adultes (\circ) du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)

2.6 AJOUT DES BANDES DE CROISSANCE APRÈS LA MUE

L'expérience avec des crabes subadultes visant à déterminer si l'ajout de bandes de croissance à la cuticule était intimement lié à la mue a généré relativement peu d'observations en raison d'un taux de mortalité post-ablation élevé (74,3 %) et du fait que les bandes sont assez peu souvent observées dans les deux pédoncules d'un même individu (Tableau 6). Néanmoins, il ressort de cette expérience un patron assez clair d'accroissement progressif du nombre de bandes seulement à partir de deux mois après la mue (Figure 13), alors que l'endocuticule et la cuticule sont partiellement ou complètement développées (Figure 3 et Figure 5). L'écart moyen entre le nombre de bandes comptées en prémue et en postmue sur les mêmes individus ne devient significatif qu'au sixième mois postmue (test non-paramétrique unilatéral de Wilcoxon) et il atteint alors une valeur de 1,0 bande¹ (Tableau 6, Figure 13). L'ajout de bandes n'est donc pas étroitement lié à la mue.

Chez les crabes adultes, le calcul de la différence moyenne entre le nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement pour les crabes adultes de chaque EC révèle que le nombre de bandes ne semble pas s'accroître après la mue terminale. Il est évident dans la Figure 14 qu'il n'y a pas de tendance à l'augmentation de cette différence en fonction de l'EC croissant. L'analyse de Kruskal-Wallis démontre que l'EC a un effet significatif sur la différence entre le nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement ($\chi^2_4 = 10,34$, $p = 0,035$, $n = 116$), mais cet effet est dû seulement à la valeur plus élevée de la moyenne en EC 3 qu'en EC 1 ($p < 0,05$). Une analyse plus fine par sexe montre que l'EC n'a pas d'effet sur la différence entre le nombre de bandes et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement (Kruskal-Wallis, mâle : $\chi^2_4 = 4,25$, $p = 0,374$, $n = 66$, femelle : $\chi^2_4 = 8,51$, $p = 0,075$, $n = 50$). Pour tous les

¹ Ce résultat diffère de celui présenté dans Kilada *et al.*, (2012), en raison de la ré-examination des bandes de croissance des pédoncules oculaires.

EC, la différence moyenne entre le nombre de bandes et l'âge estimé par EC ne dépasse jamais 0,5 alors qu'on se serait attendu à des valeurs de plusieurs unités à l'EC 4 et 5 compte tenu de l'espérance de vie démontrée du crabe des neiges après la mue terminale.

Tableau 6 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % (IC) de la largeur de carapace postmue (LC_{post}) et du nombre de bandes de croissance (NB) comptées dans un pédoncule oculaire avant la mue et dans l'autre pédoncule oculaire après la mue pour des mâles et femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) sacrifiés à différents temps après la mue. Le nombre d'individus (n) examinés et le résultat du test unilatéral de Wilcoxon pour vérifier si la différence du nombre de bandes entre la prémue et la postmue était supérieure à zéro, sont montrés par tranche de temps écoulé depuis la mue

Temps écoulé depuis la mue	$LC_{post} \pm IC$ (mm)	NB \pm IC		Test de Wilcoxon		
		Prémue	Postmue	n	t	Probabilité
1 semaine	43,7 \pm 26,0	4,3 \pm 1,4	4,3 \pm 1,4	3	0,00	1,000
1 mois	49,1 \pm 10,1	5,0 \pm 1,5	4,8 \pm 1,4	5	1,00	0,977
2 mois	30,1 \pm 2,1	3,9 \pm 0,5	4,2 \pm 0,7	10	3,00	0,117
6 mois	54,1 \pm 23,6	5,0 \pm 1,3	6,0 \pm 1,3	4	0,00	0,036

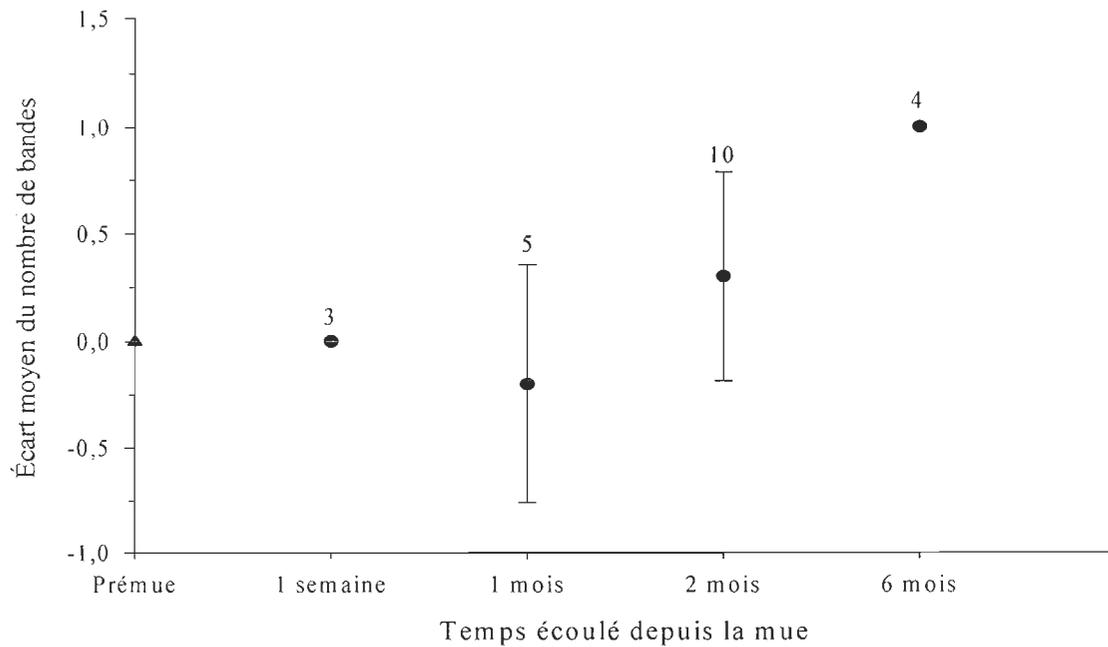


Figure 13 : Écart moyen et intervalle de confiance à 95 % entre le nombre de bandes de croissance comptées dans un pédoncule oculaire après la mue et dans l'autre pédoncule oculaire avant la mue pour des mâles et femelles subadultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) sacrifiés à différents temps après la mue. Le nombre de bandes de croissance est identique avant et après la mue pour les individus sacrifiés à une semaine postmue

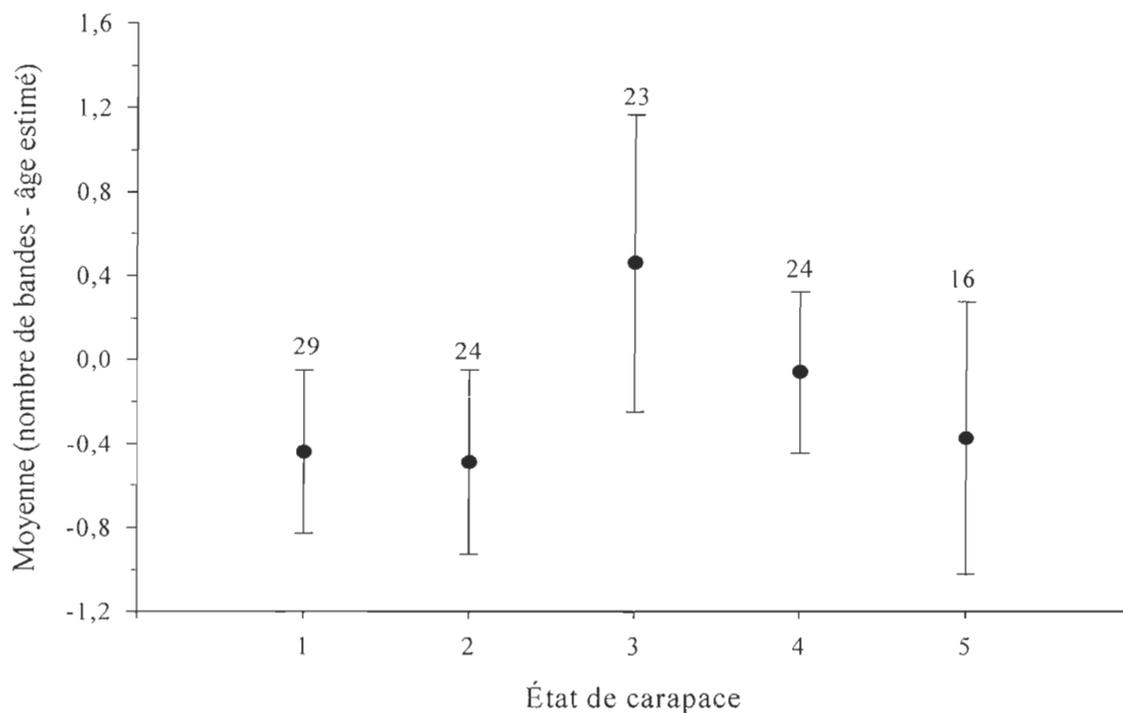


Figure 14 : Moyenne et intervalle de confiance à 95 % de la différence entre le nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement en fonction de l'état de carapace (EC 1 à 5) des mâles et femelles adultes du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*)

CHAPITRE 3

DISCUSSION

3.1 DETECTION ET LECTURE DES BANDES DE CROISSANCE

Notre travail démontre que les bandes de croissance dans l'exosquelette des pédoncules oculaires du crabe des neiges sont des structures réelles et non des artéfacts de préservation ou de montage de la cuticule. Cette conclusion découle entre autres de la reproductibilité des décomptes de bandes par des observateurs indépendants (Figure 7) et de la symétrie bilatérale du dépôt des bandes (Figure 8). Nous confirmons donc les conclusions en ce sens de Kilada *et al.* (2012), basées sur une partie de nos résultats sur le crabe des neiges, mais aussi sur des observations similaires chez la crevette nordique *Pandalus borealis* et la crevette de roche *Sclerocrangon boreas*. De plus, les coefficients de variation (CV) du décompte de bandes entre lecteurs ou entre pédoncules oculaires gauches et droits pour le crabe des neiges sont comparables à ceux observés pour les annuli de croissance des otolithes de plusieurs espèces de poissons (Campana, 2001) et des coquilles de divers mollusques bivalves (Kilada *et al.*, 2009), démontrant que la précision de lecture est comparable entre les trois groupes d'animaux et les différentes structures utilisées.

Nous n'avons pas pu détecter des bandes de croissance dans tous les pédoncules oculaires des crabes des neiges. D'une part, la probabilité de détection des bandes de croissance était plus grande dans le pédoncule gauche que dans le pédoncule droit (Tableau 3). Les raisons de cette asymétrie sont incertaines, mais pourraient être méthodologiques ou biologiques. Pour assurer la plus grande objectivité possible, les pédoncules ont été traités en blocs : droits en premier pour la préparation et gauches en premier pour la lecture. La dissymétrie observée n'est certainement pas le fait d'un biais de lecture en période

d'apprentissage, puisque les pédoncules gauches ont été lus avant les droits, et que la relecture d'un échantillon aléatoire de pédoncules gauches et droits en fin d'étude a donné les mêmes résultats. Une possibilité de biais méthodologique est liée à un bris mécanique de la scie Isomet utilisée en premier et à son remplacement par une deuxième scie Isomet qui était peut-être mieux réglée et aurait assuré une plus grande qualité des sections de pédoncules gauches préparés en dernier. Toutefois, on ne peut exclure un possible fondement biologique à la dissymétrie bilatérale de détection, bien que nous n'ayons trouvé aucun précédent dans la littérature, comme par exemple dans le cas des annuli d'otolithes de poissons.

D'autre part, le succès de détection et la facilité de lecture des bandes de croissance dans les pédoncules oculaires étaient nettement plus faibles à certaines phases du cycle de mue qu'à d'autres. Chez les exuvies, la difficulté de détection et de lecture proviendrait de la fragilité et de la dégradation de l'endocuticule. Il est connu que l'endocuticule de l'exosquelette est partiellement résorbée ou décalcifiée à l'approche de la mue (Drach, 1939; Warner, 1977; Hébert *et al.*, 2002; Waugh *et al.*, 2009). Cependant, dans notre étude cela ne s'est pas manifesté par un amincissement de l'endocuticule (Figure 3) ou une réduction de sa contribution à l'épaisseur totale de la cuticule (Figure 5), mais plutôt par une diminution de la densité et une augmentation de la transparence de la cuticule en section fine. Waugh *et al.* (2009) ont remarqué que le processus de résorption ou d'amincissement de l'endocuticule pendant la prémue n'était pas uniforme sur l'ensemble de l'exosquelette d'un crabe : il était imperceptible dans certaines parties ou au contraire très prononcé près des sutures ecdysiales.

Chez les crabes sacrifiés à une semaine postmue, la difficulté de détecter et compter les bandes de croissance est sans doute liée au développement encore très incomplet de

l'endocuticule tel que démontré par sa faible épaisseur absolue (Figure 3) ou le faible rapport épaisseur endocuticule : épaisseur cuticule (Figure 5). En effet, l'examen des crabes subadultes en prémue et en mue révèle que l'endocuticule est initialement inexistante sur la nouvelle cuticule sous-jacente à l'exosquelette et l'expérience de laboratoire démontre un développement progressif de cette endocuticule seulement après la mue, sur une période d'environ deux mois (Figure 3 et Figure 5). Ces observations sont conformes à l'interprétation acceptée du mode de formation d'une nouvelle cuticule avant et après la mue chez les crustacés (Drach, 1939; Hébert *et al.*, 2002). Le développement tardif de la nouvelle endocuticule, bien après le développement de l'épicuticule et de l'exocuticule qui assureront immédiatement à la mue des fonctions de barrière osmotique et antibactérienne au milieu environnant (Stewart, 1993; Brusca et Brusca, 2002), a une valeur adaptative. En effet, une nouvelle cuticule trop épaisse ou rigide pourrait entraver ou ralentir le retrait du crabe de son exosquelette lors de la mue (Pütz et Buchholz, 1991; Waugh *et al.*, 2009). Si le processus d'exuviation est trop retardé ou ralenti après que l'absorption d'eau ait débuté, la nouvelle cuticule se distendrait prématurément et le crabe resterait coincé dans son exosquelette, entraînant sa mort.

Les crabes adultes échantillonnés sur le terrain avaient aussi une endocuticule moins développée tôt après la mue, en EC 1 chez les mâles et en EC 1-2 chez les femelles (Figure 4 et Figure 5), qu'à des EC survenant plus tard après la mue. Le stade EC 1 qui suit immédiatement la mue est présumé durer environ 2-3 mois chez les mâles (O'Halloran et O'Dor, 1988; Taylor *et al.*, 1989; Otto, 1998; Hébert *et al.*, 2002), mais la durée combinée des stades EC 1 et 2 chez les femelles est inconnue. Le temps écoulé depuis la mue était vraisemblablement plus élevé chez les mâles et femelles adultes en EC 1 et leur endocuticule était relativement plus développée (rapport EE : ECC de 0,73 et 0,76 respectivement) que chez les crabes subadultes à une semaine postmue (ratio EE : ECC de 0,69), ce qui pourrait expliquer le taux de détection de bandes plus élevé chez le premier que chez le deuxième groupe.

La possibilité de détecter et la facilité de lecture des bandes de croissance différaient selon l'emplacement de la cuticule. Chez le crabe des neiges, les bandes de croissance se retrouvaient principalement dans la partie basale (69 %; cette étude) du pédoncule oculaire et étaient plus facilement lisibles dans le pédoncule que dans l'osselet mésocardiaque de l'estomac (Kilada *et al.*, 2012). Dans l'ensemble, pour les crabes des neiges échantillonnés vivants, la proportion d'individus chez lesquels des bandes de croissance ont été détectées dans le pédoncule oculaire gauche et dans l'un ou l'autre pédoncule s'élève à 64 % et 71 % respectivement. Ces taux de détection sont comparables à ceux de 60-70 % obtenus dans l'unique osselet mésocardiaque du moulin gastrique du homard américain (Raouf Kilada et Neil Davis, Univ. Nouveau-Brunswick, comm. pers.), mais inférieurs aux taux de détection approchant 100 % dans le pédoncule oculaire de la crevette nordique et de la crevette de roche (Raouf Kilada, Univ. Nouveau-Brunswick, comm. pers.). Il serait donc intéressant d'explorer la cuticule à d'autres endroits pour vérifier la présence possible des bandes de croissance reflétant l'âge.

3.2 TAILLE DU CRABE, DÉVELOPPEMENT DE LA CUTICULE ET NOMBRE DE BANDES DE CROISSANCE

L'analyse en régression multiple démontre une relation positive entre le nombre de bandes et la LC et l'EE des crabes, les deux variables agissant de concert, mais la première ayant un effet plus fort que la deuxième (Tableau 4). L'épaisseur de l'endocuticule dépend elle-même fortement de la LC, comme chez d'autres crabes (Waugh *et al.*, 2009), sauf à 1 semaine postmue chez les crabes subadultes et à l'EC 1 chez les crabes adultes (Figure 2). L'absence de relation positive entre le nombre de bandes et la LC chez les crabes récemment mués pourrait s'expliquer par le fait que l'épaississement et la minéralisation de l'endocuticule se font plus rapidement chez les crabes relativement plus petits que chez les

crabes relativement plus grands (Pütz et Buchholz, 1991; Dutil *et al.*, 2000; Brusca et Brusca, 2002; Fonseca *et al.*, 2008; Waugh *et al.*, 2009). La relation positive entre la LC et l'EE et le fait que l'endocuticule atteint son épaisseur maximale en EC 2-3 chez les mâles adultes du crabe des neiges (Figure 4) est conforme aux résultats de Fonseca *et al.* (2008) montrant que la dureté de la carapace des crabes mâles adultes est corrélée positivement à la LC et atteint son maximum à l'EC 3. Le léger décalage entre le plein durcissement en EC 3 et le plein développement dimensionnel en EC 2-3 est normal puisque la minéralisation complète ne peut se faire qu'après le plein développement de l'endocuticule.

L'épaississement de l'endocuticule après la mue terminale, en supposant que la durée du stade EC 1 est le même pour les deux sexes (voir plus haut), serait plus rapide chez les mâles adultes que chez les femelles adultes. Cette différence pourrait être liée au détournement chez les femelles d'une partie de l'énergie disponible après la mue au développement des ovaires après la ponte et aux soins de la portée en incubation, alors que les mâles allouent un maximum d'énergie au durcissement de leur exosquelette afin de favoriser la reproduction qui demande la capacité de combattre pour l'acquisition, la garde et la protection des femelles réceptives (Sainte-Marie *et al.*, 2008). La valeur adaptative (« *fitness* ») des mâles pourrait être liée à la rapidité avec laquelle ils durcissent leur carapace, puisqu'ils peuvent se reproduire plus tôt et à moindre risque de blessures.

3.3 SIGNIFICATION DES BANDES DE CROISSANCE

La réalité physique des bandes de croissance – ce ne sont pas des artéfacts – et leur lien conséquent avec la taille du crabe des neiges et l'épaisseur de sa cuticule étant démontrés, nous posons donc la question de leur signification? À cet effet, nous avons

postulé trois hypothèses que nous considérerons comme suit : les bandes sont des marques de mue ou des marques d'âge, ou elles sont indépendantes de ces événements et ne reflètent que la structure de la cuticule.

Les bandes de croissance ne sont clairement pas des marques de mue, puisque la correspondance entre leur nombre et le stade de développement mesuré après la métamorphose est mauvaise et elle serait encore moins bonne si le stade de référence était la larve zoé 1. De plus, notre expérience de laboratoire avec des crabes subadultes indique qu'il n'y a pas de lien étroit entre la mue et l'ajout d'une bande de croissance, cet événement survenant jusqu'à plusieurs mois après la mue et à des moments variables entre individus. Nous pouvons estimer avec assez de confiance le stade de développement du crabe des neiges car les modes dans les distributions de fréquences de LC représentant les stades de développement sont très nets jusqu'au stade de développement 7 ou 8 (par ex. : Figure 1 dans Lovrich *et al.*, 1995) et au-delà l'accroissement de taille à la mue est bien documenté (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998) et serait très conservateur quel que soit le lieu géographique (Orensanz *et al.*, 2007). Cependant, l'attribution d'un crabe à un stade de développement donné peut-être entaché d'une erreur d'un stade lorsque sa LC se trouve près de la valeur moyenne de LC pour la séparation de deux stades consécutifs. La non-correspondance entre le nombre de bandes et le stade de développement a été démontrée aussi chez la crevette de roche, le homard et elle est particulièrement frappante chez la crevette nordique (Kilada *et al.*, 2012).

Alors que nous estimons le stade de développement pour chaque individu avec un niveau de confiance élevé, l'âge estimé que nous avons utilisé dans cette étude représente une valeur approximative pour l'atteinte d'un stade de développement donné qui suppose un parcours de croissance fixe et une durée d'intermue moyenne conforme aux

observations effectuées dans le nord du golfe en une période (1991–1992) où l'eau était très froide (Sainte-Marie *et al.*, 1995 ; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998 ; voir Galbraith *et al.*, 2012 pour les conditions océanographiques). Or, contrairement à l'accroissement de taille à la mue qui est très conservateur chez le crabe des neiges, nous savons que la durée d'intermue peut varier en fonction de la température et ce, à tous les stades de développement de la phase de vie larvaire (Kon, 1980; Davisdon et Chin, 1991) et benthique (Dawe *et al.*, 2012; B. Sainte-Marie, comm. pers.). Par exemple, chez les stades de développement supérieurs à 5 la mue survient généralement une fois par année (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998), mais certains individus préadultes reconnaissables à leur carapace vieillie (EC 3 ou EC 4) auraient des durées d'intermue atteignant 1,5–2 ans, voire même plus. Ces crabes sont connus sous l'appellation d'individus ayant escamoté une mue (« skip molters » en anglais; voir par ex. : Benhalima *et al.*, 1998). En raison de la variabilité de la durée de l'intermue en fonction principalement de la température, on peut s'attendre à ce que l'âge réel des crabes composant notre échantillon soit assez variable entre individus de même taille (ou stade de développement) et que cette variabilité puisse aussi comprendre des valeurs inférieures à l'âge estimé, entre autres parce que nos crabes ont été récoltés dans une période plus chaude (2009–2010 ; Galbraith *et al.*, 2012) propice au développement plus rapide des larves et des crabes de stade de développement de 1 à 5.

Le nombre de bandes de croissance s'accorde beaucoup mieux à l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement qu'au stade de développement (nombre de mues) lui-même. Tel qu'attendu, le nombre de bandes est variable pour un crabe de même taille (Figure 9) et il correspond en général très bien à l'âge (moyen) estimé pour l'atteinte d'une LC ou d'un stade de développement donné (Figure 11). De plus, le nombre de bandes croît plus rapidement en fonction de la LC chez les femelles que chez les mâles du crabe des neiges (Figure 9) ce qui est conforme à la croissance plus lente bien documentée pour les femelles (Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998; Comeau *et al.*, 1998). À très peu

d'exceptions près, les valeurs minimales de l'âge mesuré par le nombre de bandes pour une taille donnée ne sont pas improbables compte tenu de la variabilité possible des taux de croissance. Enfin, l'écart prononcé entre le stade de développement et le nombre de bandes est évident déjà à la plus petite valeur mesurée de nombre de bandes (soit 3) et se maintient ensuite (Figure 11), ce qui s'explique par la cadence plus élevée de mue dans les deux premières années de la phase benthique, soit 2 voire 3 mues annuellement, que plus tard dans l'ontogénie où la mue devient maximale annuelle (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998; Comeau *et al.*, 1998).

La bonne correspondance d'ensemble entre le nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement chez le crabe des neiges n'est pas en soi un gage de la validité des bandes en tant qu'indicateurs d'âge. En effet, l'âge estimé est dérivé uniquement de la LC qui, avec l'EE, explique une grande partie de la variabilité du nombre de bandes. En ce sens, la démonstration est tautologique et une interprétation plus parcimonieuse des bandes de croissance pourrait être qu'elles représentent simplement des unités structurales de l'endocuticule, soit un « paquet » de microlamelles inter-reliées (la zone claire) séparées par un élément de liaison (la ligne opaque) avec le prochain paquet, dont le nombre croît avec l'épaisseur de la cuticule et la taille du crabe. Les lignes opaques de l'endocuticule ressemblent en fait à la ligne quelque peu moins foncée qui sépare l'exocuticule de l'endocuticule et qui serait due à la discontinuité mécanique entre ces deux couches (Raabe *et al.*, 2005b).

Les données disponibles présentement pour le crabe des neiges ne permettent pas à elles seules de trancher entre l'hypothèse de marque d'âge ou de marque structurale eu égard à la signification des bandes de croissance. Il faut recourir aux observations plus étendues et diversifiées de Kilada *et al.* (2012) pour décider en faveur de l'hypothèse de

l'âge. En effet, les bandes de croissance ont aussi une bonne adéquation avec l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement chez trois autres espèces de crustacés décapodes (Kilada *et al.*, 2012) qui varient considérablement en taille et en épaisseur de cuticule maximale, soit le homard américain qui atteint une très grande taille et a une cuticule très forte et la crevette nordique et la crevette de roche qui sont en comparaison relativement petites mais qui ont respectivement une cuticule mince ou une cuticule épaisse. Toujours selon Kilada *et al.* (2012), le nombre de bandes correspond aussi très bien à l'âge connu (1 à 3 ans) de homards américains juvéniles élevés *in situ*.

Un des éléments importants de la preuve de la validité des bandes de croissance comme indicateur d'âge est la persistance chez le homard américain d'une marque de calcéine fluorescente dans l'endocuticule du pédoncule oculaire et de l'osselet mésocardiaque au travers une ou deux mues (Kilada *et al.*, 2012). Cette observation indiquerait que la cuticule en certains lieux de l'exosquelette est conservée à la mue ou que la marque est ré-imprégnée dans la nouvelle cuticule après la mue (Kilada *et al.*, 2012), cette dernière hypothèse étant réfutée par ces auteurs. Dans le cas de l'osselet mésocardiaque, l'examen des exuvies du homard américain indique que cette structure n'est pas extériorisée à la mue comme d'autres parties cuticulaires du moulin gastrique (Kilada *et al.*, 2012), ce qui est aussi vrai chez le crabe des neiges (observation personnelle). Cela suggère fortement que l'osselet mésocardiaque est conservé intact au travers de la mue, quoiqu'on ne puisse encore complètement exclure la possibilité qu'il soit perdu et digéré intérieurement. La persistance de certaines parties cuticulaires au travers la mue est documentée chez d'autres arthropodes : c'est le cas notamment des parties terminales du système trachéal de divers insectes (voir discussion dans Snelling *et al.*, 2011). Cependant, cette explication d'une rétention de cuticule ne semble pas convenir au pédoncule oculaire du crabe des neiges dont la cuticule, d'après nos observations, serait entièrement perdue à la mue et remplacée par une toute nouvelle cuticule dont l'endocuticule ne se développerait ostensiblement qu'après la mue (voir plus haut). Dans ce

cas, la perpétuation des bandes de croissance au travers la mue devrait impliquer une forme de mémoire, hypothétiquement sous forme d'une empreinte condensée dans une matrice endocuticulaire ou une couche membraneuse comprimée qui ne serait pas perdue à la mue.

Le crabe des neiges diffère fortement des trois autres espèces de crustacés décapodes étudiés par Kilada *et al.* (2012) par le fait qu'il a une mue terminale (Conan et Comeau, 1986). Notre travail montre que le nombre de bandes de croissance ne croît pas de manière soutenue en fonction du changement d'état de carapace suivant la mue terminale. De fait, la différence moyenne entre le nombre de bandes de croissance et l'âge estimé à l'atteinte du stade de développement pour les crabes des neiges adultes à chacun des EC ne dépasse jamais 0,5 (Figure 14). Or, chez les mâles adultes du crabe des neiges du fjord du Saguenay, l'usure des dactyles des pattes marcheuses et des données de marquage ont montré de façon cohérente que le temps médian écoulé depuis la mue terminale était d'environ 1,5 ans en EC 2, 3,5 ans en EC 3, 5,5 ans en EC 4 et 6,5 ans en EC 5 (Fonseca *et al.*, 2008). La relation entre l'EC et le temps écoulé depuis la mue terminale n'est pas connue pour les femelles adultes, mais on peut supposer qu'elle est similaire à celle des mâles puisque la durée maximale de vie après la mue terminale est comparable entre les deux sexes (soit ≥ 8 ans ; voir Fonseca *et al.*, 2008 et Kon *et al.*, 2010). L'arrêt du dépôt de bandes de croissance peu de temps après la mue terminale pourrait refléter une « mort cuticulaire ». La mue terminale, contrairement aux périodes d'intermue, s'accompagne d'une dégénérescence définitive de l'organe « Y » et de changements hormonaux majeurs (Charmantier, 1980; Soumoff et Skinner, 1983; Hartnoll, 2001; Tamone *et al.*, 2005) et la cuticule perd sa capacité de se régénérer ou de se réparer et se dégrade (Benhalima *et al.*, 1998). La dégradation se traduit éventuellement par une sévère décalcification menant à un ramollissement progressif de la cuticule en EC 4 et EC 5 (Sainte-Marie, 1993; Fonseca *et al.*, 2008) qui est associé notamment à l'activité de bactéries chitinolytiques qui colonisent l'endocuticule (Benhalima *et al.*, 1998; Vogan *et al.*, 1999; Andersen *et al.*, 2000). Il est à

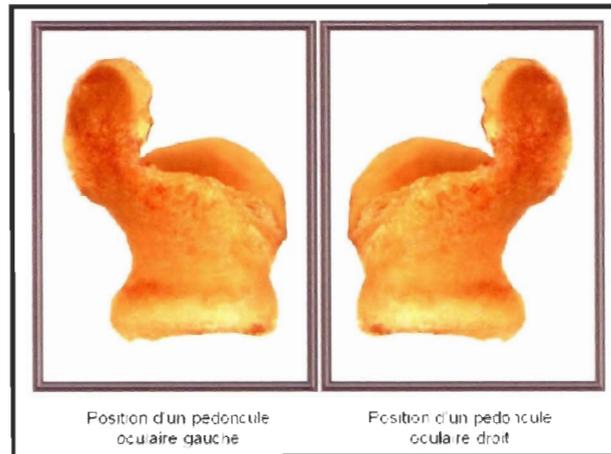
remarquer que ces changements dans la cuticule n'ont apparemment pas nuit au succès de détection des bandes de croissance qui était élevé aux EC 4 et EC 5 comparé aux EC 1-3.

Le non ajout de bandes de croissance après la mue terminale constitue une limitation importante de la méthode proposée de détermination de l'âge des crustacés décapodes. En effet, la mue terminale est une caractéristique répandue chez les crabes majoïdés et chez certains crabes portunoïdés, dont des espèces exploitées commercialement (Comeau *et al.*, 1991; Sainte-Marie et Hazel, 1992; Mantelatto et Fransozo, 1999; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2012). Dans le cas du crabe des neiges, l'exploitation porte uniquement sur les mâles, adultes pour la très grande majorité, et l'estimation du taux d'exploitation doit reposer sur une mesure de la survie après la mue terminale que ne semble pouvoir fournir la méthode proposée. Une combinaison d'estimation de l'âge au stade de développement par la méthode des bandes de croissance (cette étude) et de l'estimation du temps écoulé depuis la mue terminale par la méthode de l'usure des dactyles (Fonseca *et al.*, 2008) pourrait peut-être permettre d'obtenir l'âge absolu des crabes. Il y aurait aussi lieu de vérifier si les bandes de croissance annuelles sont ajoutées systématiquement pendant les périodes d'intermue multiannuelles qui surviennent par exemple chez les crabes des neiges prépubères ou adolescents (Dawe *et al.*, 2012), les femelles matures de la crevette de roche (Sainte-Marie *et al.*, 2006) et les plus vieilles femelles du homard américain (Miller *et al.*, 1989; Comeau et Savoie, 2001). Il est à noter que même la méthode de détermination de l'âge par lecture des otolithes comporte des limitations chez certains poissons, dont des espèces tel le flétan du Groenland (*Reinhardtius hippoglossoides*) qui sont longévives, ont une croissance lente et vivent dans un environnement froid (Treble *et al.*, 2008), comme le crabe des neiges. La piètre performance de la méthode de détermination de l'âge par les otolithes chez le flétan du Groenland n'a pas d'explication satisfaisante, mais elle peut être attribuée à un dépôt inégal du matériel minéral dans l'otolithe (Treble *et al.*, 2008).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis de documenter certains aspects de la dynamique de la cuticule et des bandes de croissance trouvées dans l'endocuticule du pédoncule oculaire sur un cycle de mue et après la mue terminale du crabe des neiges. Nous avons également démontré hors de tout doute que ces bandes ne sont pas des indicateurs de mue. Le nombre de bandes semble bien refléter l'âge à l'atteinte du stade de développement, basé sur nos résultats et ceux obtenus sur d'autres espèces de crustacés décapodes. Cependant, le nombre de bandes de croissance n'augmente pas après la mue terminale. D'autres expériences doivent être effectuées pour parachever la vérification de l'hypothèse que les bandes de croissance sont un indicateur d'âge et expliquer comment elles sont perpétuées au travers la mue étant donné l'observation que l'endocuticule du pédoncule oculaire se forme apparemment *de novo* après chaque mue. Une étude histologique approfondie du pédoncule oculaire du crabe des neiges permettrait d'avoir des informations sur la provenance, la résorption ou la compression et le dépôt des bandes de croissance durant le cycle de mue du crabe subadulte et après la mue terminale. De plus, il serait intéressant d'obtenir des crabes subadultes et adultes de différents âges connus afin de vérifier la correspondance entre cet âge et le nombre de bandes de croissance. En supposant que les bandes représentent l'âge, il serait intéressant de connaître la cause du dépôt des bandes de croissance, par exemple la photopériode ou un stress causé par un changement de la température de l'eau, de type de nourriture ou encore un jeûne. Rappelons qu'un indicateur d'âge absolu servirait à déterminer le taux de croissance et la productivité, ainsi qu'à améliorer la connaissance de la dynamique de population et la gestion des pêches du crabe des neiges comme d'autres crabes et animaux. À défaut d'atteindre cet objectif, la confirmation de la valeur des bandes de croissance comme indicateur de l'âge à l'atteinte du stade de développement (y compris les périodes d'intermue multiannuelles) enrichiraient au moins nos connaissances sur la croissance et la productivité des stocks de crabe des neiges en renseignant sur la croissance et la mortalité jusqu'à l'atteinte de la mue terminale.

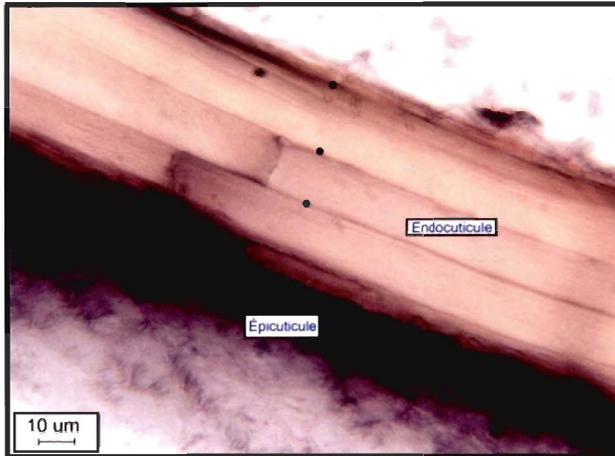
ANNEXE I



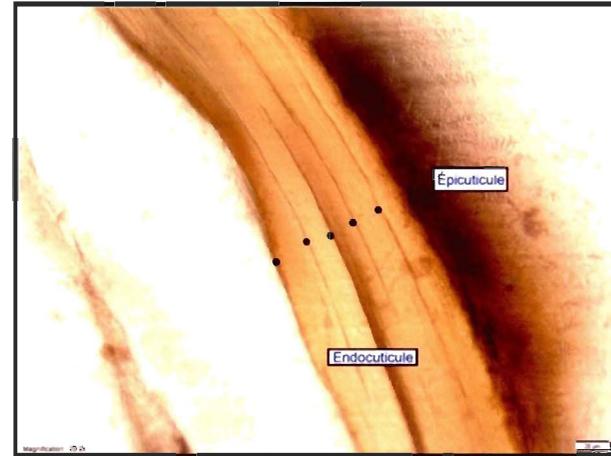
a- Positionnement du pédoncule oculaire dans la résine époxyde



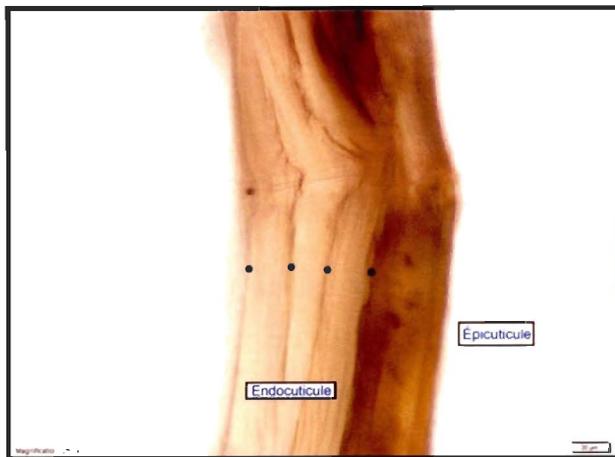
b- Quatre composantes de la cuticule



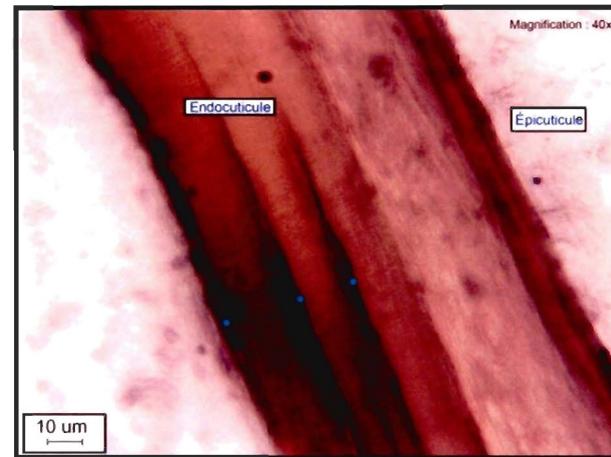
c- Prémue, mâle subadulte, 25,2 mm de LC



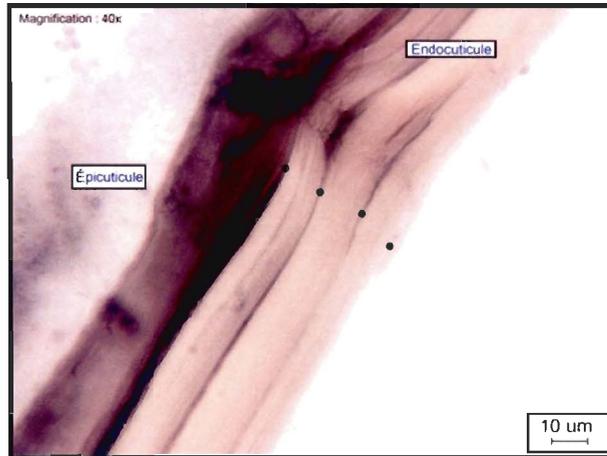
d- En mue, femelle subadulte, 26,6 mm de LC



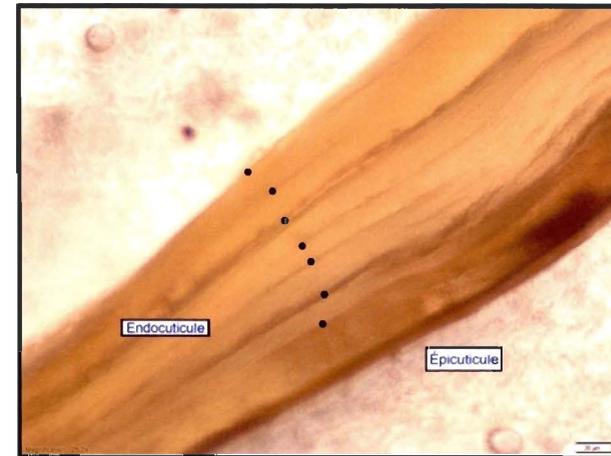
e- Exuvie, femelle subadulte, 36,2 mm de LC



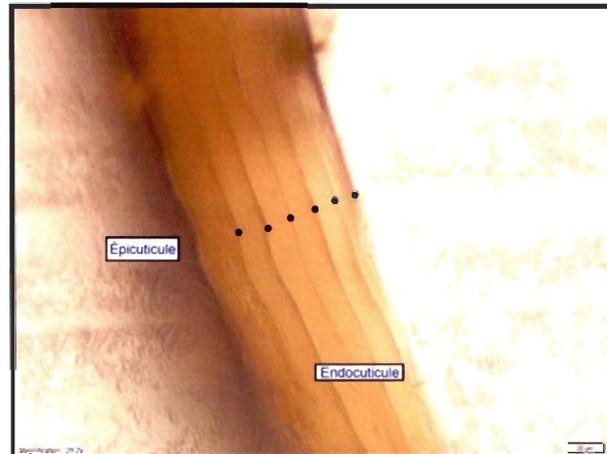
f- Témoin postmue une semaine, femelle subadulte, 36,3 mm de LC



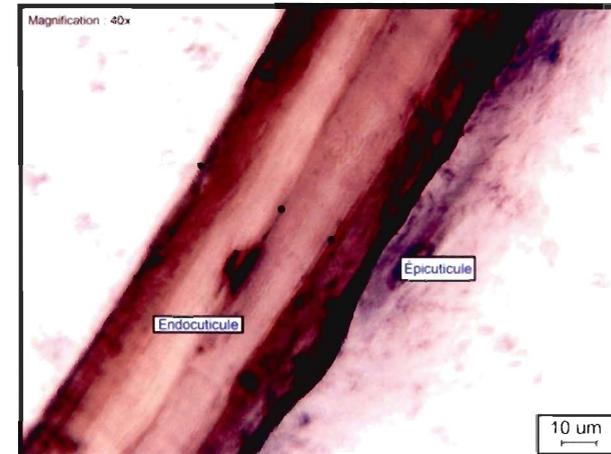
g- Traitement postmue une semaine, femelle subadulte, 32,4 mm de LC



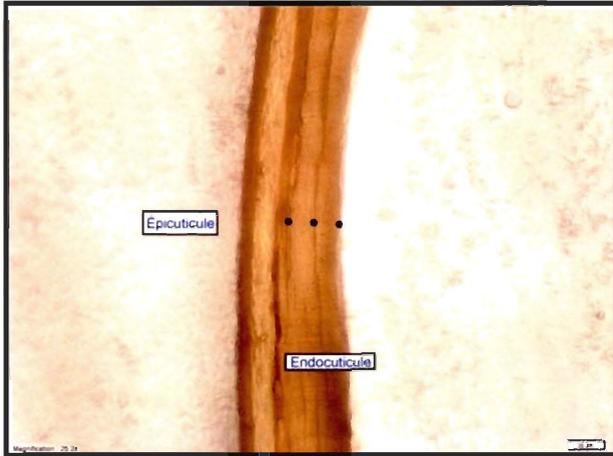
h- Témoin postmue un mois, femelle subadulte, 48,5 mm de LC



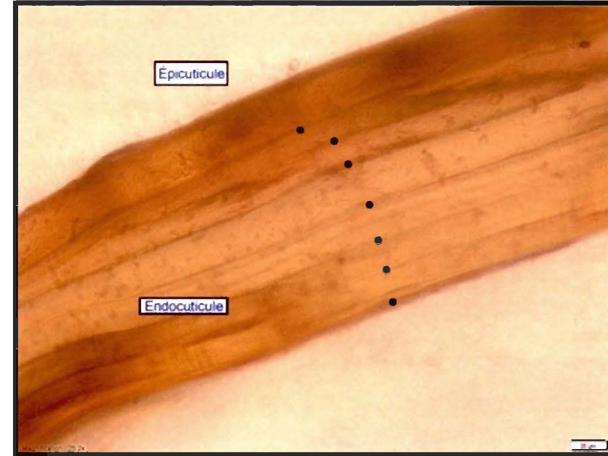
i- Traitement postmue un mois, femelle subadulte, 36,2 mm de LC



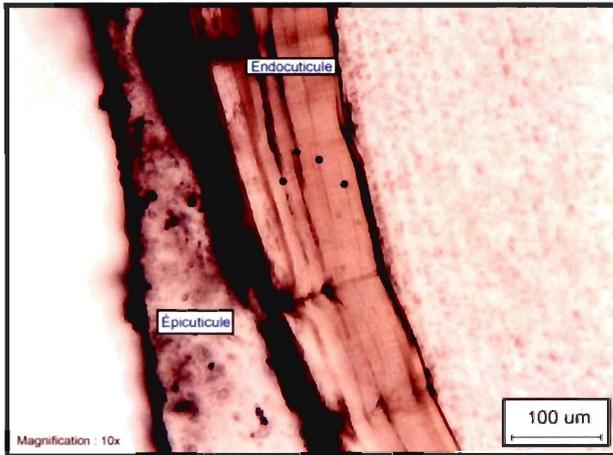
j- Témoin postmue deux mois, mâle subadulte, 26,3 mm de LC



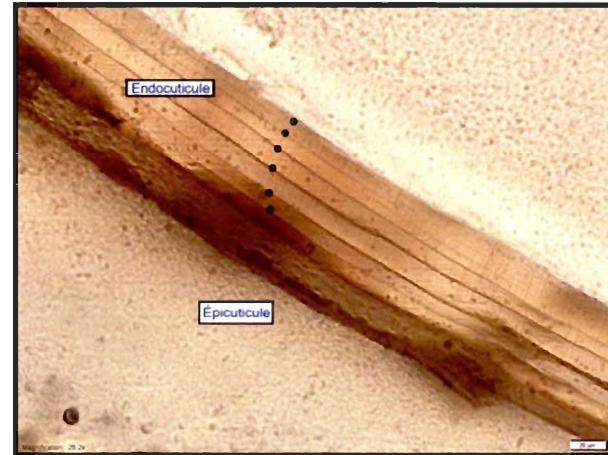
k- Traitement postmue deux mois, mâle subadulte, 28,5 mm de LC



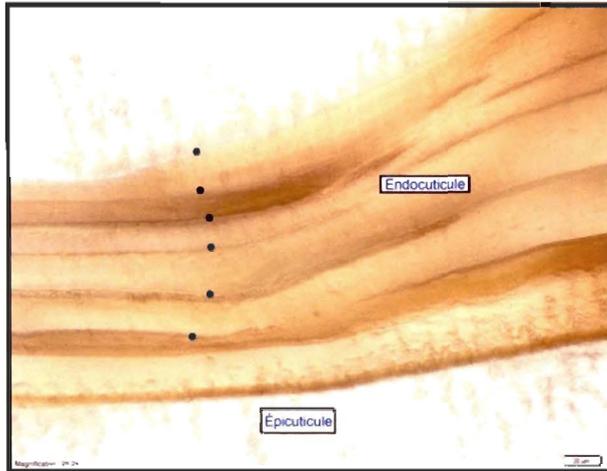
l- Témoin postmue six mois, femelle subadulte, 53,0 mm de LC



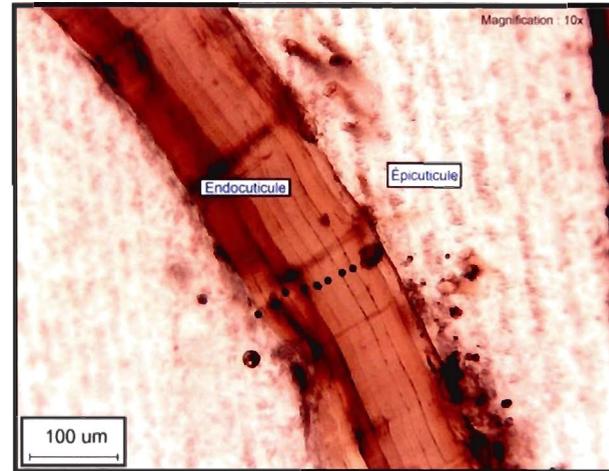
m- Traitement postmue six mois, femelle subadulte, 44,2 mm de LC



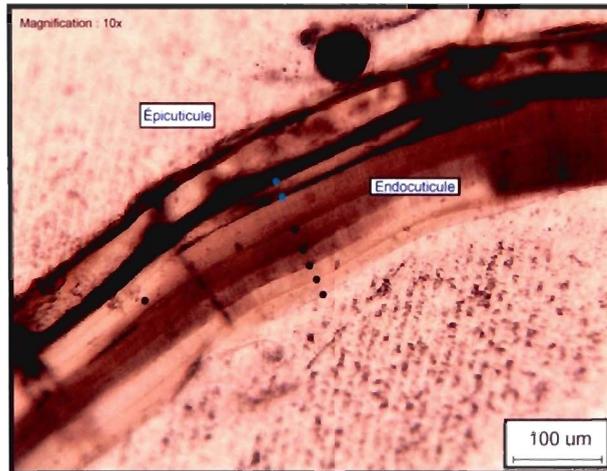
n- EC 1, femelle adulte, 63,2 mm de LC



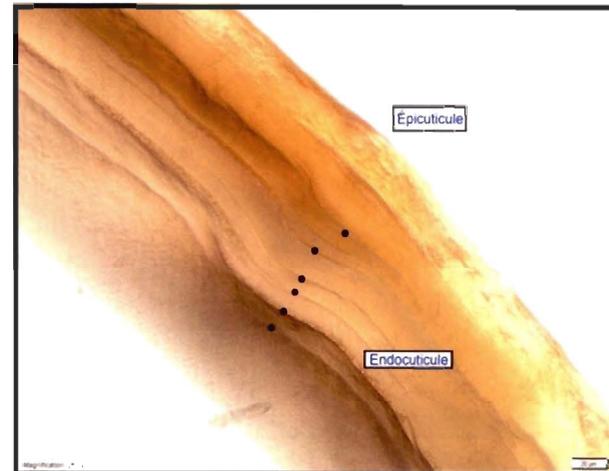
o- EC 2, mâle adulte, 103,7 mm de LC



p- EC 3, mâle adulte, 58,0 mm de LC



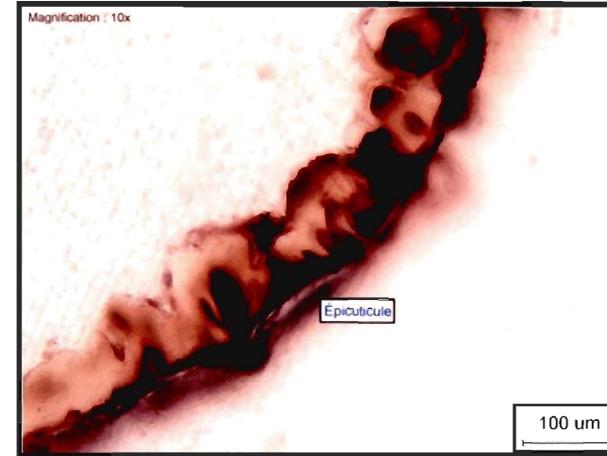
q- EC 4, mâle adulte, 96,9 mm de LC



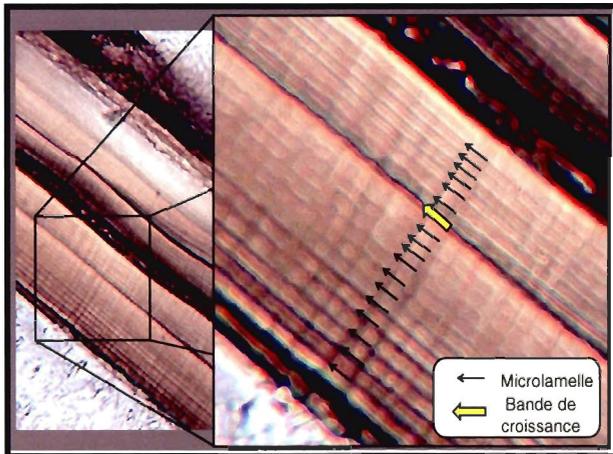
r- EC 5, mâle adulte, 64,2 mm de LC



s- Nouveau pédoncule oculaire sous-jacent au vieux pédoncule, femelle subadulte, 44,6 mm de LC



t- Section du nouveau pédoncule sous-jacent au vieux pédoncule, femelle subadulte, 41,0 mm de LC



u- Microlamelles et bande de croissance

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Allain, R.N., M. Moriyasu, B.D. Crawford et S.C. Courtenay. 2011a. « Technical development and calibration of lipofuscin quantification for the potential use as an age estimate in snow crabs *Chionoecetes opilio* (Decapoda : Oregoniidae) ». *Cahiers de biologie marine*, volume 52, numéro 2, pp. 203-215.

Allain, R.N., M. Moriyasu, B.D. Crawford et S.C. Courtenay. 2011b. « Lipofuscin quantification as a potential tool for age estimation in snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Oregoniidae) ». *Crustaceana*, volume 84, numéro 12-13, pp. 1441-1463.

Alunno-Bruscia, M. et B. Sainte-Marie. 1998. « Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 55, numéro 2, pp. 459-477.

Andersen, L.E., J.H. Norton et N.H. Levy. 2000. « A new shell disease in the mud crab *Scylla serrata* from Port Curtis, Queensland (Australia) ». *Diseases of Aquatic Organisms*, volume 43, numéro 3, pp. 233-239.

Bailey, R.F.J. et R.W. Elner. 1989. « Northwest Atlantic snow crab fisheries : lessons in research and management ». pp. 261-280. Dans *Marine Invertebrate Fisheries : Their Assessment and Management*. Édité par J.F. Caddy. New York : John Wiley & Sons. 752 p.

Benhalima, K., M. Moriyasu et M. Hébert. 1998. « A technique for identifying the early-premolt stage in the male snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura : Majidae) in Baie des Chaleurs, southern Gulf of St. Lawrence ». *Canadian Journal of Zoology*, volume 76, numéro 4, pp. 609-617.

Boninsegna, J.A., R. Villalba, L. Amarilla et J. Ocampo. 1989. « Studies on tree rings, growth-rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina ». *Iawa Bulletin*, volume 10, numéro 2, pp. 161-169.

Bradford, M.J. 1991. « Effects of aging errors on recruitment time-series estimated from sequential population analysis ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 48, numéro 4, pp. 555-558.

Brusca, R.C. et G.J. Brusca. 2002. *Invertebrates*. 2^e édition. Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, Inc. 936 p.

Campana, S.E. 1992. « Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths ». pp. 59-71. Dans *Otolith Microstructure Examination and Analysis*. Édité par D.K. Stevenson et S.E. Campana. Ottawa : Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 126 p.

Campana, S.E. 1999. « Chemistry and composition of fish otoliths : pathways, mechanisms and applications ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 188, pp. 263-297.

Campana, S.E. 2001. « Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods ». *Journal of Fish Biology*, volume 59, numéro 2, pp. 197-242.

Campana, S.E. 2005. « Otolith science entering the 21st century ». *Marine and Freshwater Research*, volume 56, numéro 5, pp. 485-495.

Campana, S.E. et S.R. Thorrold. 2001. « Otoliths, increments, and elements : keys to a comprehensive understanding of fish populations? ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 58, numéro 1, pp. 30-38.

Campana, S.E., M.C. Annand et J.I. McMillan. 1995. « Graphical and statistical-methods for determining the consistency of age-determinations ». *Transactions of the American Fisheries Society*, volume 124, numéro 1, pp. 131-138.

Charmantier, G. 1980. « Endocrine and neuro-endocrine control of puberty molt in male *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Isopoda, Flabellifera) ». *General and Comparative Endocrinology*, volume 41, numéro 3, pp. 349-364.

Chen, P.Y., A.Y.M. Lin, J. McKittrick et M.A. Meyers. 2008. « Structure and mechanical properties of crab exoskeletons ». *Acta Biomaterialia*, volume 4, numéro 3, pp. 587-596.

Cherubini, P., B.L. Gartner, R. Tognetti, O.U. Braker, W. Schoch et J.L. Innes. 2003. « Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates ». *Biological Reviews*, volume 78, numéro 1, pp. 119-148.

Comeau, M. et F. Savoie. 2001. « Growth increment and molt frequency of the American lobster (*Homarus americanus*) in the southwestern, Gulf of St. Lawrence ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 21, numéro 4, pp. 923-936.

Comeau, M., G.Y. Conan, G. Robichaud et A. Jones. 1991. « Life history patterns and population fluctuations of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the fjord of Bonne Bay on the west coast of Newfoundland, Canada - from 1983 to 1990 ». *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 1817, 73 p.

Comeau, M., G.Y. Conan, F. Maynou, G. Robichaud, J.C. Therriault et M. Starr. 1998. « Growth, spatial distribution, and abundance of benthic stages of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Bonne Bay, Newfoundland, Canada ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 55, numéro 1, pp. 262-279.

Conan, G.Y. et M. Comeau. 1986. « Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio* ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 43, numéro 9, pp. 1710-1719.

Conan, P., M. PujoPay, M. Leveau et P. Raimbault. 1996. « Another application of the Let-go system : a rapid sampling of a water column between 0 and 200 m ». *Annales de l'Institut océanographique*, volume 72, numéro 2, pp. 221-227.

Davidson, K.G. et E.A. Chin. 1991. « A comparison of the taxonomic characteristics and duration of the laboratory reared larvae of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) and toadcrabs, (*Hyas sp.*) from Atlantic Canada ». *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 1762, 21 p.

Dawe, E.G., D.R. Mullowney, M. Moriyasu et E. Wade. 2012. « Effects of temperature on size-at-terminal molt and molting frequency in snow crab *Chionoecetes opilio* from two canadian Atlantic ecosystems ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 469, pp. 279-296.

Drach, P. 1939. « Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes ». pp. 103-391. Dans *Annales de l'Institut océanographique*. Paris : Masson et cie.

Dutil, J.D., C. Rollet, R. Bouchard et W.T. Claxton. 2000. « Shell strength and carapace size in non-adult and adult male snow crab (*Chionoecetes opilio*) ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 20, numéro 2, pp. 399-406.

FAO. 2005. *Document technique sur les pêches : L'état des ressources halieutiques marines mondiales*. Avis scientifique 457. Rome : Département des pêches de la FAO, 15 p.

Fonseca, D.B., B. Sainte-Marie et F. Hazel. 2008. « Longevity and change in shell condition of adult male snow crab *Chionoecetes opilio* inferred from dactyl wear and mark-recapture data ». *Transactions of the American Fisheries Society*, volume 137, numéro 4, pp. 1029-1043.

Fox, J. et S. Weisberg. 2011. « car : An R companion to applied regression ». R package version 2.0-18.

Fowler, A.J., S.E. Campana, C.M. Jones et S.R. Thorrold. 1995. « Experimental assessment of the effect of temperature and salinity on elemental composition of otoliths using solution-based ICPMS ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 52, numéro 7, pp. 1421-1430.

Galbraith, P.S., J. Chassé, D. Gilbert, P. Larouche, D. Brickman, B. Pettigrew, L. Devine, A. Gosselin, R.G. Pettipas et C. Lafleur. 2012. « Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2011 ». *DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2012/023*. iii, + 85 p.

Geffen, A.J. 1992. « Validation of otolith increment deposition rate ». pp. 101-113. Dans *Otolith Microstructure Examination and Analysis*. Édité par D.K. Stevenson et S.E. Campana. Ottawa : Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 126 p.

Gendron, L. et B. Sainte-Marie. 2006. « Growth of juvenile lobster *Homarus americanus* of the Magdalen Islands (Quebec, Canada) and projection off instar and age at commercial size ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 326, pp. 221-233.

Giraudoux, P. 2012. « pgirmess : Data analysis in ecology ». R package version 1.5.6.

Godbout, G., J.D. Dutil, D. Hardy et J. Munro. 2002. « Growth and condition of post-moult male snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the laboratory ». *Aquaculture*, volume 206, numéro 3-4, pp. 323-340.

- Gosselin, T., B. Sainte-Marie et J.-M. Sevigny. 2007. « Individual identification of decapod crustaceans II : Natural and genetic markers in snow crab (*Chionoecetes opilio*) ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 27, numéro 3, pp. 399-403.
- Greenaway, P. 1983. « Uptake of calcium at the postmoult stage by the marine crabs *Callinectes sapidus* and *Carcinus maenas* ». *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Physiology*, volume 75, numéro 2, pp. 181-184.
- Hare, G.M. et D.L. Dunn. 1993. « A retrospective analysis of the gulf of St. Lawrence snow crab (*Chionoecetes opilio*) fishery 1965-1990 ». pp. 177-192. Dans *Perspectives on canadian marine fisheries management*. Édité par L.S. Parsons et W.H Lear. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 226.
- Hartnoll, R.G. 2001. « Growth in Crustacea - twenty years on ». *Hydrobiologia*, volume 449, numéro 1-3, pp. 111-122.
- Hébert, M., K. Benhalima, G. Miron et M. Moriyasu. 2002. « Moulting and growth of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence ». *Crustaceana*, volume 75, pp. 671-702.
- Hervé, M. 2013. « RVAideMemoire : Diverse basic statistical and graphical functions ». R package version 0.9-27.
- Hurley, G.V., P.H. Odense, R.K. O'Dor et E.G. Dawe. 1985. « Strontium labeling for verifying daily increments in the statolith of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 42, numéro 2, pp. 380-383.
- Jackson, G.D. 1989. « The use of statolith microstructures to analyze life-history events in the small tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus* ». *Fishery Bulletin*, volume 87, numéro 2, pp. 265-272.

Jones, C.M. 1992. « Development and application of the otolith increment technique ». pp. 1-17. Dans *Otolith Microstructure Examination and Analysis*. Édité par D. K. Stevenson et S. E. Campana. Ottawa : Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 126 p.

Ju, S.J., D.H. Secor et H.R. Harvey. 1999. « Use of extractable lipofuscin for age determination of blue crab *Callinectes sapidus* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 185, pp. 171-179.

Ju, S.J., D.H. Secor et H.R. Harvey. 2001. « Growth rate variability and lipofuscin accumulation rates in the blue crab *Callinectes sapidus* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 224, pp. 197-205.

Kelly, G.F. et R.S. Wolf. 1959. *Age and growth of the redfish (Sebastes marinus) in the Gulf of Maine*. Washington : U.S Fish and Wildlife Service. 35 p.

Kilada, R., S.E. Campana et D. Roddick. 2009. « Growth and sexual maturity of the northern propher clam (*Cyrtodaria siliqua*) in Eastern Canada, with bomb radiocarbon age validation ». *Marine Biology*, volume 156, numéro 5, pp. 1029-1037.

Kilada, R., B. Sainte-Marie, R. Rochette, N. Davis, C. Vanier et S. Campana. 2012. « Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 69, numéro 11, pp. 1728-1733.

Kodama, K., H. Shiraishi, M. Morita et T. Horiguchi. 2006. « Verification of lipofuscin-based crustacean ageing : seasonality of lipofuscin accumulation in the stomatopod *Oratosquilla oratoria* in relation to water temperature ». *Marine Biology*, volume 150, numéro 1, pp. 131-140.

Kon, T. 1980. « Studies on the life history of Zuwai crab ». *Special publication from The Sado Marine Biological Station, Niigata University*, volume 2, pp. 1-64 (Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. 5634).

Kon, T., M. Ono et Y. Honma. 2010. « Histological studies on the spent ovaries of aged snow crabs *Chionoecetes opilio* caught in the Sea of Japan ». *Fisheries Science*, volume 76, numéro 2, pp. 227-233.

Lai, H.L. et D.R. Gunderson. 1987. « Effects of aging errors on estimates of growth, mortality and yield per recruit for walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) ». *Fisheries Research*, volume 5, numéro 2-3, pp. 287-302.

Leland, J.C., J. Coughran et D.J. Bucher. 2011. « A preliminary investigation into the potential value of gastric mills for ageing crustaceans ». Dans *New frontiers in crustacean biology : Proceedings of the TCS Summer Meeting*. Tokyo, Japon, 20-24 septembre 2009. Édité par A. Asakura et al. Brill NV. Leiden. *Crustacean monographs*, volume 15, pp. 57-68.

Le Roux, A. 1974. « Difference between Y organ and mandibular organ in eucarid Crustacea ». *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences, Série D*, volume 278, numéro 9, pp. 1261-1264.

Lovrich, G.A., B. Sainte-Marie et B.D. Smith. 1995. « Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint-Lawrence ». *Canadian Journal of Zoology*, volume 73, numéro 9, pp. 1712-1726.

Mantelatto, F.L.M. et A. Fransozo. 1999. « Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba region, Sao Paulo, Brazil ». *Crustaceana*, volume 72, numéro pp. 63-76.

Mezquita, F., J.R. Roca et G. Wansard. 1999. « Moulting, survival and calcification : the effects of temperature and water chemistry on an ostracod crustacean (*Herpetocypris intermedia*) under experimental conditions ». *Archiv Fur Hydrobiologie*, volume 146, numéro 2, pp. 219-238.

Miller, R.J., R.E. Duggan, D.G. Robinson et Z. Zheng. 1989. « Growth and movement of *Homarus americanus* on the outer coast of Nova Scotia ». *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 1716, pp. 1-17.

MPO. 2011a. « Statistiques des pêches canadiennes 2008 ». En ligne. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/cfs/2008/cfs2008_f.pdf>. Consulté le 6 août 2011.

MPO. 2011b. *Évaluation des stocks de crabe des neiges de l'estuaire et du nord du golfe du Saint-Laurent (zones 13 à 17, 12A, 12B, 12C et 16A) en 2010 du MPO*. Avis scientifique Document de recherche 2011/038. Mont-Joli (Québec) : Secrétariat canadien de consultation scientifique, 27 p.

MPO. 2011c. « Pêche commerciale : Débarquements ». En ligne. <<http://www.dfo-mpo.gc.ca/stats/commercial/land-debarq/sea-maritimes/s2011pv-fra.htm>>. Consulté le 13 janvier 2013.

Neilson, J.D. et G.H. Geen. 1982. « Otoliths of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): Daily growth increment and factors influencing their production ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 39, numéro 10, pp. 1340-1347.

O'Donovan, V. et O. Tully. 1996. « Lipofuscin (age pigment) as an index of crustacean age : Correlation with age, temperature and body size in cultured juvenile *Homarus gammarus* L. ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, volume 207, numéro 1-2, pp. 1-14.

Ogle, D.H. 2013. « NCStats : Helper functions for statistics at Northland college ». R package version 0.3.4.

O'Halloran, M.J. et R.K. O'Dor. 1988. « Molt cycle of male snow crabs, *Chionoecetes opilio*, from observations of external features, setal changes, and feeding behavior ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 8, numéro 2, pp. 164-176.

Orensanz, J.M., B. Ernst et D.A. Armstrong. 2007. « Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura : Majidae) from the eastern Bering Sea ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 27, numéro 4, pp. 576-591.

Otto, R.S. 1998. « Assessment of the eastern Bering Sea snow crab, *Chionoecetes opilio*, stock under the terminal molting hypothesis ». *Proceedings of the North Pacific Symposium on invertebrate stock assessment and management*, volume 125, pp. 109-124.

Pannella, G. 1971. « Fish otoliths : Daily growth layers and periodical patterns ». *Science*, volume 173, pp. 1124-1127.

Pratoomchat, B., P. Sawangwong, P. Pakkong et J. Machado. 2002b. « Organic and inorganic compound variations in haemolymph, epidermal tissue and cuticle over the molt cycle in *Scylla serrata* (Decapoda) ». *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology*, volume 131, numéro 2, pp. 243-255.

Pratoomchat, B., P. Sawangwong, R. Guedes, M.D. Reis et J. Machado. 2002a. « Cuticle ultrastructure changes in the crab *Scylla serrata* over the molt cycle ». *Journal of Experimental Zoology*, volume 293, numéro 4, pp. 414-426.

Pütz, K. et F. Buchholz. 1991. « Comparative ultrastructure of the cuticle of some pelagic, nektobenthic and benthic malacostracan crustaceans ». *Marine Biology*, volume 110, numéro 1, pp. 49-58.

Quinn G.P. et M.J. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. 1^{ère} édition. New York, Cambridge : University Press. 537 pages.

Raabe, D., C. Sachs et P. Romano. 2005a. « The crustacean exoskeleton as an example of a structurally and mechanically graded biological nanocomposite material ». *Acta Materialia*, volume 53, numéro 15, pp. 4281-4292.

Raabe, D., P. Romano, C. Sachs, A. Al-Sawalmih, H.G. Brokmeier, S.B. Yi, G. Servos et H.G. Hartwig. 2005b. « Discovery of a honeycomb structure in the twisted plywood patterns of fibrous biological nanocomposite tissue ». *Journal of Crystal Growth*, volume 283, numéro 1-2, pp. 1-7.

R Core Team. 2013. « R : A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. Vienne, Autriche.

Rivard, D. et M.G. Foy. 1987. « An analysis of errors in catch projections for Canadian Atlantic fish stocks ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 44, numéro 5, pp. 967-981.

Rodriguez-Dominguez, G., S.G. Castillo-Vargasmachuca, R. Perez-Gonzalez et E.A. Aragon-Noriega. 2012. « Estimation of the individual growth parameters of the brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach ». *Crustaceana*, volume 85, numéro 1, pp. 55-69.

Roer, R. et R. Dillaman. 1984. « The structure and calcification of the crustacean cuticle ». *American Zoologist*, volume 24, numéro 4, pp. 893-909.

Ruppert, E.E. et R.D. Barnes. 1994. *Invertebrate Zoology*. 6^e édition. États-Unis : Saunders College Publishing. 1056 p.

Sainte-Marie, B. 1993. « Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 50, numéro 10, pp. 2147-2156.

Sainte-Marie, B. 1997. « Comment - An improved link between industry, management and science : Review of case history of the southwestern Gulf of St. Lawrence snow crab fishery ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 54, numéro 2, pp. 496-500.

Sainte-Marie, B. et F. Hazel. 1992. « Molting and mating of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in shallow waters of the northwestern Gulf of Saint Lawrence ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 49, numéro 7, pp. 1282-1293.

Sainte-Marie, B., S. Raymond et J.C. Brêthes. 1995. « Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio*, (Brachyura, Majidae) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 52, numéro 5, pp. 903-924.

Sainte-Marie, B., I. Berube, S. Brillon et F. Hazel. 2006. « Observations on the growth of the sculptured shrimp *Sclerocrangon boreas* (Decapoda : Caridea) ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 26, numéro 1, pp. 55-62.

Sainte-Marie, B., T. Gosselin, J.-M. Sévigny et N. Urbani. 2008. « The snow crab mating system : Opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment ». *Bulletin of Marine Science*, volume 83, numéro 1, pp. 131-161.

Sainte-Marie, B., R. Dufour, L. Bourassa, D. Chabot, M. Dionne, D. Gilbert, A. Rondeau et J.-M. Sévigny. 2005. *Critères et proposition pour une définition des unités de production du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent*. Avis scientifique Document de recherche 2005/059. Mont-Joli (Québec) : Secrétariat canadien de consultation scientifique du MPO, 20 p.

Secor, D.H., J.M. Dean et E.H. Laban. 1992. « Otolith removal and preparation for microstructural examination ». pp. 19-57. Dans *Otolith Microstructure Examination and Analysis*. Édité par D.K. Stevenson et S.E. Campana. Ottawa : Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 126 p.

Sheehy, M.R.J. 1990. « Potential of morphological lipofuscin age-pigment as an index of crustacean age ». *Marine Biology*, volume 107, numéro 3, pp. 439-442.

Simpson, G.G., A. Roe et R.C. Lewontin. 1960. *Quantitative Zoology*. Édition révisé. États-Unis : Harcourt, Brace & World, inc. 440 p.

Snelling, E.P., R.S. Seymour et S. Runciman. 2011. « Moulting of insect tracheae captured by light and electron-microscopy in the metathoracic femur of a third instar locust *Locusta migratoria* ». *Journal of Insect Physiology*, volume 57, numéro 9, pp. 1312-1316.

Sochasky, J.B., N.H.F. Watson et D.E. Aiken. 1972. « Y organ, molting gland, and mandibular organ - A problem in decapod Crustacea ». *Canadian Journal of Zoology*, volume 50, numéro 7, pp. 993-997.

Sokal R.R. et F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2^e édition. New York : W.H. Freeman and company. 859 pages.

Soumoff, C. et D.M. Skinner. 1983. « Ecdysteroid titers during the molt cycle of the blue crab resemble those of other crustacea ». *Biological Bulletin*, volume 165, numéro 1, pp. 321-329.

Squires, H.G. 1990. « Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada ». *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 221, 532 p.

Starr, M., J.C. Therriault, G.Y. Conan, M. Comeau et G. Robichaud. 1994. « Larval release in a sub-euphotic zone invertebrate triggered by sinking phytoplankton particles ». *Journal of Plankton Research*, volume 16, numéro 9, pp. 1137-1147.

Stevens, B.G. 2012. « Feeding rate of juvenile red king crabs, *Paralithodes camtschaticus*, in the laboratory : effects of temperature, size, molting, and feeding frequency ». *Polar Biology*, volume 35, numéro 12, pp. 1791-1799.

Stewart, J.E. 1993. « Infectious diseases of marine crustaceans ». pp. 317-342. Dans *Pathobiology of marine and estuarine organisms*. Floride : Édité par C. Press. 552 p.

Tamone, S.L., M.M. Adams et J.M. Dutton. 2005. « Effect of eyestalk-ablation on circulating ecdysteroids in hemolymph of snow crabs, *Chionoecetes opilio* : Physiological evidence for a terminal molt ». *Integrative and Comparative Biology*, volume 45, numéro 1, pp. 166-171.

Taylor, D.M., G.W. Marshall et P.G. O'Keefe. 1989. « Shell hardening in snow crabs *Chionoecetes opilio* tagged in soft-shelled condition ». *North American Journal of Fisheries Management*, volume 9, pp. 504-508.

Taylor, J., L. Vinatea, R. Ozorio, R. Schuweitzer et E.R. Andreatta. 2004. « Minimizing the effects of stress during eyestalk ablation of *Litopenaeus vannamei* females with topical anesthetic and a coagulating agent ». *Aquaculture*, volume 233, pp. 173-179.

Treble, M.A., S.E. Campana, R.J. Wastle, C.M. Jones et J. Boje. 2008. « Growth analysis and age validation of a deepwater Arctic fish, the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 65, numéro 6, pp. 1047-1059.

Tully, O. et J.P. Hillis. 1995. « Causes and spatial scales of variability in population structure of *Nephrops norvegicus* (L.) in the Irish sea ». *Fisheries Research*, volume 21, numéro 3-4, pp. 329-347.

Vogan, C.L., P.J. Llewellyn et A.F. Rowley. 1999. « Epidemiology and dynamics of shell disease in the edible crab *Cancer pagurus* : a preliminary study of Llangland Bay, Swansea, UK ». *Diseases of Aquatic Organisms*, volume 35, numéro 2, pp. 81-87.

Vogt, G. 2012. « Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea) : A review ». *Zoologischer Anzeiger*, volume 251, numéro 1, pp. 1-25.

Volk, E.C. 1986. « Use of calcareous otic elements (statoliths) to determine age of sea lamprey ammocoetes (*Petromyzon marinus*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, volume 43, numéro 3, pp. 718-722.

Waddy, S.L., D.E. Aiken et D.P.V. De Kleijn. 1995. « Control of growth and reproduction ». pp. 217-266. Dans *Biology of the Lobster *Homarus americanus**. Édité par J. R. Factor. San Diego : Academic Press, Inc. 528 p.

Wahle, R.A., O. Tully et V. O'Donovan. 1996. « Lipofuscin as an indicator of age in crustaceans : Analysis of the pigment in the american lobster *Homarus americanus* ». *Marine Ecology Progress Series*, volume 138, numéro 1-3, pp. 117-123.

Warner, G.F. 1977. *The Biology of Crabs*. New York : Van Nostrand Reinhold Company. 202 p.

Waugh, D.A., R.M. Feldmann, J.L. Burrell, A.L. Hull, K. Hein et C.E. Schweitzer. 2009. « Ontogenetic variations in cuticle morphology in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 ». *Journal of Crustacean Biology*, volume 29, numéro 2, pp. 141-156.

Wheeler B. 2010. « lmPerm : Permutation tests for linear model ». R package version 1.1-2

Zeileis, A. et T. Hothorn. 2002. « lmtest : Diagnostic checking in regression relationship ». R package version 0.9-31.

