

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PHÉNOLOGIE ET DYNAMIQUE DE POPULATION DES CRUSTACÉS DÉCAPODES :
EFFETS DE FACTEURS BIOTIQUES ET CLIMATIQUES SUR LE CRABE DES NEIGES
(*CHIONOECETES OPILIO*)

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR

KIM ÉMOND

DÉCEMBRE 2017

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier du fond du cœur Bernard Sainte-Marie pour m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce projet. Je te remercie pour ta patience, ta rigueur, tes encouragements, ta bonne humeur, et pour la confiance et la liberté que tu m'as accordée tout en étant présent si nécessaire et avec les mots justes pour me soutenir. Tu t'es toujours montré à l'écoute et disponible, et tu as su m'encadrer remarquablement. Tu m'as beaucoup appris tout au long de cette grande expérience. J'ai vraiment été choyée d'être ton étudiante de doctorat. Merci d'avoir cru en moi jusqu'à la fin!

Je tiens également à remercier Joël Bêty d'avoir accepté de participer à ce projet. Je te remercie pour ta patience, tes conseils avisés, ton appui, tes idées et ton expertise sur la dynamique des populations animales.

Merci à Dominique Robert, Rémy Rochette et Dolors Planas d'avoir accepté d'être membres de mon jury.

Je tiens ensuite à remercier mes principaux collaborateurs, responsables des jeux de données exceptionnels et sources inépuisables de connaissances. Merci à Peter Galbraith pour l'énorme base de données décrivant le climat du Golfe du Saint-Laurent. Merci à Volker Rudolf de m'avoir accueilli si chaleureusement dans son laboratoire de l'Université Rice à Houston au Texas et de m'avoir aidé à développer mes compétences en modélisation mathématique. J'ai rencontré de nombreuses personnes qui m'ont inspirée et aidée de près ou de loin dans cette aventure.

Un gros merci à tous mes collègues de l'Institut Maurice-Lamontagne, surtout ceux qui ont trié mes échantillons de larves de crabes durant des heures interminables. Je remercie tout particulièrement Hélène Dionne pour sa patience et sa bonne humeur. Je tiens également à remercier Caroline Vanier. Caro, j'ai beaucoup apprécié nos « petites » jasettes du matin. Tu es une amie formidable, tu as su me remonter le moral dans les moments plus difficiles.

Merci à Martin Castonguay de m'avoir permis de prendre congé de mon travail pour terminer la rédaction de ma thèse.

Je remercie humblement mes parents, Gilles et Johanne, qui ont toujours été fiers et présents pour moi et qui m'ont toujours soutenue inconditionnellement dans tous les aspects de ma vie. Je sais que sans eux, je ne serais jamais là où je suis maintenant.

Merci à mon amour, Mathieu. Merci pour tout, de tes encouragements dans les moments les plus difficiles, comme dans tous nos nombreux moments heureux ensemble. Merci de m'avoir supporté dans ce projet et de m'avoir aidé à déconnecter du travail et de me surprendre chaque jour. Je suis heureuse et réellement chanceuse de t'avoir dans ma vie et je t'aime plus que tout. Merci d'être dans ma vie, je t'aime et mon amour pour toi grandit jour après jour.

AVANT-PROPOS

Cette thèse fut réalisée sous la direction du professeur Joël Bêty (Université du Québec à Rimouski) et la codirection de Bernard Sainte-Marie (Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada). L'auteure de la thèse est le contributeur principal. Le détail des contributions individuelles est présentée sur les pages titre de chacun des chapitres. Ce projet a été financé par le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), le conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et des fonds de Pêches et Océans Canada octroyés à Bernard Sainte-Marie.

Cette thèse de doctorat comprend une introduction générale, trois chapitres rédigés sous forme d'articles scientifiques et une conclusion générale. Le chapitre I est publié sous forme d'article scientifique dans la revue *ICES Journal of Marine Science*. Le chapitre II a été préparé pour soumission à la revue *Fisheries Oceanography*. Le chapitre III est en préparation pour soumission à la revue *Ecological Modelling*. L'introduction et la conclusion sont rédigées en français, alors que les chapitres I, II et III sont rédigés en anglais. Les références de chaque chapitre sont toutes regroupées dans la section références à la fin de cette thèse. La thèse comprend également deux appendices contenant un ensemble de tableaux et figures supplémentaires en lien avec les chapitres II et III.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|-----|
| REMERCIEMENTS | iii |
| AVANT-PROPOS | v |
| TABLE DES MATIÈRES | vi |
| LISTE DES FIGURES..... | x |
| LISTE DES TABLEAUX..... | xvi |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES | xix |
| RÉSUMÉ | xxi |
| INTRODUCTION | 1 |
| I.1 Contexte..... | 1 |
| I.1.1 Dynamique des populations animales..... | 1 |
| I.1.2 Mécanismes de régulation des populations animales..... | 2 |
| I.1.3 Changements climatiques, interactions trophiques et dynamique des populations | 7 |
| I.1.4 Les cycles de population | 9 |
| I.1.5 Les crustacés décapodes..... | 13 |
| I.2 Espèce modèle et état des connaissances..... | 16 |
| I.2.1 Biologie/écologie du crabe des neiges | 16 |
| I.2.2 Causes de la variabilité de l'abondance | 19 |
| I.2.3 Causes des cycles d'abondance..... | 21 |
| I.3 Objectifs et hypothèses de recherche..... | 22 |
| I.3.1 Objectif principal | 22 |
| I.3.2 Objectifs spécifiques | 24 |

| | | |
|--|---|-----------|
| I.4 | Approche méthodologique..... | 30 |
| I.4.1 | Analyse de séries temporelles (objectifs 1 et 2)..... | 30 |
| I.4.2 | Modélisation mathématique (objectif 3)..... | 35 |
| I.5 | Plan de la thèse | 36 |
| CHAPITRE I | | |
| TOP-DOWN VS. BOTTOM-UP DRIVERS OF RECRUITMENT IN A KEY MARINE INVERTEBRATE: INVESTIGATING EARLY LIFE STAGES OF SNOW CRAB | | |
| | | 40 |
| 1.1 | Résumé | 41 |
| 1.2 | Abstract..... | 43 |
| 1.3 | Introduction..... | 44 |
| 1.4 | Material and methods | 47 |
| 1.4.1 | Study species..... | 47 |
| 1.4.2 | Field sampling..... | 49 |
| 1.4.3 | Snow crab demographics | 51 |
| 1.4.4 | Climate variables..... | 52 |
| 1.4.5 | Biotic variables..... | 54 |
| 1.4.6 | Data analyses..... | 55 |
| 1.5 | Results | 59 |
| 1.5.1 | Snow crab demographics | 59 |
| 1.5.2 | Climate variables..... | 62 |
| 1.5.3 | Biotic variables..... | 64 |
| 1.5.4 | Correlation and regression analyses..... | 64 |
| 1.6 | Discussion..... | 70 |
| 1.7 | Acknowledgements..... | 76 |
| CHAPITRE II | | |
| LONG-TERM TRENDS AND DRIVERS OF LARVAL PHENOLOGY AND ABUNDANCE OF DOMINANT BRACHYURAN CRABS IN THE GULF OF ST. LAWRENCE (CANADA)..... | | |
| | | 77 |
| 2.1 | Résumé | 78 |

| | | |
|--|--|------------|
| 2.2 | Abstract..... | 79 |
| 2.3 | Introduction..... | 80 |
| 2.4 | Material and methods | 83 |
| | 2.4.1 Study species | 83 |
| | 2.4.2 Study area and sampling | 85 |
| | 2.4.3 Constructing abundance and phenology indices | 87 |
| | 2.4.4 Data analysis | 88 |
| 2.5 | Results | 93 |
| | 2.5.1 Larval phenology and abundance..... | 93 |
| | 2.5.2 Climate and biotic variables..... | 98 |
| | 2.5.3 GAM analyses..... | 100 |
| 2.6 | Discussion..... | 104 |
| | 2.6.1 Phenology..... | 105 |
| | 2.6.2 Abundance..... | 107 |
| 2.7 | Acknowledgments | 111 |
| CHAPITRE III | | |
| MODELLING POPULATION DYNAMICS OF SNOW CRAB: IMPORTANCE OF DENSITY-DEPENDENT INTERCOHORT PROCESSES AND ENVIRONMENTAL STOCHASTICITY | | |
| | | 112 |
| 3.1 | Résumé | 113 |
| 3.2 | Abstract..... | 115 |
| 3.3 | Introduction..... | 117 |
| 3.4 | Methods | 119 |
| | 3.4.1 Study species | 119 |
| | 3.4.2 Data source..... | 121 |
| | 3.4.4 Estimation of model parameters..... | 125 |
| 3.5 | Results | 137 |
| | 3.5.1 Demographic processes..... | 137 |
| | 3.5.2 Dynamics of the monitored population..... | 137 |

| | |
|---|-----|
| 3.5.3 Dynamics of the simulated population..... | 138 |
| 3.6 Discussion..... | 142 |
| 3.7 Acknowledgments | 146 |
| CONCLUSION..... | 148 |
| 4.1 Discussion des principaux résultats..... | 148 |
| 4.1.1 Importance des mécanismes de contrôle ascendant | 149 |
| 4.1.2 Effets des changements climatiques..... | 151 |
| 4.1.3 Importance des facteurs densité-dépendants..... | 155 |
| 4.1.4 Cause des cycles d'abondance | 157 |
| 4.2 Originalité et importance de l'étude | 159 |
| 4.3 Limites de l'étude | 161 |
| 4.4 Perspectives de recherche..... | 164 |
| APPENDICE A | |
| SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER II..... | 168 |
| A.1 Tableaux | 169 |
| A.2 Figures | 176 |
| APPENDICE B | |
| SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER III..... | 181 |
| RÉFÉRENCES..... | 185 |

LISTE DES FIGURES

| Figure | Page |
|------------|--|
| I.1 | Contrôle ascendant au sein d'un réseau trophique à quatre niveaux dans un écosystème marin. L'environnement physique moins favorable cause une diminution de l'abondance du phytoplancton, ce qui a un impact négatif sur l'abondance du zooplancton. La diminution du zooplancton entraîne une diminution de l'abondance des poissons fourrage, ce qui provoque une diminution de l'abondance des prédateurs. Le niveau trophique qui engendre le contrôle ascendant est représenté par une ligne pointillée, alors que les niveaux trophiques qui répondent à ce changement sont représentés par des lignes pleines (adapté de Cury <i>et al.</i> , 2003)..... 3 |
| I.2 | Contrôle descendant au sein d'un réseau trophique à quatre niveaux dans un écosystème marin. La diminution de la taille des populations de prédateurs réduit la pression de prédation sur les poissons fourrage, entraînant une augmentation de leur abondance. Une augmentation de l'abondance des poissons fourrage entraîne une diminution de la taille de la population de zooplancton. La diminution de l'abondance du zooplancton réduit la pression de pâturage sur le phytoplancton, qui devient plus abondant. Le niveau trophique qui engendre le contrôle descendant est représenté par une ligne pointillée, alors que les niveaux trophiques qui répondent à ce changement sont représentés par des lignes pleines (adapté de Cury <i>et al.</i> , 2003)..... 4 |
| I.3 | Effets possibles de la taille de la population sur les taux vitaux (c.-à-d., natalité, mortalité, immigration et émigration) <i>per capita</i> . Les panneaux A et B illustrent l'effet de la densité-dépendance directe (DD), de la densité-indépendance (DI) et de la densité-dépendance inversée (DDI) sur les taux de gain (natalité et immigration) et de perte (mortalité et émigration), respectivement (adapté de Hixon et Johnson, 2009). 7 |
| I.4 | Changements d'abondance du lynx <i>Lynx canadensis</i> (ligne pointillée) et du lièvre d'Amérique <i>Lepus americanus</i> (ligne pleine) de 1845 à 1935, tel |

| | | |
|------------|---|----|
| | qu'indiqué par le nombre de fourrures reçues par la Compagnie de la Baie d'Hudson (tiré de MacLulich, 1937). | 10 |
| I.5 | Exemple d'un cycle de vie d'un crustacé décapode, le crabe bleu <i>Callinectes sapidus</i> (Western Australian Museum, 2017)..... | 15 |
| 1.1 | Map of the Gulf of St. Lawrence (right) with box indicating Baie Sainte-Marguerite, enlarged at left..... | 50 |
| 1.2 | CW-abundance distribution aggregated over 24 years (1989-2012) for subadult and adult snow crabs collected annually by beam trawl in Baie Sainte-Marguerite. Males (black circles, full line) and females (white circles, dotted line) are shown separately. Roman numerals above modes represent instars. Range of \log_{10} CW and mm CW (in parentheses) for instars I-VI are also reported. Cumulated abundance of adult females exceeded that of any subadult female instar because individual adults may be represented in the same size class over several annual surveys due to cessation of growth after terminal moult; adult males do not reach similarly high levels of cumulated abundance because they achieve terminal moult over more instars (size classes) and are subject to direct and indirect fishing mortality. | 60 |
| 1.3 | Bay-wide abundance indices of snow crab cohorts 1 (instars I and II, age 0 ⁺), 2 (instars III and IV, age 1 ⁺) and 3 (instars V and VI, age 2 ⁺) in Baie Sainte-Marguerite from 1990 to 2012. Abundance indices were smoothed by taking 3-year moving averages (dashed lines). Median (Md) of \log_{10} abundance indices by cohort are reported..... | 61 |
| 1.4 | Time series of climate and biotic variables used to test effects of ice maximum volume (panel A), surface water temperature (panel B, full line), bottom water temperature (panel B, dashed line), larval production (panel C), intercohort cannibalism (panel D) and groundfish predator biomass (panel E) on the abundance of snow crab early juvenile stages in Baie Sainte-Marguerite. The cumulated cannibalism index for cohort 1 (panel D, black circles and full line), cohort 2 (panel D, white circles and dashed line) and cohort 3 (panel D, black circles and dashed line) are shown separately. | 64 |
| 1.5 |Relationship between larval production and cohort 1 abundance (upper panel) and between surface water temperature and cohort 1 abundance | |

- (lower panel). Larval production and surface temperature were lagged 1 year to coincide with the larval period of cohort 1. 68
- 1.6** (Panel A) Relationship between cumulated bottom water temperature and cohort 3 abundance. (Panel B) Relationship between cumulated cannibalism index and cohort 3 abundance. Bottom temperature and cannibalism index were averaged over the years spent on the bottom by cohort 3. (Panel C) Residuals of cohort 3 final regression model..... 69
- 2.1** Map of the Gulf of St. Lawrence (right) with box indicating the southern Gulf of St. Lawrence showing the stations sampled (black circles) during the annual mackerel egg survey, enlarged at left..... 86
- 2.2** Phenology indices of larval snow crab (full line, black circles) and toad crabs (dashed line, white circles) in the southern Gulf of St. Lawrence from 1982 to 2012. Phenology indices ranged from 0 to 1, with low and high index values indicating respectively late or early phenology. 94
- 2.3** Total larval abundance indices (full line, black circles) of snow crab (A), toad crabs (B), and rock crab (C) in the southern Gulf of St. Lawrence from 1982 to 2012. Zoea I (dashed line, white circles) and zoea II (dashed line, white triangles) are also shown separately for snow crab and toad crabs. ... 96
- 2.4** (A) Raw (full line) and smoothed (dashed line) total larval abundance index of snow crab in the southern Gulf of St. Lawrence, 1982-2012. (B) Lomb-Scargle periodogram of the smoothed total larval abundance index of snow crab showing a clear peak at a frequency of 0.129 (period= \sim 7.8 years). 98
- 2.5** Variables used in GAM analysis to explain variation in larval phenology and abundance indices of snow crab, toad crabs and rock crab: (A) the day of year of ice retreat, (B) the CIL temperature index developed by Gilbert & Pettigrew (1997) and updated by Galbraith et al. (2016), (C) the mean surface water temperature in May-June, and (D) the index of snow crab larval production. 99
- 2.6** Generalized additive model results showing the partial effects of the timing of ice retreat and surface water temperature on the larval phenology index of snow crab (A, B) and toad crabs (C, D). Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown..... 102

- 2.7** Generalized additive model results showing the partial effects of the timing of ice retreat, surface water temperature and larval production index on the larval abundance index of snow crab (A-C), and of surface water temperature on larval abundance indices of toad crabs (D) and rock crab (E). Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown. 104
- 3.1** Life-cycle diagram used to construct the stage-structured population matrix model. A total of 29 stages were defined according to sex, size/instar and maturity status. $G_{i,j}$ is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time step and progressing to the next sub-adult or adult stage j , P_i is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time-step and remaining in the same stage and F_i represents the fertility of an individual in stage i . White cases=female stages, gray cases=male stages, full line=sub-adult stages, dashed line=adult stages. 123
- 3.2** Proportion of skip-molters (A) and of terminally molted crabs (B) by 1-mm carapace width interval, and the fitted logistic equations for female (\circ , black full line) and male snow crabs (Δ , black dashed line). Data come from a trawl survey conducted each year since 1989 by the Department of Fisheries and Oceans to monitor the snow crab population in Baie Sainte-Marguerite, eastern Canada. The logistic equations were used to estimate the probabilities of skip-molting and undergoing terminal molt of the population model stages. 127
- 3.3** Estimates of instantaneous natural mortality rates (year^{-1}) obtained from various laboratory and field sources (\circ =Sainte-Marie and Lafrance, 2002; Δ =B. Sainte-Marie, pers. comm.; \times =Mayrand *et al.*, 2000; \square =Dutil *et al.*, 2010; $+$ =Hébert *et al.*, 2011) and the fitted power law curve used to estimate instantaneous natural mortality coefficients for the sub-adult model stages. 130
- 3.4** Per capita instantaneous rates of cannibalism ($\text{cannibal}^{-1} \text{ year}^{-1}$) estimated from data in Lovrich and Sainte-Marie (1997) and the fitted curve used to estimate the per capita instantaneous rate of cannibalism for each cannibal-prey stage combination in the model. Relative cannibal size was estimated as the ratio of cannibal stage size to prey stage size. 133
- 3.5** Dynamics of the monitored snow crab population in Baie Sainte-Marguerite, eastern Canada. (A, C and E) The unsmoothed (full line) and smoothed

| | | |
|------------|---|-----|
| | index (dashed line) of population recruitment from 1990 to 2017 (A), primipara abundance from 1991 to 2017 (C) and commercial abundance from 1989 to 2017 (E). (B, D and F) Lomb-Scargle periodograms of the smoothed indices of population recruitment (B), primipara abundance (D) and commercial abundance (F)..... | 139 |
| 3.6 | Time series of population recruitment (thin full line), primipara abundance (thick full line) and commercial abundance (dashed line) generated by the deterministic snow crab population model (without stochasticity). The simulated population exhibits steady cycles of 7.1 years. | 140 |
| 3.7 | Example of time series generated by the stochastic snow crab population model (A, C and E) Simulated time series of population recruitment (A), primipara abundance (C) and commercial abundance (E). (B, D and F) Average periodogram over all simulated time series of population recruitment (B), primipara abundance (D) and commercial abundance (F). | 141 |
| A.1 | Interpolation grid used in kriging. The grid is divided in cells of 3.4x4.2 km each. | 176 |
| A.2 | Relationships between the start (A) and magnitude (B) of the spring bloom and the timing of ice retreat in the southern Gulf of St. Lawrence from 1998 to 2015. Data on spring bloom characteristics were taken from Devine <i>et al.</i> (2017). | 177 |
| A.3 | Larval abundance indices of snow crab (A) and toad crabs (B). Raw abundance indices (full line, black circles) and abundance indices adjusted for the effect of phenology, i.e. residuals from regression of abundance index on phenology index (dashed line, white circles), are shown. Indices were standardized to facilitate comparison..... | 178 |
| A.4 | Generalized additive model results showing the partial effects of the day of start of the spring bloom and surface water temperature on the larval phenology index of snow crab (A, B) and toad crabs (C, D). Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown. | 179 |
| A.5 | Generalized additive model results showing the partial effects of the magnitude of the spring bloom, surface water temperature and larval | |

- production on the abundance index of snow crab larvae. Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown. 180
- B.1** Range of carapace width of each stage considered in the model. Dashed lines represent adult stages. Mean carapace width (w_i) of each stage are indicated above size classes..... 182
- B.2** Lefkovitch projection matrix A_t of the population model. $G_{i,j}$ is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time step and progressing to the next sub-adult or adult stage j , P_i is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time-step and remaining in the same stage and F_i represents the fertility of an individual in stage i 183
- B.3** Prey carapace width plotted against cannibal carapace width based on stomach contents of wild caught male snow crabs from the estuary and northwest Gulf of St. Lawrence (source: Lovrich et Sainte-Marie, 1997). Dotted lines indicate the assumed upper and lower limit of prey carapace width for a given cannibal carapace width. 184

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau | Page |
|--|------|
| <p>1.1 Pearson correlations between \log_{10} cohort 1-3 snow crab abundance indices measured annually in Baie Sainte-Marguerite from 1990 to 2012 and all potential explanatory variables operating before or at settlement, and after settlement. Climate variables include ice maximum volume (Ice), surface water temperature (ST) and bottom water temperature (BT). Biotic variables include \log_{10} larval production (LP), \log_{10} cannibalism index (CANNIB) and \log_{10} groundfish predator biomass (PRED). All variables were lagged 1, 2 or 3 years to coincide with the larval period and settlement year of cohorts 1-3. A cumulated index of bottom temperature (BT_C), cannibalism index ($CANNIB_C$) and groundfish predator biomass ($PRED_C$) was calculated as the mean value of BT, CANNIB and PRED, respectively, over the years spent on the bottom by each cohort. Only raw p-values (unadjusted for multiple testing) are reported.</p> | 66 |
| <p>1.2 Regression models describing interannual variability of the abundance of snow crab cohorts 1-3 sampled annually in Baie Sainte-Marguerite from 1990 to 2012. R^2 values describe the proportion of variation in cohort abundance that was explained by each regression model. F statistics (and associated p-values) test the overall significance of the regression models. Relative importance decomposes the full model R^2 into contributions from each variable (ST = surface water temperature, LP = \log_{10} larval production, BT_C = \log_{10} cumulated bottom water temperature, $CANNIB_C$ = \log_{10} cumulated cannibalism index, COH2 = \log_{10} cohort 2 abundance).</p> | 67 |
| <p>2.1 Temporal trends in phenology and abundance indices of larval snow crab, toad crabs and rock crab in the southern Gulf of St. Lawrence from 1982 to 2012. Sampling date represents the median sampling date (day of the year). The models were fitted with generalized least-squares (gls) by maximizing the log-likelihood when residuals were serially correlated at a positive lag of 1; otherwise models were fitted with the ordinary least-squares method (ols). Significance level was set to 0.05. A type III (marginal) sum of squares was considered for the F-tests.</p> | 97 |

| | | |
|-----|--|-----|
| 2.2 | Final generalized additive models describing the phenology of larval snow crab and toad crabs. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; Date: median sampling date; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature..... | 101 |
| 2.3 | Final generalized additive models describing the abundance of larval snow crab, toad crabs and rock crab. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. The phenology index was included as an offset within each model. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature; LP: index of larval production. | 103 |
| 3.1 | List of parameters that were estimated from field and experimental data. Equations and symbols are explained in the text (see method section)..... | 128 |
| 3.2 | The 166 cannibalistic interactions considered in the model. | 132 |
| A.1 | List of surveys, sampling period and number of stations sampled in the southern Gulf of St. Lawrence. | 169 |
| A.2 | Comparison of candidate generalized additive models for larval phenology indices of snow crab and toad crabs. AICc is the Akaike Information Criterion for small sample size, and $\Delta AICc$ shows the difference between the model AICc and the lowest AICc for the model set. Models are sorted by increasing ΔAIC values; the bigger the $\Delta AICc$, the less plausible the model. f represents a smooth spline function. % Dev is the deviance explained by the model. The best candidate model is shown in bold (date: median sampling date, ICE: timing of ice retreat, CIL: CIL temperature index, ST: surface water temperature)..... | 170 |
| A.3 | Comparison of candidate generalized additive models for larval abundance indices of snow crab, toad crabs and rock crab. In the case of snow crab, we tested 3 alternative hypotheses to explain variations in larval abundance: driven by environment only, driven by larval production only, and driven by additive effects of environment and larval production. AICc is the Akaike Information Criterion for small sample size, and $\Delta AICc$ shows the difference between the model AICc and the lowest AICc for the model set; the bigger | |

the $\Delta AICc$, the less plausible the model. f is represents smooth spline function. % Dev is the deviance explained by the model. The best candidate model is shown in bold (ICE: timing of ice retreat, ST: surface water temperature, LP: larval production index, phenology: phenology index). . 171

- A.4** Generalized additive models describing the larval phenology of snow crab and toad crabs with day of start of the spring bloom instead of timing of sea ice retreat for the period 1998-2012. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; Date: median sampling date; BS: bloom start; ST: surface temperature. 172
- A.5** Generalized additive models describing the larval phenology of snow crab and toad crabs for the period 1998-2012 (for comparison with model presented in Table A.4). Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; Date: median sampling date; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature. 173
- A.6** Generalized additive model describing the abundance of snow crab larvae with magnitude of the spring bloom instead of timing of sea ice retreat for the period 1998-2012. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. The phenology index was included as an offset within the model. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; BM: bloom magnitude; ST: surface temperature; LP: index of larval production. 174
- A.7** Generalized additive models describing the abundance of snow crab larvae for the period 1998-2012 (for comparison with model presented in Table A.6). Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. The phenology index was included as an offset within the model. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature; LP: index of larval production. 175

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

| | |
|---------------------|---|
| AIC _c | <i>Corrected Akaike Information Criterion</i> soit critère d'information d'Akaike corrigé |
| BT | <i>Bottom water temperature</i> soit température de l'eau sur le fond |
| BT _c | <i>Cumulated index of bottom water temperature</i> soit indice cumulé de la température de l'eau sur le fond |
| CANNIB | <i>Cannibalism index</i> soit indice de cannibalisme |
| CANNIB _c | <i>Cumulated cannibalism index</i> soit indice cumulé de cannibalisme |
| CIL | <i>Cold intermediate layer</i> soit couche intermédiaire froide |
| FAO | <i>Food and Agriculture Organization of the United Nations</i> soit Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture |
| GAM | <i>Generalized additive model</i> soit modèle additif généralisé |
| gls | <i>Generalized least-squares method</i> soit méthode des moindres carrés généralisés |
| GSL | Golfe du Saint-Laurent / <i>Gulf of St. Lawrence</i> |
| Ice | <i>Maximum ice volume</i> soit volume maximal de glace |
| ICE | <i>Timing of ice retreat</i> soit date de retrait des glaces |
| IML | Institut Maurice-Lamontagne / <i>Maurice Lamontagne Institute</i> |
| IPCC | <i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i> soit Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat |
| K-S | <i>Bartlett's Kolmogorov-Smirnov statistic</i> soit test de Kolmogorov-Smirnov de Bartlett |

| | |
|-------------------|--|
| LC / CW | Largeur de carapace / <i>Carapace width</i> |
| LP | <i>Larval production index</i> soit indice de production larvaire |
| MPO / DFO | Ministère des Pêches et des Océans / <i>Department of Fisheries and Oceans Canada</i> |
| ols | <i>Ordinary least-squares method</i> soit méthode des moindres carrés ordinaires |
| PRED | <i>Groundfish predator biomass index</i> soit indice de biomasse des poissons de fond prédateurs |
| PRED _c | <i>Cumulated index of groundfish predator biomass</i> soit indice cumulé de biomasse des poissons de fond prédateurs |
| <i>r</i> | <i>Pearson correlation coefficient</i> soit coefficient de corrélation de Pearson |
| sd | <i>Standard deviation</i> soit écart-type |
| ST | <i>Surface water temperature</i> soit température de l'eau près de la surface |

RÉSUMÉ

Chez les invertébrés marins benthiques, la variabilité du recrutement des premiers stades de vie (c.-à-d., œuf, larve et juvénile) peut jouer un rôle prépondérant dans la dynamique des populations. En effet, les premiers stades de vie sont généralement les plus sensibles aux variations de l'environnement, de sorte que de légers changements des conditions environnementales peuvent leur imposer des taux de mortalité très variables. Toutefois, l'étude du recrutement des premiers stades de vie s'avère être très complexe en milieu naturel, puisque ce processus est sous le contrôle d'une multitude de facteurs abiotiques et biotiques qui interagissent à différentes échelles spatio-temporelles. De plus, les premiers stades de vie de nombreuses espèces marines ne sont pas échantillonnés ou, le cas échéant, sont échantillonnés souvent de manière inefficace en raison de leur petite taille et de leur répartition inégale. Ainsi, le rôle relatif des facteurs biotiques et abiotiques dans la dynamique des populations d'invertébrés benthiques demeure peu connu chez la plupart des espèces.

Ce projet avait pour objectif principal d'examiner l'effet de plusieurs facteurs climatiques et biotiques sur la phénologie et la dynamique de population d'un invertébré marin exploité commercialement dans le golfe du Saint-Laurent et ailleurs dans le nord de l'Atlantique et du Pacifique, soit le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). Un vif débat persiste dans le cas du crabe des neiges quant à savoir si les variations importantes de son abondance sont dues principalement à des mécanismes de contrôle ascendants ou descendants. D'une part, la variabilité importante de la biomasse commerciale du crabe des neiges pourrait découler d'une production ou d'une survie très variable des premiers stades de vie engendrée par les variations du climat. Une autre école de pensées, au contraire, suppose un contrôle descendant par prédation des poissons de fond. De plus, la ou les causes des cycles d'abondance observés chez certaines populations du crabe des neiges sont toujours méconnues. Ce phénomène pourrait être dû à des facteurs de régulation intrinsèques, comme le cannibalisme.

Les résultats obtenus dans cette thèse suggèrent fortement que l'importante variabilité du recrutement des premiers stades de vie du crabe des neiges serait due principalement à des processus ascendants associés à la variabilité du climat. Nous avons trouvé que les conditions de glace durant l'hiver précédant la phase larvaire ont influencé l'abondance larvaire du crabe des neiges via ses effets probables sur les

conditions du bloom planctonique. Nous avons aussi trouvé que la température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire et sur le fond étaient des facteurs déterminants qui influencent l'abondance des larves et des premiers stades benthiques du crabe des neiges. Ce résultat confirme nos hypothèses et supporte l'idée que les premiers stades de vie, particulièrement les premiers stades benthiques, sont très sensibles à de faibles variations de la température de l'eau. Nous n'avons trouvé aucune évidence d'un contrôle descendant via la prédation par les poissons de fond sur les premiers stades benthiques du crabe des neiges qui soit de nature à imprimer des tendances démographiques perceptibles à court ou à long terme. Cette étude est la première à démontrer une relation entre la biomasse reproductrice (production larvaire) et le recrutement chez le crabe des neiges. Nos résultats ont mis en évidence le rôle important des facteurs dépendants de la densité dans la dynamique de population du crabe des neiges. Le cannibalisme par les crabes de taille intermédiaire était un des principaux facteurs biotiques déterminant la variabilité interannuelle de l'abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges. D'ailleurs, la modélisation de la dynamique de population a fortement suggéré que le cannibalisme est responsable des cycles d'abondance d'environ 8 ans observés dans les populations du crabe des neiges étudiées dans le cadre de cette thèse.

Notre étude a également révélé un changement important dans la phénologie larvaire du crabe des neiges en réponse aux changements climatiques. Depuis le début des années 1990, le golfe du Saint-Laurent s'est réchauffé, ce qui a entraîné une phénologie plus hâtive au cours des 30 dernières années. Ce changement dans la phénologie larvaire du crabe des neiges est probablement une conséquence de l'effet du réchauffement climatique sur la période d'éclosion des larves ainsi que sur le taux de développement larvaire. Le réchauffement des températures de l'eau a aussi été responsable, du moins en partie, de la diminution de l'abondance des larves et des premiers stades benthiques du crabe des neiges au cours de la période d'étude. Ces résultats suggèrent fortement que l'abondance des espèces sténothermes d'eau froide telles que le crabe des neiges pourrait diminuer davantage si le réchauffement dans le golfe du Saint-Laurent se poursuit.

Cette thèse apporte une contribution significative à notre compréhension de la dynamique de population d'un invertébré marin écologiquement et économiquement important des écosystèmes benthiques de l'hémisphère nord. Nos recherches ont montré que les processus ascendants et densité-dépendants prévalent sur les processus de contrôle descendants pour établir les fluctuations à court terme (cycles) et les tendances à plus long terme du recrutement des premiers stades de vie du crabe des neiges. Les résultats obtenus et les méthodologies développées dans cette thèse pourront entraîner un raffinement des protocoles de gestion des populations exploitées du crabe des neiges et ainsi contribuer à une meilleure conservation de l'espèce, particulièrement dans le contexte actuel de changement climatique.

Mots-clés : crabe des neiges; dynamique de population; recrutement; premiers stades de vie; phénologie larvaire; processus de contrôle ascendants; variabilité climatique; cannibalisme; production larvaire.

INTRODUCTION

I.1 Contexte

I.1.1 Dynamique des populations animales

La dynamique des populations est une branche importante de l'écologie qui traite des variations dans le temps et dans l'espace du nombre d'individus qui compose une population (Turchin, 2003). En pratique, l'étude de la dynamique des populations peut être considérée comme ayant deux composantes générales : d'abord, la documentation des changements spatiaux et/ou temporels à court et à long terme de la taille d'une population, et deuxièmement, l'identification des processus physiques et biologiques à l'origine de ces changements.

La taille d'une population varie en fonction des individus qui « entrent » dans la population et de ceux qui en « sortent » (Begon *et al.*, 2006). L'ajout de nouveaux individus à une population se fait par la reproduction (natalité) et l'immigration, alors que le retrait d'individus se produit par la mortalité et l'émigration. Ensemble, ces quatre processus démographiques décrivent comment l'abondance d'une population varie dans le temps. De nombreux facteurs écologiques, tels que les variations climatiques et la prédation, peuvent influencer séparément ou conjointement les processus de natalité, de mortalité et de migration, et ainsi réguler la taille des populations.

I.1.2 Mécanismes de régulation des populations animales

I.1.2.1 Régulation ascendante et descendante

Les mécanismes de régulation des populations animales sont un sujet de recherche et un débat de longue date en écologie (Begon *et al.*, 2006). Selon une école de pensée, l'abondance des populations serait principalement régulée de manière ascendante (« bottom-up ») par les ressources nutritives disponibles aux niveaux trophiques inférieurs (par ex., Leahy *et al.*, 2016; Bouchard *et al.*, 2017) (Figure I.1). Une autre école de pensée, au contraire, suppose un contrôle descendant (« top-down ») par les niveaux trophiques supérieurs, c.-à-d. les prédateurs (par ex., Halpern *et al.*, 2006; Butler IV et Kintzing, 2016) (Figure I.2). Même si ces écoles ont parfois été en vive opposition et que plusieurs travaux de recherche se sont consacrés spécifiquement à l'un ou l'autre de ces deux grands type de contrôle, il est plus plausible que les populations, et ultimement le fonctionnement des écosystèmes, répondent à une interaction complexe entre des mécanismes de contrôle ascendants et descendants. En effet, de nombreux travaux de recherche ont démontré l'importance de considérer ces deux mécanismes dans l'étude de la dynamique des populations, tant dans les écosystèmes terrestres (Greenville *et al.*, 2014; Laundré *et al.*, 2014) qu'aquatiques (Schwarz *et al.*, 2013; Horswill *et al.*, 2016). Bien comprendre les mécanismes de contrôle ascendants et descendants et comment ils interagissent est primordial, car, peu importe ceux impliqués, ils vont certainement influencer les réponses des populations animales face aux changements climatiques et anthropiques.

Une multitude de facteurs écologiques peuvent influencer la durée et l'intensité des effets engendrés par les mécanismes de contrôle ascendants et descendants (Hanley et La Pierre, 2015). Ces facteurs peuvent être catégorisés de différentes manières, mais une distinction est généralement faite entre les facteurs indépendants et dépendants de la densité (Royama, 1992).

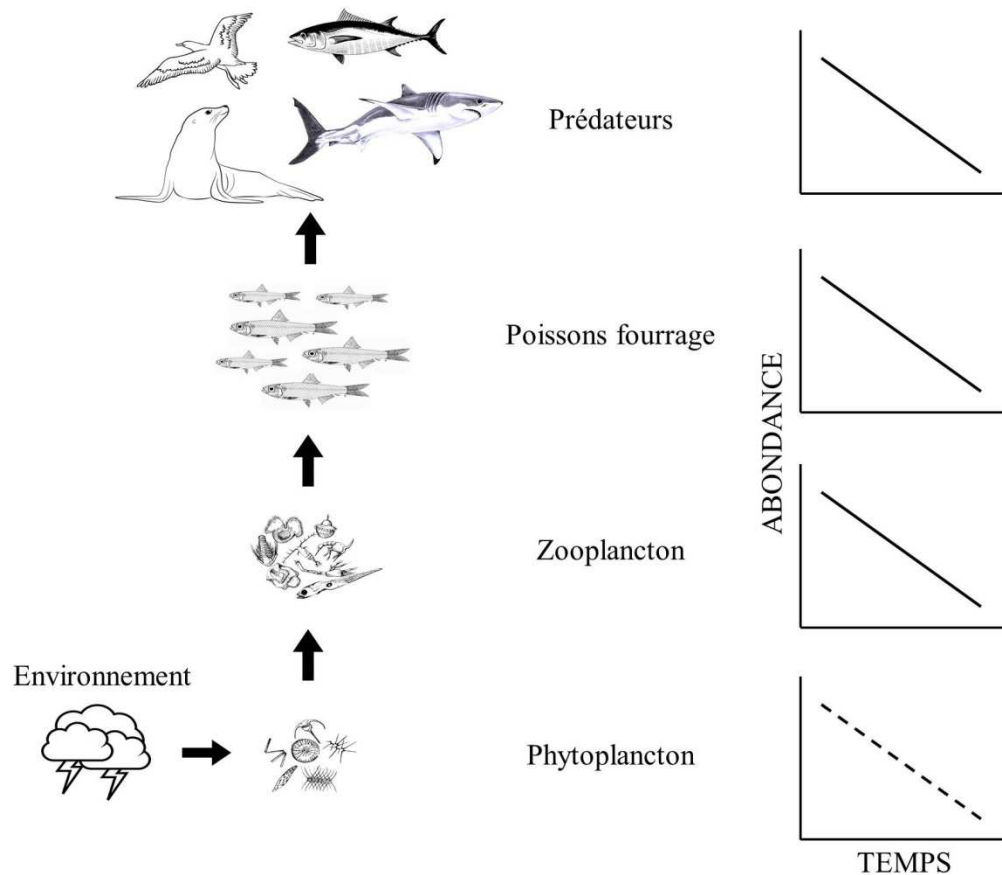


Figure I.1 Contrôle ascendant au sein d'un réseau trophique à quatre niveaux dans un écosystème marin. L'environnement physique moins favorable cause une diminution de l'abondance du phytoplancton, ce qui a un impact négatif sur l'abondance du zooplancton. La diminution du zooplancton entraîne une diminution de l'abondance des poissons fourrage, ce qui provoque une diminution de l'abondance des prédateurs. Le niveau trophique qui engendre le contrôle ascendant est représenté par une ligne pointillée, alors que les niveaux trophiques qui répondent à ce changement sont représentés par des lignes pleines (adapté de Cury *et al.*, 2003).

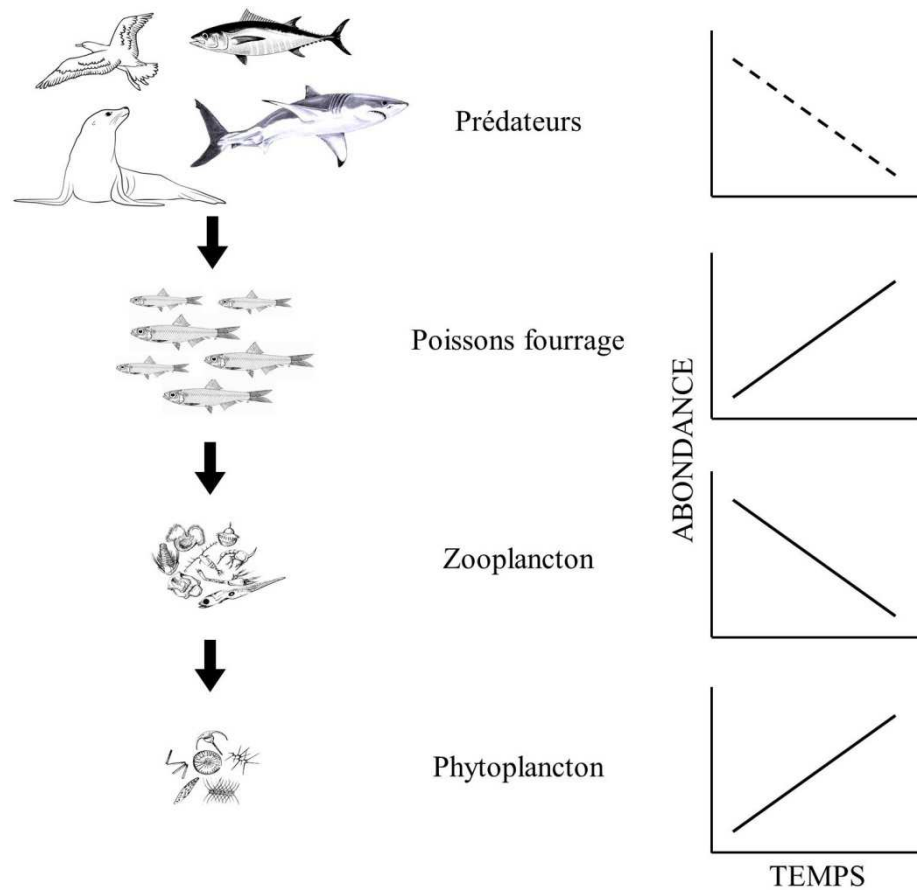


Figure I.2 Contrôle descendant au sein d'un réseau trophique à quatre niveaux dans un écosystème marin. La diminution de la taille des populations de prédateurs réduit la pression de prédation sur les poissons fourrage, entraînant une augmentation de leur abondance. Une augmentation de l'abondance des poissons fourrage entraîne une diminution de la taille de la population de zooplancton. La diminution de l'abondance du zooplancton réduit la pression de pâturage sur le phytoplancton, qui devient plus abondant. Le niveau trophique qui engendre le contrôle descendant est représenté par une ligne pointillée, alors que les niveaux trophiques qui répondent à ce changement sont représentés par des lignes pleines (adapté de Cury *et al.*, 2003).

I.1.2.2 Facteurs densité-indépendants

Les facteurs densité-indépendants sont ceux qui influencent la taille d'une population indépendamment de sa densité (Hixon et Johnson, 2009) (Figure I.3). En général, ces

facteurs sont abiotiques (c.-à-d., non-vivants). Les facteurs liés au climat sont certainement les facteurs densité-indépendants ayant reçu le plus d'attention jusqu'à aujourd'hui, particulièrement dans le contexte du changement climatique en cours (IPCC, 2014). Le climat peut influencer directement la dynamique des populations via des effets sur la survie et la reproduction des individus qui les composent (Bale *et al.*, 2002). Le climat peut également avoir des effets indirects sur les populations par des modifications de leurs relations trophiques. Ces effets indirects peuvent agir sur les ressources alimentaires d'une population, ainsi que sur leurs prédateurs et leurs compétiteurs (White, 2008; Barton et Ives, 2014).

Les variations climatiques sont aussi à l'origine de modifications majeures au sein de certains écosystèmes marins (Beaugrand *et al.*, 2008). De tels phénomènes, appelés changements de régime (« regime shifts »), sont caractérisés par un changement soudain et considérable de l'état d'un écosystème qui implique des modifications importantes de sa structure et de son fonctionnement (Scheffer *et al.*, 2001). Plusieurs changements de régime ont été détectés dans différentes régions du monde. Le Pacifique nord a connu un changement de régime important en 1976-77 en raison d'une modification des champs de pression atmosphérique associés avec l'Oscillation Décennale du Pacifique qui modifia l'état d'équilibre de l'écosystème d'un régime froid à un régime chaud (Hare et Mantua, 2000). Hunt Jr. et al. (2002) ont également suggéré que l'écosystème pélagique de la mer de Béring alterne entre un contrôle principalement ascendant durant un régime froid et un contrôle essentiellement descendant pendant un régime chaud. L'écosystème du courant de Humboldt, situé dans le Pacifique sud, alterne entre un régime dominé par la sardine (*Sardina pilchardus*) et un régime dominé par l'anchois (*Engraulis ringens*), ce qui a pour conséquence de restructurer l'écosystème (Cahuin *et al.*, 2009). Ce changement de régime résulte de l'alternance entre des périodes dominées par des anomalies de

températures chaudes (sardine) ou froides (anchois) qui sont engendrées par l'intrusion ou le retrait des eaux subtropicales le long des côtes du Pérou et du Chili.

I.1.2.3 Facteurs densité-dépendants

Les facteurs densité-dépendants affectent la croissance d'une population en fonction de sa densité et peuvent avoir un effet direct ou inversé (Hixon et Johnson, 2009) (Figure I.3). La densité-dépendance directe se traduit par une diminution du taux de croissance de la population lorsque la densité augmente, alors que la densité-dépendance inversée se détecte par une augmentation du taux de croissance lorsque la densité augmente. Contrairement aux facteurs densité-indépendants, les facteurs densité-dépendants sont essentiellement biotiques (c.-à-d., vivants) et peuvent être extrinsèques ou intrinsèques à une population. Les facteurs extrinsèques concernent les interactions qui s'exercent entre des populations d'espèces différentes et incluent entre autres la compétition interspécifique (par ex., Gurnell *et al.*, 2004) et la prédation interspécifique (Creel et Christianson, 2008). Les facteurs intrinsèques à une population, à l'opposé, dépendent de la structure ou de la taille de la population elle-même et des caractéristiques de l'espèce concernée (Begon *et al.*, 2006). Ces facteurs incluent notamment la compétition intraspécifique (par ex., Boström-Einarsson *et al.*, 2013) et le cannibalisme (par ex., Strauss *et al.*, 2016).

Il est maintenant largement reconnu qu'une combinaison de facteurs densité-indépendants et densité-dépendants influence l'abondance des populations (par ex., Pokallus et Pauli, 2015; Ross *et al.*, 2015; Wittwer *et al.*, 2015). Éclaircir les effets induits par ces facteurs et leurs interactions peut grandement aider les écologistes à mieux saisir l'importance relative des contrôles ascendant et descendant dans la dynamique des populations. Toutefois, établir l'importance relative des facteurs qui

régulent les populations est souvent difficile, car il nécessite des données à long terme sur de multiples aspects de la biologie d'une espèce (Pokallus et Pauli, 2015).

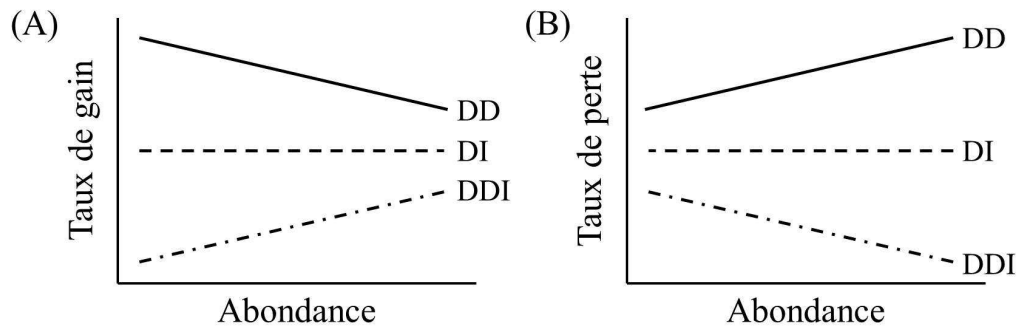


Figure I.3 Effets possibles de la taille de la population sur les taux vitaux (c.-à-d., natalité, mortalité, immigration et émigration) *per capita*. Les panneaux A et B illustrent l'effet de la densité-dépendance directe (DD), de la densité-indépendance (DI) et de la densité-dépendance inversée (DDI) sur les taux de gain (natalité et immigration) et de perte (mortalité et émigration), respectivement (adapté de Hixon et Johnson, 2009).

I.1.3 Changements climatiques, interactions trophiques et dynamique des populations

Il existe maintenant des preuves concrètes d'un réchauffement global du climat et d'événements météorologiques extrêmes plus fréquents, surtout aux latitudes plus élevées de l'hémisphère nord (IPCC, 2014). Les changements climatiques ont et vont profondément modifier la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres et aquatiques (Walther *et al.*, 2002; Doney *et al.*, 2012). Ces changements peuvent entre autres être à l'origine d'un phénomène que l'on appelle cascade trophique. Celui-ci survient lorsque l'ajout (ou une augmentation d'abondance) ou le retrait (ou une diminution d'abondance) d'une espèce-clé engendre un effet en cascade aux niveaux inférieurs de la chaîne trophique (Begon *et al.*, 2006) (Figure I.2). Une expérience menée sur le terrain à Lough Hyne, une réserve naturelle marine du sud-ouest de

l'Irlande, a montré qu'une diminution de la biomasse d'un prédateur d'un niveau trophique supérieur, le crabe vert (*Carcinus maenas*), potentiellement induite par un réchauffement climatique, a entraîné une augmentation de la biomasse des prédateurs de niveau trophique intermédiaire (le gobie varié, *Pomatoschistus pictus*, et le gobie nageur, *Gobiusculus flavescens*). Cette augmentation a par la suite entraîné une diminution du zooplancton, causant ainsi une augmentation globale de la biomasse des microalgues (Jochum *et al.*, 2012). Les effets en cascade peuvent aussi survenir lorsqu'un changement d'abondance d'une espèce affecte l'abondance des niveaux trophiques supérieurs (Kagata et Ohgushi, 2006) (Figure I.1). À l'île de May située au sud-est de l'Écosse, une augmentation de l'abondance du plancton due aux changements climatiques a entraîné une augmentation de la biomasse de lançons, permettant un meilleur succès de reproduction pour quatre espèces d'oiseaux marins nichant sur l'île (Frederiksen *et al.*, 2006).

Une autre des conséquences écosystémiques importantes des changements climatiques est la modification de la phénologie des espèces. La phénologie est l'étude des événements majeurs et périodiques du cycle de vie d'une espèce. Parmi ces activités saisonnières, on peut citer les dates d'arrivée de migrants, de ponte ou d'hibernation. Particulièrement faciles à détecter, les variations phénologiques sont devenues l'un des indicateurs privilégiés des changements climatiques (Walther *et al.*, 2002). Dans l'hémisphère nord, on constate, en effet, une avancée de la phénologie printanière des espèces animales et végétales, estimée en moyenne entre 2.3 et 2.8 jours par décennie, tous taxons confondus (n=203 espèces; Parmesan, 2007). Une apparition plus hâtive des conditions printanières, due à un réchauffement des températures, entraînent dans certains cas une désynchronisation entre le moment où les ressources alimentaires sont requises par un organisme et le moment où ces ressources sont suffisamment abondantes (Durant *et al.*, 2007). De nombreuses espèces terrestres et aquatiques dépendent de ce synchronisme pour assurer leur

reproduction et croissance. Ce concept de synchronisme entre différents niveaux trophiques provient de la théorie du « match–mismatch » développée par (Cushing, 1969; Cushing *et al.*, 1990) pour expliquer la variabilité du recrutement observée chez plusieurs espèces de poissons marins. Selon cette théorie, la chance de survie des larves de certains poissons marins (par ex., morue, hareng) est dépendante du synchronisme entre leur période d'émergence et de développement et le pic d'abondance de leurs proies principales (zooplancton), qui sont à leur tour dépendantes des conditions environnementales (Hays *et al.*, 2005). Une variabilité de plus en plus importante du climat pourrait donc avoir des répercussions importantes sur la dynamique des populations ainsi que sur les relations entre les différents niveaux trophiques (Edwards et Richardson, 2004; Winder et Schindler, 2004).

I.1.4 Les cycles de population

I.1.4.1 Exemples connus

L'abondance des populations peut fluctuer selon différents patrons de variations. Certaines populations subissent des fluctuations d'abondance irrégulières et imprévisibles, alors que d'autres montrent des fluctuations régulières ou cycliques. Les cycles de population ont fasciné les écologistes depuis qu'ils ont été décelés au début du 20^e siècle (Elton, 1924) et s'avère être un phénomène plutôt commun. En effet, Kendall *et al.* (1998) ont comparé des séries temporelles d'abondance de plus de 200 espèces d'oiseaux, mammifères, poissons, insectes, crustacés, gastéropodes et bivalves et ont montré que près de 30% des espèces étudiées suivaient des cycles d'abondance. Un des cycles les mieux étudiés est sans aucun doute celui du lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et d'un de ses prédateurs, le lynx (*Lynx canadensis*), découvert grâce aux archives du commerce des fourrures de la Compagnie de la Baie d'Hudson (Figure I.4) et aux Autochtones qui remarquèrent qu'une « pénurie » de lièvres survenait tous les 10 ans (Krebs *et al.*, 2001). Parmi les autres cycles bien

connus se trouvent aussi ceux du lemming, du campagnol (Korpimäki *et al.*, 2004), de la sauterelle (Branson, 2008) et de plusieurs espèces de tordeuses (Berryman, 1996; Royama *et al.*, 2005).

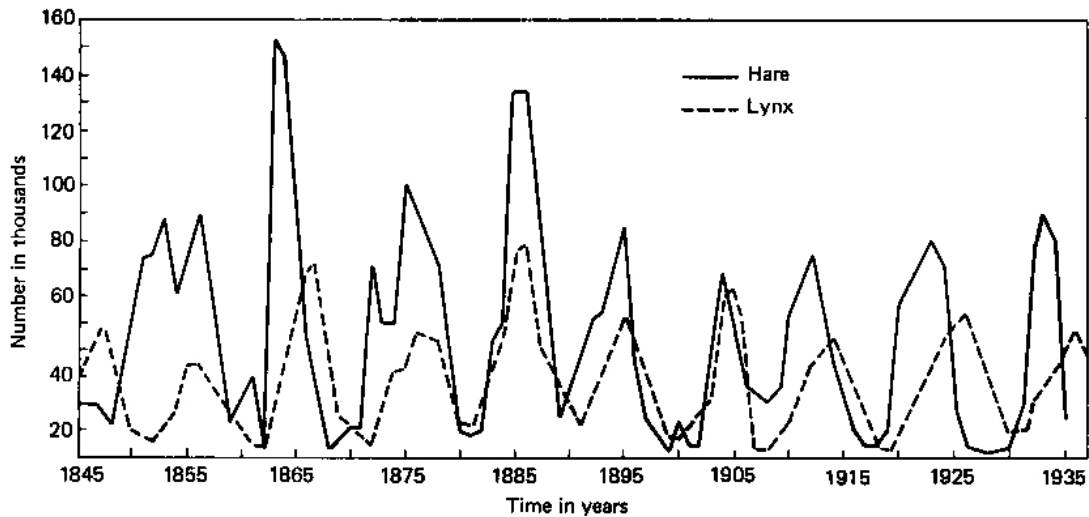


Figure I.4 Changements d'abondance du lynx *Lynx canadensis* (ligne pointillée) et du lièvre d'Amérique *Lepus americanus* (ligne pleine) de 1845 à 1935, tel qu'indiqué par le nombre de fourrures reçues par la Compagnie de la Baie d'Hudson (tiré de MacLulich, 1937).

Les changements marqués dans l'abondance de ces populations animales ont des effets écosystémiques et économiques importants. Par exemple, les sauterelles causent de sérieux dommages aux récoltes et pâturages les années où leur abondance est trop élevée, occasionnant ainsi des pertes économiques considérables pour les agriculteurs (Lockwood et Lockwood, 2008). Les irruptions de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) ont aussi des répercussions notables sur les écosystèmes forestiers en causant une défoliation sévère ou la mort des arbres (Taylor et MacLean, 2009). De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer les fluctuations périodiques observées dans l'abondance de ces

populations, entre autres la prédation (Korpimäki *et al.*, 2005), la disponibilité des ressources alimentaires (Polis, 1999) et les effets maternels (Inchausti et Ginzburg, 2009). Toutefois, malgré près de 100 ans de recherche, aucun consensus n'a encore été atteint sur les mécanismes qui génèrent ces fluctuations cycliques (Barraquand *et al.*, 2017).

I.1.4.2 Causes possibles des cycles

Une des causes des cycles de population est qu'ils suivent, ou sont régis par, un facteur indépendant de la densité (abiotique) qui est lui-même cyclique (Berryman, 2002; Barraquand *et al.*, 2017). Elton (1924) a attribué les cycles d'abondance de plusieurs espèces de petits mammifères aux oscillations climatiques. Plus récemment, Klvana *et al.* (2004) a montré que les cycles observés chez les populations de porc-épic d'Amérique (*Erethizon dorsatum*) depuis les 130 dernières années dans la région du Bas Saint-Laurent (est du Québec) ont suivi les cycles d'activité solaire de 11 et 22 ans et ont suggéré que ces cycles solaires ont suffisamment d'influence sur le climat local pour affecter la dynamique de population du porc-épic.

Les facteurs dépendants de la densité qui peuvent causer des cycles de population sont soit de nature externe, comme la prédation, ou intrinsèque, comme les effets maternels. Par contre, quels que soient le ou les facteurs responsables des cycles, il semble que ces facteurs doivent agir avec un certain délai sur les processus démographiques afin de générer une dynamique cyclique (Berryman, 2002). Depuis que les travaux de Lotka (1924) et Volterra (1926) ont montré qu'un simple modèle prédateur-proie pouvait générer des cycles, le rôle de la prédation dans la dynamique des populations animales a reçu beaucoup d'attention et a été suggérée comme étant le facteur principal responsable des cycles observés chez de nombreuses espèces d'insectes et de petits mammifères (Turchin *et al.*, 1999; Turchin et Hanski, 2001).

Dans un cycle prédateur-proie, une augmentation de la densité des proies fait augmenter les ressources disponibles pour les prédateurs, de sorte que la population de prédateurs s'accroît. Il en résulte une diminution de la population de proies, suivie d'une baisse de la population de prédateurs. Des processus similaires peuvent aussi survenir entre un herbivore et les plantes qu'ils consomment. À haute densité, le surbroutement par les herbivores entraîne une diminution de la qualité et/ou la quantité de la ressource végétale, impactant en retour les herbivores. L'effet sur les herbivores peut être direct lorsqu'il y a une diminution de la quantité de la ressource (Turchin *et al.*, 2000; Turchin et Batzli, 2001) ou retardé quand les plantes augmentent leur défense chimique en réponse à un broutement intense, ce qui diminuerait leur palatabilité et leur digestibilité (Massey et Hartley, 2006; Massey *et al.*, 2008).

L'hypothèse des effets maternels a été proposée pour expliquer les cycles de population des lépidoptères et des campagnols et est basée sur l'idée que les individus d'une population produisent des descendants de moins bonne qualité à haute densité qu'à basse densité (Ginzburg et Taneyhill, 1994; Inchausti et Ginzburg, 2009). Ces changements peuvent alors induire une diminution du taux de croissance de la population. Des effets génétiques peuvent également causer des cycles de population. L'hypothèse de Chitty (1967) suggère que les cycles pourraient résulter de changements dans les traits génétiques qui affectent la survie et/ou la reproduction des individus en fonction de la densité de la population. Selon cet argument, la sélection naturelle favoriserait les individus ayant une faible fécondité et/ou survie lorsque la densité de la population est élevée et une plus grande fécondité et/ou survie lorsque la densité est faible, générant ainsi des cycles.

Les interactions entre individus d'une même population (intraspécifiques) peuvent également causer des cycles d'abondance. Ryabov *et al.* (2017) ont démontré que les

cycles d'environ 5-6 ans observés dans la population de krill de l'Antarctique (*Euphausia superba*) étaient générés par la compétition pour la nourriture entre les stades larvaire et adulte. Le cannibalisme, une caractéristique répandue au sein des populations structurées en taille ou en âge (Persson *et al.*, 2003; Woodward *et al.*, 2005; Rudolf et Armstrong, 2008), a aussi été identifié comme facteur pouvant induire des cycles (Claessen *et al.*, 2004), principalement chez les insectes (Briggs *et al.*, 2000; Nakamura *et al.*, 2004) et poissons (Lantry et Stewart, 2000; Claessen et de Roos, 2003). Dans certains cas, les interactions intraspécifiques doivent interagir avec la stochasticité environnementale (c.-à-d. fluctuations aléatoires de l'environnement) pour produire des cycles (Higgins *et al.*, 1997; Bjørnstad *et al.*, 1999; Krkošek *et al.*, 2011). Un modèle structuré par âge a démontré que les cycles de population chez le crabe dormeur (*Cancer magister*) surviennent uniquement s'il inclut les interactions entre les différentes classes d'âge (dans ce cas-ci, le cannibalisme) et la stochasticité environnementale (Higgins *et al.*, 1997). Plusieurs études soulignent maintenant l'importance de considérer ces deux types de facteurs lors de l'étude de la dynamique des populations (Bjørnstad et Grenfell, 2001; Coulson *et al.*, 2004). Toutefois, même si le rôle de la stochasticité dans les cycles de population soit connu depuis un certain temps, il est actuellement sous-estimé (Barraquand *et al.*, 2017). Entre autres, il reste encore beaucoup à découvrir sur la façon dont la stochasticité environnementale affecte la dynamique cyclique des populations structurées.

I.1.5 Les crustacés décapodes

Les décapodes sont certainement les crustacés les plus familiers et comprennent notamment les crevettes, les écrevisses, les homards et les crabes (Ruppert *et al.*, 2004). Ceux-ci sont répartis mondialement et se trouvent dans tous les types habitats (milieux terrestres, lacustres et marins). Comme les variations du climat et des conditions environnementales peuvent avoir une incidence rapide sur leur

morphologie, leurs fréquences génétiques, leur répartition géographique, leur physiologie et leur comportement en relativement peu de générations (Williams *et al.*, 2008), les crustacés décapodes constituent un modèle idéal pour l'étude des impacts des changements climatiques et des perturbations anthropiques (Buhay, 2011).

I.1.5.1 Cycle de vie et recrutement

La grande majorité des crustacés décapodes ont un cycle de vie benthopélagique avec une phase benthique (sessile ou mobile) généralement longue qui succède à une phase larvaire planctonique habituellement courte (Anger, 2001). Après l'accouplement, les femelles incubent les œufs sous leur abdomen (Figure I.5). Une fois les œufs éclos, les larves sont libérées et séjournent dans le plancton, passant habituellement par 2 stades zoés ou plus et par un stade mégalope (Ruppert *et al.*, 2004). La transition du plancton au benthos se fait lorsque les larves migrent vers le fond et se métamorphosent au stade juvénile. Chez certaines espèces de crustacés décapodes, la croissance, qui se fait par mues successives, se poursuit tout au long de la vie des individus, alors que chez d'autres espèces, elle cesse après un nombre spécifique de mues, généralement à l'atteinte de la maturité sexuelle.

Le recrutement représente un processus crucial dans le cycle vital des organismes marins à phase benthopélagique (Caley *et al.*, 1996). Toutefois, aucune définition standard du recrutement n'est acceptée par tous les écologistes marins. Bien que tous conviennent que le recrutement représente l'ajout de nouveaux individus à un certain âge ou à un certain stade, le choix de l'âge ou du stade varie. Par exemple, dans le cas des poissons de récifs coralliens, le recrutement est généralement défini comme étant l'établissement des larves sur le fond (Hixon *et al.*, 2002), alors que dans le domaine des pêcheries, le recrutement représente le nombre d'individus qui « entrent » dans la pêche (Myers, 2008). Dans cette thèse, le terme recrutement est

utilisé pour désigner le nombre d'individus qui se sont déposés sur le fond et métamorphosés au stade juvénile pour amorcer leur vie benthique.

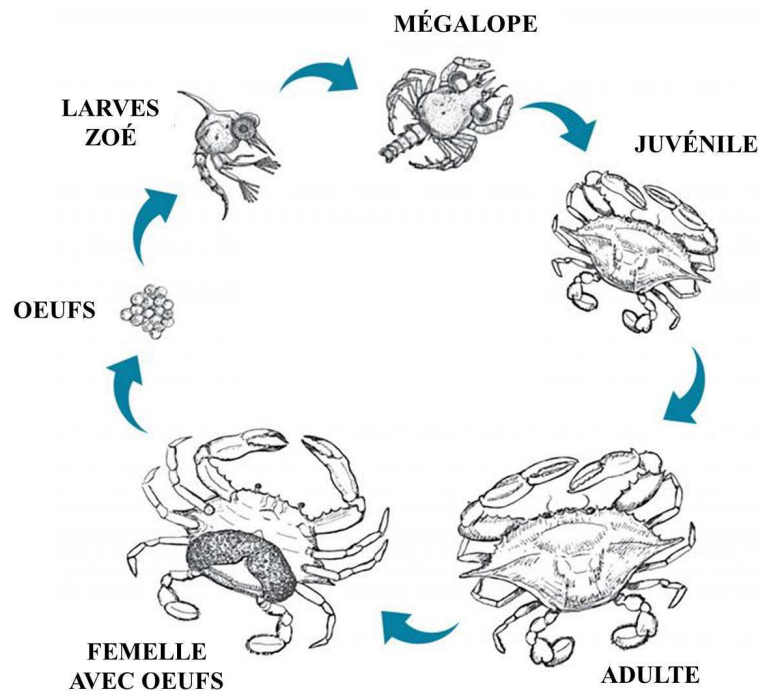


Figure I.5 Exemple d'un cycle de vie d'un crustacé décapode, le crabe bleu *Callinectes sapidus* (Western Australian Museum, 2017).

I.1.5.2 Importance des premiers stades de vie

Comme pour la plupart des organismes marins, les premiers stades de vie (œuf, larve et juvénile benthique) des crustacés décapodes constituent une étape critique dans le cycle de vie en raison de leur taux de mortalité très élevé (Chambers et Trippel, 1997; Gosselin et Qian, 1997). D'ailleurs, les stades larvaires et les premiers stades de vie benthiques sont généralement les plus sensibles aux variations des conditions environnementales (Hunt et Scheibling, 1997; Pechenik, 1999). De légers changements des conditions du milieu (par ex., température de l'eau et salinité)

pourraient générer des taux de mortalité élevés chez les premiers stades de vie, entraînant ainsi une forte variabilité temporelle et spatiale du recrutement (Przeslawski *et al.*, 2015). Les variations du recrutement pourraient donc jouer un rôle prépondérant dans la dynamique des populations des crustacés décapodes. Toutefois, l'étude du recrutement s'avère être très complexe, puisque ce processus est sous le contrôle d'une multitude de facteurs qui agissent à différentes échelles spatio-temporelles, et dont les effets peuvent interagir (Broitman *et al.*, 2008). De plus, les premiers stades de vie de nombreuses espèces marines ne sont pas échantillonnés ou, le cas échéant, sont échantillonnés souvent de manière inefficace en raison de leur petite taille et de leur répartition inégale (Gallego *et al.*, 2012).

I.2 Espèce modèle et état des connaissances

I.2.1 Biologie/écologie du crabe des neiges

Le crabe des neiges est largement réparti dans l'hémisphère nord, de la côte ouest du Groenland jusqu'au golfe du Maine dans l'Atlantique nord, et dans presque tout le Pacifique nord (FAO, 2017). On le retrouve aussi à l'intérieur de l'estuaire et du Golfe du Saint-Laurent (GSL) (Sainte-Marie *et al.*, 2005). Sa distribution spatiale est dictée en partie par les conditions de température du milieu. En effet, le crabe des neiges est une espèce sténotherme d'eau froide qui recherche habituellement des températures entre -1 et 4°C (Dawe et Colbourne, 2002). Les premiers stades de vie benthiques (< 15 mm LC) sont encore plus sensibles et préféreraient des températures entre 0 et 2°C (Dionne *et al.*, 2003).

Plusieurs caractéristiques des populations du crabe des neiges ont été particulièrement bien étudiées, incluant la croissance, la reproduction et l'alimentation. Le crabe des neiges, comme la plupart des organismes marins, a un cycle de vie benthopélagique. Les larves sont relâchées au printemps et séjournent de 3 à 5 mois (selon la

température) dans le plancton avant de s'établir sur le fond et se métamorphoser en instar (stade de mue) I à la fin de l'été ou à l'automne (Lovrich *et al.*, 1995; Armstrong *et al.*, 2010). Des expériences en laboratoire ont montré que les meilleures températures pour la survie des larves seraient entre 7 et 15°C, avec un optimum entre 8,7 et 10,8°C (Kogane *et al.*, 2005; Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet et Sainte-Marie, 2017). Le mode de vie cryptique et les préférences d'habitat très strictes des crabes récemment établis ont pour conséquence de les concentrer jusqu'à la fin de la période de vie juvénile dans des portions restreintes (pouponnières) de l'habitat d'intérêt du crabe des neiges (Dionne *et al.*, 2003). La mue s'effectue deux fois par année pour les instars I à V et une fois par année, à la fin de l'hiver ou au printemps (selon le sexe et la taille), pour les instars subséquents (Sainte-Marie *et al.*, 1995). Les crabes atteignent la pleine maturité sexuelle après une mue terminale qui survient à l'un des instars VIII-X chez les femelles (4,5-6,5 ans post-établissement; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998; Ernst *et al.*, 2012) et à l'un des instars IX-XIII chez les mâles (5,7-9,7 ans post-établissement; Sainte-Marie *et al.*, 1995). Par convention, les crabes ayant effectué leur mue terminale sont appelés des adultes et ceux ne l'ayant pas effectuée sont appelés subadultes. Il existe un important dimorphisme sexuel de taille et d'âge chez le crabe des neiges : à l'âge adulte, la plupart des femelles sont plus petites et plus jeunes que les mâles (Sainte-Marie *et al.*, 2008). La durée de vie des crabes après la mue terminale est d'environ 4 à 7 ans (Fonseca *et al.*, 2008). Dans l'est du Canada, seuls les mâles dont la LC \geq 95 mm sont visés par la pêche commerciale. Il a été estimé que les mâles recrutent à la pêche ~9-10 ans après leur établissement sur le fond (Sainte-Marie *et al.*, 1995).

Les femelles du crabe des neiges s'accouplent pour la première fois immédiatement après la mue terminale (Sainte-Marie, 1993; Armstrong *et al.*, 2010). Les femelles qui en sont à leur première reproduction sont appelées primipares, tandis que celles qui se sont reproduites plus d'une fois sont multipares (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Le crabe

des neiges est une espèce à fécondation interne et dont la femelle multipare peut féconder ses œufs soit en utilisant du « nouveau » sperme transféré par le mâle lors d'un accouplement récent ou du sperme entreposé dans ses spermathèques (au nombre de deux) depuis l'épisode de reproduction précédent (Sainte-Marie et Carrière, 1995). Une étude réalisée par Sainte-Marie (1993) sur la fécondité des femelles crabe des neiges a montré une relation positive entre la LC et la fécondité. Selon cette même étude, les primipares seraient 34-37% moins fécondes que les multipares pour une même LC. Le potentiel reproducteur diminue avec le temps écoulé depuis la mue terminale chez les femelles, mais semble se maintenir ou augmenter chez les mâles (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Comme les fluctuations d'abondance entraînent une oscillation dans le rapport des sexes, la quantité de sperme allouée par les mâles aux femelles peut être diminuée les années où le sexe ratio est biaisé en faveur des femelles (Sainte-Marie *et al.*, 2002; Sainte-Marie *et al.*, 2008).

Le crabe des neiges est un prédateur important du benthos qui se nourrit d'une grande diversité de proies (Squires et Dawe, 2003; Quijón et Snelgrove, 2005a, 2005b). Une analyse de contenus stomacaux de crabes des neiges a révélé des changements ontogéniques du régime alimentaire : les petits crabes semblent se nourrir principalement d'amphipodes et d'ophiures, tandis que les plus gros crabes semblent se nourrir surtout d'annélides, de crustacés décapodes et même de poissons (Lovrich et Sainte-Marie, 1997). Le crabe des neiges est une espèce cannibale et l'intensité de cette prédation dépend de la taille des individus proies et prédateurs (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich et Sainte-Marie, 1997; Divine *et al.*, 2017). Des études sur le terrain et en laboratoire ont montré que les crabes récemment établis (instar I, ~3 mm LC) étaient cannibalisés par des mâles avec une LC de 8-50 mm (surtout 40-50 mm), mais non par des mâles dont la LC \geq 51 mm. Les mâles avec une LC entre 50-120 cm se nourrissaient de crabes dont la taille se situe entre 3,9-48,8 mm LC, mais la plupart de

leurs proies avaient une LC entre 15 et 28 mm (instars V, VI et VII). Il semble donc y avoir des seuils de taille inférieurs et supérieurs de vulnérabilité au cannibalisme qui pourraient être dus à la capacité des crabes prédateurs à détecter et capturer les proies (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich et Sainte-Marie, 1997).

I.2.2 Causes de la variabilité de l'abondance

Les débarquements commerciaux de crabes des neiges montrent des fluctuations de grande amplitude qui seraient liées à une variabilité du recrutement (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Ernst *et al.*, 2012). Bien que les causes de ce phénomène soient toujours incertaines, plusieurs facteurs climatiques et biotiques ont été proposés pour expliquer cette variabilité.

I.2.2.1 Facteurs climatiques

En tant qu'espèce qui tolère de faibles variations de température, le climat pourrait jouer un rôle important dans la dynamique de population du crabe des neiges, entre autres sur le potentiel reproducteur. La taille à la mue terminale chez les deux sexes est en partie dépendante de la température, les crabes en eau plus froide atteignant généralement la mue terminale à une LC inférieure à ceux qui résident en eau plus chaude (Orensanz *et al.*, 2007; Burmeister et Sainte-Marie, 2010; Dawe *et al.*, 2012b). Cette différence est le résultat d'un changement du nombre d'instars avant la mue terminale (Orensanz *et al.*, 2007; Burmeister et Sainte-Marie, 2010) et pourrait avoir des conséquences importantes sur la fécondité, particulièrement chez les femelles qui ont une relation LC-fécondité avec une pente plus forte que les mâles (Sainte-Marie *et al.*, 2008). La température peut aussi entraîner un changement abrupt de la durée d'incubation des œufs. À des températures froides ($< \sim 0,75-1^{\circ}\text{C}$), la durée d'incubation des œufs passe d'environ 18 et 12 mois chez les femelles primipares et

multipares, respectivement, à 27 et 24 mois, ce qui réduirait la production d'œufs compte tenu de l'espérance de vie post mue terminale (Moriyasu et Lanteigne, 1998; Sainte-Marie *et al.*, 2008; Kuhn et Choi, 2011).

Les premiers stades de vie seraient aussi affectés par la variabilité climatique. Les conditions des eaux de surface (couverture de glace, température et bloom printanier) peuvent avoir un effet important sur la croissance et la survie des larves (Kruse *et al.*, 2007; Dawe *et al.*, 2008; Ouellet et Sainte-Marie, 2017). Par exemple, la survie des larves pourrait dépendre du synchronisme entre leur période d'éclosion (phénologie) et le bloom planctonique (Somerton, 1982a; Starr *et al.*, 1994). De plus, les températures préférées par les premiers stades benthiques (0-2°C) assureraient une meilleure survie de ces derniers. Des températures plus froides ou plus chaudes sur le fond pourraient accroître la compétition intraspécifique par contraction de l'habitat (Parada *et al.*, 2007) et réduire la condition physiologique des crabes juvéniles (Gravel, 2002; B. Sainte-Marie, données non publiées).

I.2.2.2 Facteurs biotiques

Outre les facteurs climatiques, plusieurs facteurs biotiques peuvent être à l'origine de la forte variabilité interannuelle de l'abondance du crabe des neiges. La production annuelle de larves peut dépendre de la biomasse des femelles reproductrices qui libèrent leurs larves durant l'année en cours (Incze *et al.*, 1987; Lovrich *et al.*, 1995; Sainte-Marie *et al.*, 1996). Le cannibalisme a aussi été proposé comme mécanisme régulateur de l'abondance des populations du crabe des neiges (Lovrich et Sainte-Marie, 1997; Sainte-Marie et Lafrance, 2002). Une étude réalisée par Lovrich et Sainte-Marie (1997) sur le cannibalisme chez le crabe des neiges a montré que les crabes récemment établis (c.-à-d. instar I) sont fortement cannibalisés par des crabes dont la LC est d'environ 40-50 mm. La prédation par les poissons de fond

(principalement par la morue franche *Gadus morhua*) est un processus descendant qui affecterait la survie des crabes juvéniles (Chabot *et al.*, 2008; Burgos *et al.*, 2013) ou des prérecrues/recrues commerciales (Frank *et al.*, 2005; Boudreau *et al.*, 2011). En effet, des études ont suggéré que l'augmentation notable de l'abondance de crabes des neiges depuis les années 1990 dans l'Atlantique nord-ouest serait due à une réduction importante de l'abondance des poissons de fond (Worm et Myers, 2003; Frank *et al.*, 2005). Toutefois, la conclusion que la morue se nourrit de manière intensive sur les crabes de taille pré-légale ou légale est incompatible avec les résultats de Chabot *et al.* (2008) et de Burgos *et al.* (2013) montrant que le crabe des neiges est le plus sensible à la prédation par la morue pendant les quatre premières années de vie benthique et que les crabes de plus grande taille sont rarement consommés.

I.2.3 Causes des cycles d'abondance

Le crabe des neiges suivrait un cycle d'abondance dont la période pourrait varier de 6 à 12 ans selon la localisation géographique (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Ce phénomène serait naturel et semble se produire presque partout dans son aire de répartition (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Caddy *et al.*, 2005; Ernst *et al.*, 2012). Toutefois, comme seulement 3-4 oscillations ont été observées jusqu'à ce jour, on ne peut pas affirmer avec certitude que la variabilité de l'abondance du crabe des neiges est effectivement cyclique.

Ernst *et al.* (2012) ont suggéré que les cycles d'abondance du crabe des neiges seraient le résultat d'une relation parent-descendant entre de fortes classes d'âge de femelles primipares liées entre elles, c.-à-d. qu'un pic d'abondance de femelles primipares une année émanerait du pic d'abondance des femelles primipares ~7 ans plus tôt. Le cannibalisme pourrait également être à l'origine des cycles d'abondance (Sainte-Marie *et al.*, 1996). Selon cette hypothèse, les cycles seraient induits par le

cannibalisme des crabes de taille intermédiaire sur les crabes récemment établis sur le fond. Au fur et à mesure que des cohortes successives de crabes s'installent sur le fond, les pouponnières se saturent, augmentant le potentiel de cannibalisme des cohortes juvéniles plus vieilles encore présentes dans les pouponnières. Les nouveaux crabes qui s'établissent sur le fond sont alors de plus en plus cannibalisés par les crabes de taille intermédiaire. La reprise de l'établissement de fortes cohortes au sein des pouponnières ne surviendrait pas avant que la population de crabes de taille intermédiaire diminue. Sainte-Marie *et al.* (1996) ont aussi considéré la possibilité que la variabilité de la biomasse reproductrice (production de larves) joue un rôle dans les cycles, concluant que ce n'était probablement pas la cause mais qu'elle pouvait renforcer le cycle déterminé par le cannibalisme.

Des facteurs extrinsèques pourraient être à l'origine des cycles de population du crabe des neiges. Zheng et Kruse (2003) ont suggéré que les changements climatiques à petite échelle liés à la circulation atmosphérique, comme le phénomène d'El Niño, pourraient générer des cycles de recrutement. Les cycles pourraient également être dus à des changements dans la pression de prédation en raison des fluctuations dans la répartition spatiale du crabe des neiges ou de leurs prédateurs (Marcello *et al.*, 2012).

I.3 Objectifs et hypothèses de recherche

I.3.1 Objectif principal

Un vif débat persiste dans le cas du crabe des neiges quant à savoir si les variations importantes d'abondance sont dues principalement à des mécanismes de contrôle ascendants (variabilité climatique) ou descendants (prédation). D'une part, certains auteurs ont conclu que le recrutement du crabe des neiges est principalement lié à l'étendue de la couche de glace avant la phase larvaire et à la température de l'eau

durant les premiers stades benthiques et n'a trouvé aucune preuve de régulation par prédation du poisson de fond (Somerton, 1982a; Dawe *et al.*, 2008; Dawe *et al.*, 2012a; Marcello *et al.*, 2012). D'autre part, Frank *et al.* (2005) ont associé l'abondance accrue de crabe des neiges de taille commerciale sur l'est du plateau néo-écossais au début des années 1990 au déclin de la biomasse des poissons de fond, suggérant un contrôle descendant par prédation. Plus généralement dans l'est du Canada, Boudreau *et al.* (2011) ont montré que l'abondance du crabe des neiges de taille légale était principalement influencée par la température de l'eau durant les premiers stades de vie benthiques et par la prédation de la morue 0 à 5 ans avant le recrutement à la pêche. Par ailleurs, la ou les causes exactes des cycles d'abondance observés chez certaines populations de crabe des neiges sont toujours méconnues. Ce phénomène pourrait être dû à des facteurs intrinsèques (production larvaire ou cannibalisme), tels que suggéré par Ernst *et al.* (2012) et Sainte-Marie *et al.* (1996).

Ce projet a donc pour objectif principal d'évaluer l'effet de facteurs climatiques et biotiques sur la phénologie et la dynamique de population du crabe des neiges. Le crabe des neiges a une très grande importance tant au niveau économique qu'écologique. C'est une des plus importantes espèces marines exploitées commercialement dans les eaux froides de l'hémisphère nord en termes de volume et de valeur au débarquement (F. Lessard, Direction régionale des politiques et de l'économie, Ministère des Pêches et des Océans (MPO), comm. pers.). C'est aussi une espèce qui joue un rôle écologique majeur en structurant le benthos côtier par ses fortes activités de prédation (Quijón et Snelgrove, 2005a, 2005b). Puisque le crabe des neiges est une espèce sténotherme adaptée aux eaux froides (Foyle *et al.*, 1989), il devrait être particulièrement affecté par des changements environnementaux tels que le réchauffement climatique et l'augmentation de la variabilité dans les conditions météorologiques actuellement observés.

I.3.2 Objectifs spécifiques

Les trois objectifs spécifiques du projet de recherche, ainsi que les hypothèses et prédictions associées, sont les suivants :

Objectif 1 – Examiner les effets de facteurs climatiques et biotiques sur l’abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges du nord-ouest du GSL.

Les débarquements commerciaux de crabes des neiges montrent des fluctuations de grande amplitude qui seraient liées à une variabilité du recrutement (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Ernst *et al.*, 2012). Tel que mentionné à la section I.2.2, les premiers stades benthiques du crabe des neiges tolèrent de faibles variations de température, préférant des températures entre 0 et 2°C (Dionne *et al.*, 2003). Des températures en dehors de cette fourchette peuvent accroître la compétition intraspécifique par contraction de l’habitat (Parada *et al.*, 2007) et réduire la condition physiologique des juvéniles (Gravel, 2002). Les conditions de glace durant l’hiver précédant la phase larvaire (via ses effets sur les conditions du bloom printanier, Le Fouest *et al.*, 2005) et la température de l’eau près de la surface durant la phase larvaire peuvent également influencer l’abondance des premiers stades de vie benthiques en affectant la survie larvaire, influençant ainsi l’abondance de postlarves qui s’établissent sur le fond pour entamer leur phase benthique (Somerton, 1982a; Dawe *et al.*, 2008).

Selon les résultats obtenus par Incze *et al.* (1987), la variabilité interannuelle élevée de la biomasse des femelles reproductrices (Ernst *et al.*, 2012) et de la production d’œufs (Drouineau *et al.*, 2013) du crabe des neiges peuvent contribuer à la force d’une classe d’âge à l’établissement. Une étude réalisée par Lovrich et Sainte-Marie (1997) sur le cannibalisme chez le crabe des neiges a montré que les crabes récemment établis (c.-à-d. instar I) sont surtout cannibalisés par des crabes dont la LC

est d'environ 40-50 mm. Ainsi, l'abondance de crabes de taille intermédiaire peut influencer l'abondance des premiers stades benthiques directement par cannibalisme. Une trop forte abondance de crabes de taille intermédiaire dans les pouponnières peut également influencer indirectement l'abondance des premiers stades benthiques en les forçant à utiliser des habitats moins favorables à leur survie (Sainte-Marie et Lafrance, 2002). Pourtant, à ce jour, aucune des études examinant la variabilité du recrutement du crabe des neiges n'a testé les effets simultanés du cannibalisme et de la biomasse reproductrice.

La prédation par les prédateurs connus des premiers stades de vie benthiques du crabe des neiges dans le nord-ouest du GSL, c.-à-d., la morue franche, la raie épineuse (*Amblyraja radiata*) et la raie à queue de velours (*Malacoraja senta*), peut également être une source de mortalité importante, principalement pour les jeunes stades et les femelles (Robichaud *et al.*, 1991; Chabot *et al.*, 2008; Burgos *et al.*, 2013).

Nous avons d'abord documenté la variabilité interannuelle de l'abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges sur une période de 23 ans. Nous avons ensuite examiné comment la couverture de glace, la température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire, la température de l'eau sur le fond, l'abondance des femelles reproductrices, le cannibalisme et la prédation a influencé l'abondance des premiers stades benthiques. La série temporelle d'abondance des premiers stades benthiques provient d'un relevé au chalut réalisé annuellement par le MPO. Nous avons examiné les cinq hypothèses (et prédictions) suivantes :

- Hypothèse 1.1 : L'étendue de la couverture de glace durant l'hiver qui précède la phase larvaire affecte l'abondance des premiers stades benthiques via son influence sur la survie larvaire. Une faible couverture de glace favorise un bloom plus hâtif et de plus faible intensité qui est défavorable à la survie des

larves (Prédiction : relation positive entre l'abondance des premiers stades benthiques et l'étendue de la couverture de glace).

- Hypothèse 1.2 : La température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire et sur le fond durant les premières années de vie benthique influence l'abondance des premiers stades benthiques. L'abondance est maximale à une température optimale et diminue de part et d'autre de cette température (Prédiction : relation en forme de cloche entre l'abondance des premiers stades benthiques et la température de l'eau).
- Hypothèse 1.3 : L'abondance des femelles reproductrices influence directement l'abondance des premiers stades benthiques (Prédiction : relation positive entre l'abondance des premiers stades benthiques et celle des femelles reproductrices).
- Hypothèse 1.4 : Le cannibalisme par les crabes de taille intermédiaire (40-50 mm LC) module la survie des crabes après leur établissement sur le fond (Prédiction : relation négative entre l'abondance des premiers stades benthiques et celle des crabes de taille intermédiaire).
- Hypothèse 1.5 : La prédation exercée par les poissons de fond influence directement la survie des premiers stades de vie benthiques (Prédiction : relation négative entre l'abondance des premiers stades benthiques et celle des prédateurs).

*Objectif 2 – Examiner les effets de facteurs climatiques et biotiques sur la phénologie et l'abondance larvaire du crabe des neiges, des crabes araignées (*Hyas spp.*) et du crabe commun (*Cancer irroratus*) du sud du GSL.*

Depuis le début des années 1990, le GSL s'est réchauffé et on s'attend à ce que cette tendance se poursuive au cours des prochaines décennies avec le réchauffement climatique (Galbraith *et al.*, 2012b; IPCC, 2014). Les impacts passés et futurs du

changement climatique sur le GSL comprennent une augmentation de la température des eaux de surface, une perte très importante de la couverture de glace de mer, ainsi qu'une réduction du volume et une augmentation de la température moyenne de la couche intermédiaire froide (Long *et al.*, 2015) qui englobe l'habitat benthique principal du crabe des neiges (Moriyasu et Lanteigne, 1998).

L'abondance et la dynamique des larves du crabe des neiges pourraient être affectées par le réchauffement climatique de plusieurs façons. L'éclosion des larves de crabes des neiges se produit au printemps et semble coïncider avec les blooms printaniers de phytoplancton et de zooplancton sur lesquels se nourrissent les larves (Incze et Paul, 1983; Starr *et al.*, 1994). Des modifications dans la phénologie du plancton, dues à un retrait plus hâtif des glaces, pourraient entraîner des changements au niveau de la phénologie (c.-à-d. date d'éclosion) des larves du crabe des neiges et réduire la survie larvaire si l'éclosion ne se produit pas de façon synchrone avec le bloom planctonique (Somerton, 1982a; Dawe *et al.*, 2008; Szuwalski et Punt, 2013). Un retrait plus hâtif des glaces pourraient également produire un bloom de moins bonne qualité qui est défavorable à la survie des larves (Sommer et Lengfellner, 2008). La température de l'eau sur le fond durant la période d'incubation des œufs pourrait accélérer le développement des œufs et devancer la date d'éclosion des larves (Moriyasu et Lanteigne, 1998; Webb *et al.*, 2007). Une diminution du taux de survie peut également survenir si les larves sont exposées à des températures de l'eau qui dépassent leur optimum de température, soit par stress physiologique (Yamamoto *et al.*, 2014), soit par malnutrition due à la sélection active d'une couche d'eau plus profonde (plus froide), mais moins productive (Ouellet et Sainte-Marie, sous presse). D'un autre côté, les conditions plus chaudes permettraient d'accélérer le développement des larves et de diminuer le temps passé dans l'environnement pélagique, augmentant ainsi leur probabilité de survie (O'Connor *et al.*, 2007; Ouellet et Sainte-Marie, 2017).

Nous avons d'abord développé un indice phénologique pour les larves, basé sur l'abondance des zoés I à tous les stades larvaires, qui reflète le moment de libération et/ou le taux de développement des larves. Nous avons ensuite documenté la variabilité interannuelle et les tendances à plus long terme de la phénologie et de l'abondance des larves du crabe des neiges et examiné les effets de la température de l'eau sur le fond durant la période d'incubation des œufs, de la couverture de glace, des conditions du bloom printanier (date de début et magnitude), de la température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire et l'abondance des femelles reproductrices (dans le cas du crabe des neiges seulement). À des fins de comparaison, nous avons également examiné si des changements se sont produits dans la phénologie larvaire et l'abondance de deux espèces de crabes araignées (*Hyas araneus* et *coarctatus*) et dans l'abondance larvaire du crabe commun. Ces deux taxons, avec le crabe des neiges, représentent les crustacés décapodes brachyours dominants dans le GSL (Chabot *et al.*, 2007). Puisque les crabes araignées sont également des espèces boréo-arctiques (Christiansen, 1982; Squires, 1990), bien que moins sténothermiques que le crabe des neiges (Sabeau, 2007), ils pourraient réagir de manière similaire au crabe des neiges. Le crabe commun, en revanche, est une espèce eurytherme d'eaux tempérées et tolère une gamme beaucoup plus large de températures (Bigford, 1979; Squires, 1990), et pourrait être plutôt favorisé par la hausse de la température. Les indices phénologiques et d'abondance larvaire ont été estimés à partir d'un relevé planctonique réalisé annuellement par le MPO depuis 1982. Nous avons évalué les six hypothèses (et prédictions) suivantes :

- Hypothèse 2.1 : La phénologie larvaire du crabe des neiges et des crabes araignées est influencée par la température de l'eau sur le fond durant la période d'incubation des œufs (Prédiction : une hausse de la température de l'eau entraîne une éclosion plus hâtive).

- Hypothèse 2.2 : La phénologie larvaire du crabe des neiges et des crabes araignées est influencée par l'étendue de la couverture de glace et la date de début du bloom planctonique (Prédiction : un retrait rapide des glaces, qui engendre un bloom plus hâtif, entraîne une éclosion plus hâtive).
- Hypothèse 2.3 : La phénologie larvaire du crabe des neiges et des crabes araignées est influencée par la température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire (Prédiction : une hausse de la température de l'eau près de la surface entraîne un développement larvaire plus rapide).
- Hypothèse 2.4 : L'abondance des larves de crabes des neiges, de crabes araignées et de crabes communs est influencée par l'étendue de la couverture de glace et la magnitude du bloom planctonique (Prédiction : un retrait hâtif des glaces, qui engendre un bloom moins intense et de moins bonne qualité, affecte négativement l'abondance larvaire).
- Hypothèse 2.5 : L'abondance des larves de crabes des neiges, de crabes araignées et de crabes communs est influencée par la température de l'eau près de la surface (Prédiction : une hausse de la température de l'eau a un effet négatif sur l'abondance des larves de crabes des neiges et de crabes araignées, mais un effet positif sur l'abondance larvaire du crabe commun).
- Hypothèse 2.6 : L'abondance des femelles reproductrices influence directement celle des larves du crabe des neiges (Prédiction : relation positive entre l'abondance des larves et celle des femelles reproductrices).

Objectif 3 – Développer un modèle de population pour évaluer le rôle du cannibalisme et de la variabilité environnementale sur la dynamique cyclique du crabe des neiges.

Les causes des cycles d'abondance observés chez certaines populations de crabes des neiges sont toujours incertaines. Sainte-Marie *et al.* (1996) a suggéré que les cycles

seraient induits par le cannibalisme des crabes de taille intermédiaire sur les crabes récemment établis sur le fond. Au fur et à mesure que des cohortes successives de crabes s'installent sur le fond, les pouponnières se satureraient et le potentiel de cannibalisme des cohortes juvéniles plus vieilles encore présentes dans les pouponnières se magnifierait. Les nouveaux crabes qui s'établissent sur le fond seraient de plus en plus cannibalisés par les crabes de taille intermédiaire. Ainsi, la reprise de l'établissement de fortes cohortes au sein des pouponnières ne surviendrait pas avant que la population de crabes de taille intermédiaire diminue.

De plus, comme le crabe des neiges est une espèce qui tolère de faible variation de température, la variabilité environnementale pourrait particulièrement affecter sa dynamique de population. Ainsi, nous avons développé un modèle de population pour évaluer l'influence relative du cannibalisme entre cohortes et de la stochasticité environnementale sur la dynamique cyclique du crabe des neiges. Le modèle a été construit en utilisant des estimations de paramètres dérivées des données provenant du relevé au chalut réalisé par le MPO dans la Baie Sainte-Marguerite. Les résultats du modèle ont ensuite été comparés à la dynamique cyclique observée dans la population de crabe des neiges de la Baie Sainte-Marguerite. Cette population semble présenter des cycles d'abondance d'environ 8 ans (Sainte-Marie *et al.*, 1996).

I.4 Approche méthodologique

I.4.1 Analyse de séries temporelles (objectifs 1 et 2)

Ce projet de recherche se base en partie sur le traitement et l'analyse de séries temporelles existantes. Les séries qui ont été utilisées sont : 1) indices démographiques du crabe des neiges de la Baie Sainte-Marguerite, nord-ouest du GSL (Bernard Sainte-Marie, IML-MPO), 2) relevé planctonique du sud du GSL (François Grégoire et Andrew Smith, IML-MPO), 3) indices d'abondance des

femelles reproductrices du sud du GSL (Hébert *et al.*, 2011; Hébert *et al.*, 2015), 4) données environnementales du sud et nord-ouest du GSL (Peter Galbraith et Michel Starr, IML-MPO), et 5) relevé multidisciplinaire de poissons de fond et de crevette dans l'estuaire et le nord du GSL (Diane Archambault et Hugo Bourdages, IML-MPO). Dans cette section, je donne une brève description de la méthode d'échantillonnage et d'estimation de chaque série temporelle.

I.4.1.1 Indices démographiques du crabe des neiges de la Baie Sainte-Marguerite, nord-ouest du GSL (1989-2012)

Les indices d'abondances de tous les stades benthiques du crabe des neiges du nord-ouest du GSL proviennent d'un relevé au chalut réalisé annuellement par le MPO dans la Baie Sainte-Marguerite, près de Sept-Îles, auquel j'ai participé en 2009, 2010, 2011 et 2013. Les processus démographiques du crabe dans cette baie d'environ 400 km² sont jugés représentatifs de ceux qui se déroulent à l'échelle du nord-ouest du golfe (Sainte-Marie *et al.*, 1995). Les crabes sont récoltés selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié simple : au printemps (avril-mai) de chaque année depuis 1989, trois stations ou plus par strate de profondeur (4-20 m, 20-80 m et 80-140 m) sont sélectionnées au hasard et échantillonnées avec un chalut à perche de 3 m de largeur et avec un vide de maille de 15 mm dans le cul. Pour chacune des stations, la distance parcourue par le chalut sur le fond est mesurée afin de calculer la superficie échantillonnée pour chaque strate de profondeur.

Tous les crabes des neiges capturés dans le chalut sont sexés selon la forme de l'abdomen, à l'exception des individus dont la LC est inférieure à 6-7 mm (identifiés comme individus de sexe non-déterminé). La LC est mesurée sur tous les crabes au dixième de millimètre près avec un vernier. L'état de la carapace est noté de 1 (crabe qui a récemment mué et dont la carapace est propre et toujours molle) à 5 (crabe dont

la carapace est sale et très usée). Cette notation reflète les changements progressifs de la carapace avec le temps écoulé depuis la dernière mue (Sainte-Marie, 1993; Fonseca *et al.*, 2008). Les mâles dont la LC est supérieure à 35 mm sont classés immature ou adulte selon la hauteur de pince relative à la LC, alors que les femelles sont classées matures sexuellement ou non selon la largeur relative de l'abdomen. Les femelles matures qui portent des œufs sont notées et le succès reproducteur (fécondité individuelle) est mesuré pour un échantillon de primipares et de multipares.

Les indices d'abondance du crabe des neiges de la Baie Sainte-Marguerite sont estimés par classes de 0.02 unités de la LC transformée à son logarithme de base 10, selon le sexe et la maturité. Pour ce faire, le nombre de crabes capturés au chalut est standardisé à une superficie constante (c.-à-d., nombre de crabes par km²), la densité moyenne est calculée pour toutes les stations échantillonnées par strate de profondeur et extrapolée à la superficie totale de chaque strate de profondeur. L'indice d'abondance est la somme des valeurs pour les trois strates de profondeur. La série temporelle de la Baie Sainte-Marguerite est particulièrement intéressante pour l'étude de la variabilité de l'abondance des premiers stades de vie benthiques, puisque l'engin de pêche utilisé permet de capturer les plus petits crabes, ce qui a permis de constituer une série temporelle d'abondances des premiers stades benthiques qui est unique.

I.4.1.2 Relevé planctonique du sud du GSL (1982-2012)

Les indices phénologiques et d'abondance des larves du crabe des neiges, des crabes araignées et du crabe commun ont été estimés à partir d'un relevé planctonique réalisé annuellement (entre mi- et fin juin) par le MPO depuis 1982 dans 65 stations distribuées systématiquement dans toute la partie sud du GSL (Grégoire *et al.*, 2008). La collecte du plancton se fait avec un engin de type Bongo muni de deux filets ayant

des mailles de 333 microns et une ouverture de 61 cm. Un débitmètre est fixé près de l'ouverture des filets afin de mesurer les volumes d'eau filtrés. Les traits, d'une durée minimale de 10 minutes, sont effectués en suivant un profil en dents de scie entre la surface et une profondeur maximale de 50 m, ou jusqu'à 5 m du fond pour les stations moins profondes, couvrant l'ensemble de la distribution verticale connue des larves de crabes (Ouellet et Sainte-Marie, 2017). Le profil des traits et la position des filets dans l'eau sont suivis en temps réel à l'aide d'un équipement électronique fixé au cadre de l'échantillonneur. Les échantillons de plancton sont préservés dans une solution diluée de formaldéhyde (4%) pour l'analyse en laboratoire où les larves de chaque espèce de chaque échantillon sont identifiées et dénombrées (Roff *et al.*, 1984; Davidson et Chin, 1991). J'ai participé à ce relevé en 2012 et 2014.

I.4.1.3 Indices d'abondance des femelles reproductrices du sud du GSL (1988-2012)

Les indices d'abondance des femelles crabes des neiges primipares et multipares proviennent d'un relevé au chalut réalisé annuellement par le MPO après la saison de pêche dans toute la partie sud du GSL. Les indices d'abondance pour cette région du golfe sont estimés grâce à une approche géostatistique et une interpolation spatiale des données par krigeage (voir Hébert *et al.*, 2011 pour plus de détails).

I.4.1.4 Données environnementales du sud et nord-ouest du GSL

La climatologie du GSL est un élément important pour explorer les effets du climat sur l'abondance larvaire et les premiers stades de vie benthiques du crabe des neiges. Peter Galbraith, un océanographe physicien de l'IML (Mont-Joli) et collaborateur à ce projet, a développé cette climatologie. Les données climatiques fournies sont : le volume maximal de glace observé durant l'hiver (km³), qui a servi de d'indicateur pour les conditions du bloom printanier, la température de l'eau près de la surface

(couche mélangée où séjournent les larves) durant la période larvaire et la température de l'eau sur le fond, de mai à novembre. Ces données ont été estimées pour les régions du sud et du nord-ouest du GSL pour l'ensemble de la période couverte par les séries temporelles.

Les caractéristiques du bloom printanier (date de début et magnitude) dans le sud du GSL ont été extraites des données satellites de la couleur de l'eau (c.-à-d. concentration en chlorophylle a). Les données sont disponibles seulement à partir de 1998. Les détails sur les méthodes de traitement et d'analyse des données satellites sont fournis dans Devine *et al.* (2017).

I.4.1.5 Relevé multidisciplinaire de poissons de fond et de crevette dans l'estuaire et le nord du GSL (1990-2012)

Les indices de biomasse des prédateurs potentiels des premiers stades benthiques du crabe des neiges (morue franche, raie épineuse et raie à queue de velours) proviennent d'un relevé au chalut de fond réalisé annuellement par le MPO durant le mois d'août dans tout l'estuaire et le nord du GSL (Bourdages *et al.*, 2017). Ce relevé suit un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié : la zone d'étude est divisée en 54 strates définies selon la profondeur, les divisions de l'OPANO et le type de substrat. Les positions des traits de chalut sont choisies aléatoirement à l'intérieur de chacune des strates. La durée de chalutage est de 15 minutes, calculée à partir du contact du chalut avec le fond déterminé à l'aide du système hydroacoustique *Scanmar*TM. Pour chacun des traits, les informations sur la géométrie du chalut en opération (ouvertures horizontales des portes et des ailes, ouverture verticale du chalut, profondeur) sont enregistrées à l'aide de sondes hydroacoustiques *Scanmar*TM fixées à l'engin de pêche. À chacun des traits de pêche, la capture est triée et pesée par taxons et des données biologiques sont récoltées. Pour les poissons, la taille et le

poids sont colligés par individu. Les indices de biomasse des prédateurs potentiels des premiers stades benthiques du crabe des neiges proviennent des stations d'échantillonnage localisées uniquement dans le nord-ouest du GSL.

I.4.2 Modélisation mathématique (objectif 3)

Nous avons construit un modèle matriciel (matrice de Lefkovitch) qui comprend 29 stades basés sur le sexe, l'instar/LC et la maturité (subadulte ou adulte) (voir Figure 3.1). Un modèle structuré selon l'instar est idéal pour une espèce comme le crabe des neiges puisqu'elle parcourt des stades successifs au cours de son cycle de vie qui présentent des taux de survie et de fécondité variables. En général, les modèles structurés sont basés sur un des sexes (par ex., Grady et Valiela, 2006) puisqu'ils supposent que la dynamique des populations est principalement gouvernée par l'un d'eux, les femelles étant souvent considérées comme le sexe le plus important (Caswell, 2001). Toutefois, pour tenir compte du dimorphisme sexuel de taille, les deux sexes ont été analysés. Le modèle comprend 7 stades femelles subadultes, 6 stades femelles adultes, 10 stades mâles subadultes et 6 stades mâles adultes. Les femelles et les mâles diffèrent dans le nombre de stades en raison des différences d'instar/taille à la mue terminale (voir la section 1.2.1). Les instars constituant chaque stade du modèle ont été définis de manière à ce que les individus puissent augmenter d'un stade par année et, par conséquent, la plupart des stades ont été constitués d'un instar, à l'exception de 3 stades mâles et 3 stades femelles qui comprenaient chacun 2 instars puisque ceux-ci muent 2 fois par année. Les classes de taille utilisées dans le modèle (voir Figure 3.2) ont été définies selon la gamme de LC des instars constituant chaque stade déterminée à partir de l'analyse des distributions de taille (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia et Sainte-Marie, 1998).

Nous avons supposé que i) les individus des stades femelles subadultes 1-7 et mâles subadultes 14-23 pouvaient soit muer et progresser au stade suivante, soit sauter une mue et demeurer dans le même stade et ii) les individus des stades femelles adultes 5-7 et mâles adultes 18-23 pouvaient également faire leur mue terminale et devenir adultes (Figure 3.1). Les stades femelles 9, 11 et 13 ont été ajoutés pour simuler une période biennale d'incubation des œufs (Sainte-Marie, 1993). Les stades femelles et mâles ne peuvent interagir que par le cannibalisme. Seule la survie des stades femelles 1-6, 8, 9 et des stades mâles 14-19, 24 pouvait être réduite par le cannibalisme, car ils n'ont pas atteint la taille de 50 mm LC qui fournit un refuge contre le cannibalisme (Dutil et al. 1997, Lovrich et Sainte-Marie 1997). Pour tenir compte de la variabilité environnementale, la stochasticité a été introduite dans le modèle sur le recrutement.

I.5 Plan de la thèse

Outre l'introduction générale ci-dessus, cette thèse comprend trois chapitres, une conclusion générale et des annexes.

Le premier chapitre répond à l'objectif 1. Il vise à (1) documenter la variabilité interannuelle de l'abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges (qui représentent les 3 premières années de vie benthique) et à (2) examiner les effets de facteurs climatiques et biotiques susceptibles d'influencer leur abondance. Ce projet a permis d'obtenir une description plus formelle de la variabilité interannuelle de l'abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges avec des données jusqu'à ce jour inexistantes. La plupart des études sur le contrôle ascendant et descendant des premiers stades de vie du crabe des neiges ont utilisé des données d'abondance composées seulement de crabes adultes ou des indices de la pêche qui ne vise que les plus grands mâles adultes (8-12 ans post-établissement), ce qui peut

introduire beaucoup d'incertitude dans l'identification du stade de vie affecté (œuf, larve ou juvénile benthique). Ce projet a aussi permis d'explorer les facteurs climatiques et biotiques qui peuvent influencer l'abondance du crabe des neiges durant ses premières années de vie benthique et d'élucider le rôle du contrôle ascendant et descendant des premiers stades benthiques. Ce chapitre est publié dans la revue scientifique *ICES Journal of Marine Science* (Émond *et al.*, 2015).

Le deuxième chapitre, qui répond à l'objectif 2, vise à (1) documenter la variabilité interannuelle et les tendances à plus long terme de la phénologie et de l'abondance larvaire du crabe des neiges, des crabes araignées et du crabe commun, et à (2) examiner les effets de plusieurs facteurs climatiques et biotiques susceptibles d'influencer la phénologie et l'abondance larvaire de ces espèces. Ce chapitre contribue à une meilleure compréhension des impacts potentiels des changements climatiques sur la phénologie des larves d'invertébrés marins. En effet, peu d'études ont exploré les effets des changements climatiques sur la phénologie larvaire des organismes marins (Moore *et al.*, 2011; Appelqvist et Havenhand, 2016). Il permet également de mettre en évidence que les réponses des espèces considérées face aux changements climatiques varient selon leur niveau de sensibilité et de tolérance au réchauffement. Ce deuxième chapitre est un manuscrit préparé pour la revue *Fisheries Oceanography*.

Le troisième chapitre répond à l'objectif 3 qui a pour but d'évaluer l'influence du cannibalisme et de la variabilité environnementale sur la dynamique cyclique des populations du crabe des neiges. Pour ce faire, nous avons développé un modèle de population structuré par stade (instar) dans lequel nous avons incorporé les interactions cannibalistiques possibles entre les différents stades et la stochasticité environnementale sur le recrutement. De par son approche originale, ce chapitre contribue à une meilleure compréhension du rôle relatif des processus densité-

dépendants (c.-à-d., cannibalisme) et densité-indépendants (c.-à-d., stochasticité environnementale) dans les cycles de population. Il permet également de mettre en évidence l'importance des processus densité-dépendants tels que le cannibalisme dans la dynamique de population du crabe des neiges. Ce troisième chapitre est un manuscrit en préparation pour la revue scientifique *Ecological Modelling*.

CHAPITRE I

TOP-DOWN VS. BOTTOM-UP DRIVERS OF RECRUITMENT IN A KEY MARINE INVERTEBRATE: INVESTIGATING EARLY LIFE STAGES OF SNOW CRAB

Kim Émond^{1,2}, Bernard Sainte-Marie², Peter S. Galbraith², and Joël Bêty¹

¹Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, G5L 3A1, Rimouski, Québec, Canada

²Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 Route de la Mer, G5H 3Z4, Mont-Joli, Québec, Canada

Manuscrit publié dans la revue scientifique *ICES Journal of Marine Science* (Vol. 72, n° 5, pages 1336-1348).

Contribution des auteurs (initiales) :

Récolte des données : BSM, PSG

Analyse des données : KÉ

Interprétation des résultats : KÉ, BSM, JB

Rédaction du manuscrit : KÉ

Commentaires et correction du manuscrit : KÉ, BSM, PSG, JB

Financement : KÉ, BSM

1.1 Résumé

Les débarquements commerciaux de crabes des neiges montrent des fluctuations de grande amplitude qui seraient liées à une forte variabilité du recrutement, mais les causes de cette variabilité sont toujours débattues. Les processus de contrôle ascendant associés à la variabilité climatique peuvent fortement affecter la croissance et la survie durant les premières années de vie, alors que les effets descendants de la prédation peuvent être une source de mortalité majeure chez les juvéniles. De plus, les processus intrinsèques dépendants de la densité, qui ont reçu beaucoup moins d'attention, pourraient être responsables des cycles observés dans le recrutement. Cette étude a exploré comment le climat, la production larvaire, le cannibalisme entre cohortes et la prédation par les poissons de fond ont pu affecter le recrutement des premiers stades benthiques du crabe des neiges dans le nord-ouest du golfe du Saint-Laurent (est du Canada) sur une période de 23 ans. L'abondance des premiers stades juvéniles (2,5-22,9 mm LC), qui représente les trois premières années de vie benthique, provient d'un relevé au chalut de fond et a été utilisée pour déterminer la force des cohortes d'âge 0^+ à 2^+ . Les analyses ont révélé un patron cyclique dans l'abondance des crabes d'âge 0^+ qui pourrait résulter du phénomène de résonance de cohorte. Ce patron était constitué de trois pics de recrutement, mais a été réduit à deux pics à l'âge 2^+ , alors que la variabilité interannuelle de la force des cohortes a diminué. Cette reconfiguration du patron de recrutement de l'âge 0^+ à 2^+ a été dictée principalement par les effets de la température de l'eau sur le fond et du cannibalisme entre cohortes. Ces facteurs ont progressivement annulé les effets de la production larvaire et la température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire qui expliquait les variations d'abondance des crabes d'âge 0^+ . Les résultats suggèrent fortement que les processus de contrôle ascendant et dépendants de la densité prévalent sur les processus de contrôle descendant pour établir les tendances à long

terme et les oscillations à plus court terme du recrutement des premiers stades benthiques du crabe des neiges.

Mots-clés : crabe des neiges, dynamique de population, recrutement, climat, production larvaire, cannibalisme, prédation

1.2 Abstract

Many snow crab fisheries have fluctuated widely over time in a quasi-cyclic way due to highly variable recruitment. The causes of this variability are still debated. Bottom-up processes related to climate variability may strongly affect growth and survival during early life, whereas top-down predator effects may be a major source of juvenile mortality. Moreover, intrinsic density-dependent processes, which have received much less attention, are hypothetically responsible for the cycles in recruitment. This study explored how climate, larval production, intercohort cannibalism and groundfish predation may have affected recruitment of early juvenile snow crab in the northwest Gulf of St. Lawrence (eastern Canada) over a period of 23 years. Abundance of early juvenile snow crabs (2.5–22.9 mm in carapace width), representing the first three years of benthic life, came from an annual trawl survey and was used to determine cohort strength. Analyses revealed a cyclic pattern in abundance of 0^+ crabs that may arise from cohort resonant effects. This pattern consisted of three recruitment pulses but was reduced to two pulses by age 2^+ , while the interannual variability of cohort strength was dampened. This reconfiguration of the earliest recruitment pattern was dictated primarily by bottom water temperature and cannibalism, which progressively overruled the pre-settlement factors of larval production and surface water temperature that best explained abundance of 0^+ crabs. The results strongly suggest that bottom-up and density-dependent processes prevail over top-down control in setting the long-term trends and higher-frequency oscillations of snow crab early recruitment patterns.

Keywords: snow crab, population dynamics, recruitment, climate, larval production, cannibalism, groundfish predation

1.3 Introduction

Recruitment of many marine species is a complex process, being the culmination of a sequence of pre- and post-settlement events during which a diverse set of environmental factors operate and interact at different spatial and temporal scales (Pineda *et al.*, 2009). The factors determining the strength of recruitment may be classified as either bottom-up (Beaugrand *et al.*, 2003) or top-down (Köster and Möllmann, 2000). Both types of factors are influential in the marine environment, yet top-down effects appear to be very strong in some ecosystems where the removal of apex predators has led to a major restructuring of the community and food web (e.g. Frank *et al.*, 2005; Halpern *et al.*, 2006). Nevertheless, debate about the relative importance of top-down versus bottom-up controls in marine ecosystems continues. Early life stages are especially sensitive to bottom-up effects (e.g. Koeller *et al.*, 2009). Predation may also be one of the most significant sources of mortality for these small life stages (Houde, 2008), suggesting that top-down effects are likely to act soon in life history (Munch *et al.*, 2005). Thus, direct knowledge of population dynamics during the early life period is paramount to understanding recruitment; however, the early life stages of many marine species either are not sampled or, the case arising, are sampled often inefficiently due to their small size and patchy distribution (Hunt and Scheibling, 1997; Gallego *et al.*, 2012).

The snow crab (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius; Majoidea, Oregoniidae) has been a centerpiece of debate on bottom-up versus top-down controls in northern hemisphere cold marine environments (Mueter *et al.*, 2012). This species is a large and abundant invertebrate predator, a key structurer of coastal marine benthic communities (Quijón and Snelgrove, 2005a, 2005b), and a major fishery resource of the north Atlantic and north Pacific (FAO, 2017). Snow crab fisheries have fluctuated greatly over time due to highly variable recruitment (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Caddy *et al.*, 2005; Zheng

and Kruse, 2006). Abundance surveys, mostly of intermediate and late life history stages, indicate that snow crab populations are characterized by groups of strong and weak cohorts that are apparently fixed in early life and alternate in a quasi-cyclic manner (e.g. Caddy *et al.*, 2005; Ernst *et al.*, 2012). This strongly suggests that egg (larval) production, settlement intensity and/or survival of early benthic stages are highly variable among years (Conan *et al.*, 1996; Sainte-Marie *et al.*, 1996). Snow crab is a cold-stenothermic species (Foyle *et al.*, 1989; Dionne *et al.*, 2003) and bottom-up processes related to climate variability may strongly influence the survival of early life stages. Predation by cod (*Gadus* spp.), the main vertebrate predator of snow crabs, may also be a major source of juvenile mortality (Orensanz *et al.*, 2004; Chabot *et al.*, 2008; Burgos *et al.*, 2013).

Although multiple explanations for snow crab recruitment variability have been proposed, its causes remain uncertain. Previous studies that investigated snow crab recruitment variability were based on data aggregated over vast spatial domains, such that important processes operating at smaller spatial scales may be obscured (Windle *et al.*, 2012; Burgos *et al.*, 2013). Furthermore, the recruitment index was most commonly the catch per unit effort of commercial fisheries that target large males at post-settlement ages of about 9–13 years (Sainte-Marie *et al.*, 1995), and so the supporting correlative analyses invoked multiyear (up to 12 years) time lags (e.g. Boudreau *et al.*, 2011) that can potentially mask the effects of the earliest pre- and post-settlement processes and produce spurious correlations. In the remaining cases, the recruitment index was based on intermediate pre-fishery stages (4-5 years post-settlement age) whose abundance was modeled or obtained from surveys (e.g. Marcello *et al.*, 2012; Szuwalski and Punt, 2013).

Rather opposing views affirming the primacy of bottom-up or top-down control of snow crab recruitment emerged from these studies. On one hand, some authors

concluded that snow crab recruitment at various sizes/ages is primarily related to the extent of sea ice cover prior to the larval phase and to water temperature during early benthic life, and found no evidence of regulation by groundfish predation (Somerton, 1982a; Dawe *et al.*, 2008; Marcello *et al.*, 2012). On the other hand, Frank *et al.* (2005) associated the increased abundance of legal-size snow crab (i.e. males ≥ 95 mm carapace width) on the eastern Scotian Shelf (Nova Scotia, Canada) in the early 1990s with the decline of groundfish biomass and inferred a top-down control through cod predation on snow crab fishery recruits. More generally across eastern Canada, Boudreau *et al.* (2011) provided evidence that abundance of legal-size snow crab was mainly influenced by water temperature during early benthic life and by cod predation 0-5 years prior to fishery recruitment. However, the inference that cod prey extensively and intensively on snow crab late life history stages is inconsistent with factual evidence showing that snow crabs are most susceptible to cod predation during the first four years of benthic life and that large snow crabs are rarely eaten by cod (Chabot *et al.*, 2008; Burgos *et al.*, 2013).

Recruitment variability in snow crab may also occur as a result of intrinsic density-dependent processes (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Caddy *et al.*, 2005). For one, snow crab is highly cannibalistic (Sainte-Marie and Lafrance, 2002; Squires and Dawe, 2003; Kolts *et al.*, 2013) and predation on early benthic stages by older conspecifics is potentially a major source of post-settlement mortality (Lovrich and Sainte-Marie, 1997; Sainte-Marie and Lafrance, 2002). For another, the documented high and autocorrelated interannual variability of snow crab female spawning biomass (Ernst *et al.*, 2012) and egg production (Drouineau *et al.*, 2013) may contribute to year-class strength at settlement, and stage population episodes of high and low cannibalism intensity which operate in the first few post-settlement years (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Lovrich and Sainte-Marie, 1997). Yet, to date, none of the studies examining recruitment variability of snow crab has formally tested both the effects of intercohort

cannibalism and spawning biomass, although Caddy *et al.* (2005) suggested that density-dependent effects were preponderant over groundfish predation and temperature in determining snow crab fishery recruitment patterns.

The goal of this study was to investigate bottom-up, top-down and density-dependent effects on recruitment of snow crab early benthic stages. We documented the annual abundance of the first three age-classes of snow crab in a long-term (1990-2012) survey in the northwest Gulf of St. Lawrence (GSL), eastern Canada. We then investigated the relative influence of a set of abiotic and biotic factors that are most likely to act on these early life history stages and shape snow crab recruitment patterns. We examined the effects of regional climate variability (sea ice cover, surface and bottom water temperature), larval production, intercohort cannibalism, and groundfish predation during the settlement year of each life history stage. We also investigated the cumulative effects of bottom water temperature, cannibalism and groundfish predation over time spent on the bottom.

1.4 Material and methods

1.4.1 Study species

The snow crab is a cryophilic species that is widely distributed in cold coastal or bathyal waters of the northern hemisphere (Alvsvåg *et al.*, 2009; FAO, 2017). In eastern Canada, the egg incubation period is determined by water temperature and lasts one year at $> 0.75-1^{\circ}\text{C}$ or two years at $< 0.75-1^{\circ}\text{C}$ (Sainte-Marie *et al.*, 2008; Kuhn and Choi, 2011). Depending on geographic location and temperature, larvae emerge between April and June and spend about 3-5 months in the plankton, passing through two zoea stages and one megalops stage (Davidson and Chin, 1991; Lovrich *et al.*, 1995). Compared with other marine benthic invertebrates, the snow crab planktonic phase is long and potentially allows for broad dispersal of larvae by

surface currents. Snow crab in Atlantic Canada shows no significant genetic spatial structure, suggesting gene flow between populations via the planktonic phase (Puebla *et al.*, 2008).

In the north GSL, snow crab transition from the plankton to the benthos annually from August to October when larvae settle and metamorphose into the first benthic stage (i.e. instar I; Lovrich *et al.*, 1995; Conan *et al.*, 1996). The narrow temperature and substrate preferenda of settling or recently settled snow crabs lead to their concentration into spatially-limited nursery areas for the first few years of benthic life (Lovrich *et al.*, 1995; Dionne *et al.*, 2003). Instars I-V are not equally abundant year-round because their intermoult period is approximately six months (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Comeau *et al.*, 1998). Snow crab benthic life stages are separated into an immature or juvenile phase (before onset of physiological maturity), a transitional male adolescent and female prepubescent phase during which testes and vasa deferentia become functional or ovaries are developing, and the fully mature adult phase (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). Herein, the juvenile and transitional phases are collectively called subadults. Juvenile snow crab growth per moult is considered to be conservative and largely independent of temperature because size-at-instar appears to be similar across occupied geographic ranges (e.g. Comeau *et al.*, 1998; Orensanz *et al.*, 2007). The duration of intermoult in early benthic and later life history stages, however, may vary among geographic locations or years because it is inversely related to temperature (Dawe *et al.*, 2012b; B. Sainte-Marie, unpublished data). Snow crabs moult at most once a year from instar VI and up, until they undergo the terminal moult to adulthood (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Comeau *et al.*, 1998).

1.4.2 Field sampling

Snow crab abundance indices were estimated from the annual beam trawl survey conducted by the Department of Fisheries and Oceans in Baie Sainte-Marguerite (Figure 1.1), a ~400 km² bay located in the northwest GSL. In April-May of each year since 1989, snow crabs were collected with a 3-m wide beam trawl fitted with 15-mm mesh netting in the codend from at least three randomly selected sites in each of three depth strata: 4 to 20 m, 20 to 80 m and 80 to 140 m. Early benthic instars were uncommon deeper than 140 m (Dionne *et al.*, 2003). Tows lasted on average 10 min (3-36 min) at a mean speed of 2.4 knots (2.0-2.9 knots) and start-end positions were recorded with GPS or other means to determine the surface area sampled by the trawl.

Trawl contents were sorted on board ship and snow crabs were identified. Snow crab sex was determined from abdomen shape (triangular in males, oval to rounded in females), except for crabs < 6-7 mm carapace width (CW), which could not be differentiated visually. Carapace width was measured to the nearest 0.01 mm using a vernier calliper. Shell condition was rated 1 (clean-soft), 2 (clean-hard), 3 (intermediate), 4 (dirty-hard) or 5 (dirty-soft) following criteria in Sainte-Marie *et al.* (1995). These categories reflect gradual changes in the exoskeleton with time elapsed since the last moult (Fonseca *et al.*, 2008). The height of the right chela excluding spines was measured to the nearest 0.01 mm on all males > 35 mm CW. These males were then classified as adolescent (relatively small chelae) or adult (relatively large chelae) using the site-specific discriminant function of chela height on CW from Sainte-Marie and Hazel (1992). Females were categorized visually as subadult (narrow, oval abdomen) or adult (broad, rounded abdomen). Adult females were further classified on the basis of their appearance as primiparous (first brood: shell condition 1-2, no mating scars) or multiparous (second or subsequent brood: shell

condition 3–5, mating scars; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). In Baie Sainte-Marguerite, however, most females have a biennial reproductive cycle (Sainte-Marie, 1993) and at the time of the survey primiparous females starting their second year of brooding or preparing to release their larvae could not be consistently distinguished from young multiparous females because of similar shell condition (Drouineau *et al.*, 2013).

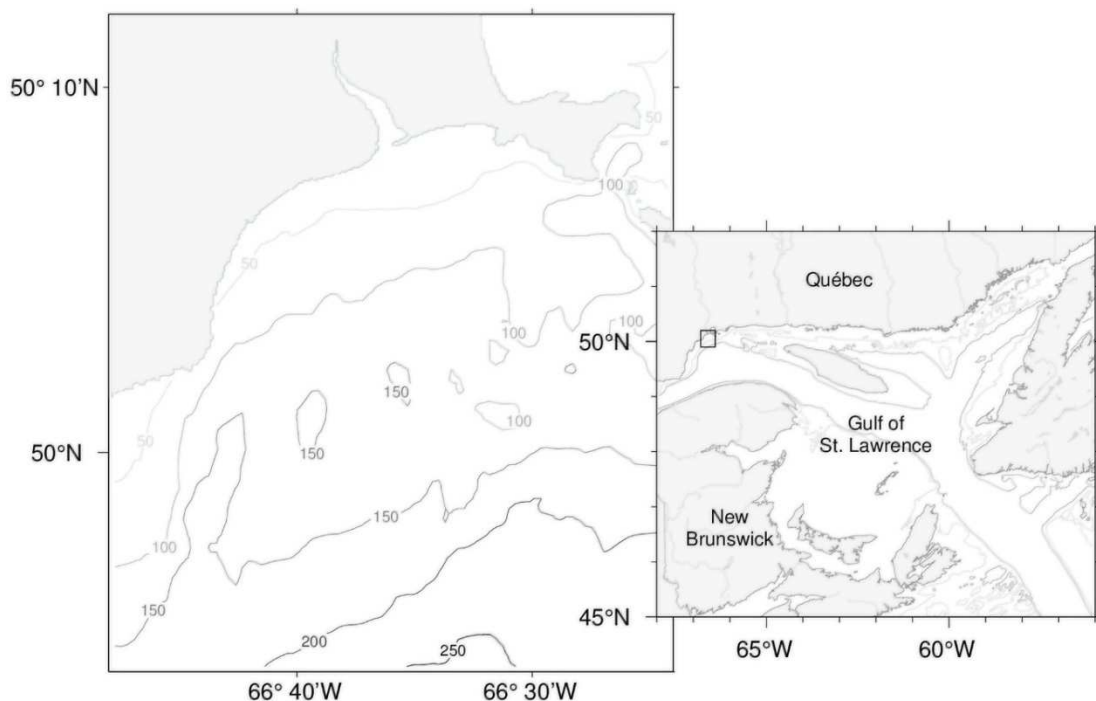


Figure 1.1 Map of the Gulf of St. Lawrence (right) with box indicating Baie Sainte-Marguerite, enlarged at left.

To assess escapement of early benthic stages, in 2001 the trawl net was separated lengthwise into two equal sections, one lined with the regular (15-mm) mesh and the other with a 5-mm mesh. On average (45 tows), the number of snow crabs retained by the regular mesh relative to the 5-mm mesh was about 30% at 3 mm mean CW (instar I), 55% at 5 mm mean CW (instar II), 83% at 7 mm mean CW (instar III), and

almost 100% at 10 mm mean CW (instar IV). Therefore, snow crabs were considered to be fully selected by the regular mesh at a CW of > 10 mm. Although abundance of instars I-IV was certainly underestimated due to trawl selectivity and some difficulty of detecting instars I-III when sorting trawl contents, we assume that trawl capture and sorting efficiency were constant after the survey start-up year (see Data analyses) so that the recorded numbers of instars I-IV are a reliable relative index of their actual abundance.

1.4.3 Snow crab demographics

Bay-wide abundances of snow crabs were estimated by sex, maturity (subadult or adult) and $0.02 \log_{10}$ CW size classes. First, crab numbers in each tow were standardized to a constant surface area (number of crabs per km²) based on the area swept by the trawl. Crab densities from all tows within each depth stratum were then averaged and expanded to depth stratum area. Bay-wide abundances were obtained by summing the abundance estimates from each depth stratum. Because the sex ratio of early benthic stages is close to 1:1 (Brêthes *et al.*, 1987; this study; Lovrich *et al.*, 1995), the sexually non-differentiated crabs were equally distributed between males and females. Abundance indices in 2001 were calculated only for crabs captured in the trawl-half rigged with the regular mesh net and then doubled to be equivalent to the usual sampling method.

We examined the aggregated \log_{10} CW-abundance distributions of all sampling years (1989-2012, Figure 1.2) for female and male snow crabs to make sure that modes in the distributions, each interpreted to be an instar, were distinct. Logarithmic transformation of CW had the advantage of making modes more prominent and stabilizing variance about the mean. We also generated annual \log_{10} CW-abundance distributions by sex to estimate yearly abundances of female and male instars I-VI

(first three years of benthic life). In most years, the lower and upper CW boundary values for each instar in CW-abundance distributions were clear and delimited visually, and the total abundance within these boundaries was calculated. In some years, however, the mode representing instar VI was less conspicuous and abundance could not be estimated by visual assessment alone. To address this issue, we used the NORMSEP method in FiSAT II software (version 1.2.2, Gayanilo *et al.*, 2005) to estimate the mean and standard deviation (sd) of the normal distribution of instar VI mode from the aggregated CW-abundance distribution (Figure 1.2) and then calculated its 99% confidence interval. This CW interval was used to measure abundance of instar VI only in years when its mode in annual CW-abundance distributions was not clearly discernible. The lower confidence limit of instar VI mode was adjusted upward to avoid double counting when it overlapped with the upper CW boundary value of instar V. During the April-May period of the survey, snow crabs belonging to instars I, III and V may be preparing to or undergoing moult to the next instar, and crabs in instars II, IV and VI may have recently moulted from the previous instar (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). We therefore calculated annual cohort abundances by summing for each survey year (y) the abundance indices of instars I and II for cohort 1 (age 0^+ , settlement in $y-1$), instars III and IV for cohort 2 (age 1^+ , settlement in $y-2$), and instars V and VI for cohort 3 (age 2^+ , settlement in $y-3$).

1.4.4 Climate variables

Three regional climate variables were considered in this study: ice maximum volume and water temperature at surface and bottom. All variables were estimated for the northwest GSL (region 2, Figure 2 in Galbraith *et al.*, 2012a) for the period 1986-2011, with 1986 corresponding to year of hatch and settlement of cohort 3 surveyed in 1989. The maximum observed ice volume (km^3) during each winter was estimated

from digitized charts of ice cover and development stage obtained from the Canadian Ice Service, for which standard ice thicknesses are attributed to each ice development stage. While ice volume is strongly correlated to ice cover area, volume is used here as it circumvents the issue of the occasional complete but temporary ice cover by newly formed thin ice.

Surface water temperature was calculated using National Oceanic and Atmospheric Administration Advanced Very High Resolution Radiometer satellite images, available at 1 km resolution from the Maurice Lamontagne Institute remote sensing laboratory. Surface temperatures are representative of the surface mixed layer in which snow crabs spend their zoeal life (Conan *et al.*, 1996; P. Ouellet, Maurice Lamontagne Institute, and B. Sainte-Marie, unpublished data). Regional average surface temperatures were calculated for the months of June, July and August, the main period of snow crab larval development in the northwest GSL. June is a warming period with a 1986-2011 climatological mean temperature of 9.2°C (1.0°C sd) while July and August climatological means are closer to the maximum of the annual cycle at 13.3°C (1.0°C sd) and 13.6°C (0.9°C sd), respectively (Galbraith *et al.*, 2012a).

We estimated bottom water temperature from the Department of Fisheries and Oceans CTD data collected at a depth of 100 m, where most crabs settle and spend about 2-3 years before migrating to shallower waters (Dionne *et al.*, 2003). Bottom temperature is presented as an annual mean of all monthly means from May to November (no recordings in most other months). The climatological cycle of the water temperature at 100 m depth shows a minimum occurring in May followed by warming until at least November (Galbraith *et al.*, 2012a). Therefore, the annual May-November mean was computed using data from all available months and was then adjusted to represent August conditions using a climatological warming rate of

0.1°C per month to avoid biases that could occur in years when temperature data were sampled earlier or later in the season.

1.4.5 Biotic variables

To test the effect of snow crab female spawner abundance on recruitment, we used a proxy of larval production. Adult females recorded as primiparous during the survey were not included in the estimation of this variable as they do not contribute to larval production in the survey year, so we considered only females recorded as multiparous (thus including primiparous females releasing larvae in the survey year). Using the linear regression of fecundity (i.e. number of eggs per brood) on CW estimated by Sainte-Marie (1993) for multiparous females in Baie Sainte-Marguerite ($\log_{10} \text{ fecundity} = 2.616 \log_{10} \text{ CW} + 0.062$), we calculated potential fecundity for each multiparous female size class at the midpoint of the size class and multiplied the fecundity estimate by the corresponding multiparous female abundance index to obtain total fecundity by size class. The proxy of larval production was obtained by summing total fecundity estimates for all size classes and halving the sum to reflect the biennial reproductive cycle (Sainte-Marie, 1993). Although larvae from other populations undoubtedly contribute to snow crab recruitment in Baie Sainte-Marguerite, our proxy likely provided a reasonable estimate of relative larval abundance because female spawner abundance was positively correlated between our study site and neighbouring GSL localities (data not shown).

To explore the effects of intercohort cannibalism on cohort 1, we calculated abundances of subadult and adult crabs belonging to instars VIII and IX (respectively about 40 and 50 mm mean CW and 4.3 and 5.7 years of post-settlement age; Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998) for the 1989-2012 period. Cannibalism in snow crab is size-selective and instars VIII and IX are the

most potent predators of instar I crabs (see Figure 6 in Lovrich and Sainte-Marie, 1997). Cannibal abundance indices were calculated in the same way as for instars I-VI, using CW boundary values (99% confidence interval) from the aggregate CW-abundance distribution. An annual index that reflects the potential intensity of cannibalism on cohort 1 was obtained by summing the abundance estimates of instars VIII and IX each year. We also derived an index of potential cannibalism on each of cohorts 2 and 3 by calculating the annual abundance of instars IX and X and of instars X and XI, respectively, in reflection of the fact that the size of the most potent predators increases with increasing prey size (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich and Sainte-Marie, 1997). Abundance indices of instars X-XI were estimated using mean CW at instar obtained from the Hiatt growth model for adolescent and adult males reported in Sainte-Marie *et al.* (1995).

We also investigated top-down effects by examining the relationship between groundfish predators and abundance of cohorts 1-3. A broad size range of cod and skates (about 20 to 90 cm length) have been identified as important predators of juvenile snow crab (Robichaud *et al.*, 1991; Chabot *et al.*, 2008). We obtained annual biomass of Atlantic cod (*Gadus morhua*), smooth skate (*Malacoraja senta*) and thorny skate (*Amblyraja radiata*) from the Department of Fisheries and Oceans multispecies survey that has been conducted in the GSL in August of each year since 1990 (Bourdages *et al.*, 2010). Biomass estimates were derived from sampling stations located only in the northwest GSL. Cod and skate biomasses were summed each year to obtain an annual groundfish predator biomass index.

1.4.6 Data analyses

Abundance estimates of cohorts 1-3 for 1989 were very low, likely because sampling, sorting and identification of early benthic stages in the start-up year of the survey

were less efficient than in subsequent years, and were therefore excluded from analyses. The proxy of larval production and cannibalism indices for 1989 were nevertheless included because they were apparently well estimated. Cohort 1-3 abundance, larval production, cannibalism index and groundfish predator biomass, or derived indices (see below), were \log_{10} transformed before analyses.

We performed spectral analyses (PROC SPECTRA in SAS) to detect cyclic patterns in the smoothed abundance (moving average, mean = 3) of cohorts 1-3 and used the Bartlett's Kolmogorov-Smirnov statistic (K-S) to test the null hypothesis of no cycle. Smoothing has the advantage of making long term fluctuations stand out more clearly by reducing random noise (Ao, 2010). The modified Mann-Kendall test for autocorrelated data (mkTrend function from the fume package in R; Santander Meteorology Group, 2012) was used to detect significant temporal trends in cohort abundance and climate variables.

Correlation and then multiple regression were used to examine relationships between cohort abundance and climate and biotic variables operating: (i) from hatch to settlement time (called at-settlement effects for simplicity); and (ii) only from settlement on (called cumulated effects for simplicity). For analyses of at-settlement effects, we lagged all climate and biotic variables by 1, 2 or 3 years to coincide with the larval phase and settlement year of cohorts 1, 2 and 3, respectively (Table 1.1). For cumulated effects, we calculated new indices of bottom temperature (BT_C) and groundfish predator biomass ($PRED_C$) that were the mean of values estimated in years $y-1$ and y for cohort 1, in years $y-2$ to y for cohort 2, and in years $y-3$ to y for cohort 3. A new index for cumulated effects of cannibalism ($CANNIB_C$) was calculated as the mean of: abundance of instars VIII and IX in years $y-1$ and y for cohort 1; abundance of instars VIII and IX in years $y-2$ and $y-1$ and abundance of instars IX and X in year y for cohort 2; abundance of instars VIII and IX in years $y-3$

and $y-2$, abundance of instars IX and X in year $y-1$ and abundance of instars X and XI in year y for cohort 3 (Table 1.1).

For each cohort, Pearson correlation coefficients (r) between crab abundance and all climate and biotic variables with the *a priori* selected time lags were calculated. Because the abundance of a cohort in a given year may be related to its abundance in the previous year, the abundance of cohorts 2 and 3 was also compared to 1-year lagged abundance of cohorts 1 and 2, respectively. The correlation matrices were built for exploratory purposes only and all coefficients with p -values < 0.05 (uncorrected for multiple comparisons) were considered to reflect potentially strong associations. We ran sensitivity analyses to ensure the robustness of our results to possible changes in snow crab growth rate. Correlation analyses were repeated using cohort abundance indices composed of different combinations of instars that assumed a faster growth rate than documented by Sainte-Marie *et al.* (1995) during the cold 1991-1992 period. For example, we tested an extreme scenario that included instars I–III in cohort 1, instars IV and V in cohort 2 and instar VI in cohort 3. The resulting changes in cohort abundance did not radically change the results (not shown) as the direction and strength of the correlations remained similar for all variable pairs.

We fitted multiple linear regression models with the ordinary least squares method to cohort 1–3 abundances using all climate and biotic variables. For bottom water temperature, cannibalism and groundfish predator biomass, only the cumulated indices were used in regression. The variables that contributed most to explaining cohort 1–3 abundances were selected by Best Subsets procedure using the corrected Akaike Information Criterion. Using all possible combinations of explanatory variables is considered a reasonable approach to selecting a subset of important variables, as opposed to stepwise variable selection (Quinn and Keough, 2002). Two-way interactions between selected variables were evaluated and retained only if

statistically significant. To reduce multicollinearity, interaction terms were computed as the product of the two centred variables. The relative importance of each explanatory variable (i.e. contribution of each variable to the amount of explained variance, R^2) within each final regression model was measured with the `calc.relimp` function (metric LMG) from the `relaimpo` package in R (Grömping, 2006).

We examined scatterplots between cohort 1-3 abundances and selected climate variables to assess the nature of the relationships. When relationships appeared non-linear, climate variables were \log_{10} transformed. If linearity was not improved with a transformation, a quadratic polynomial term expressed as the square of the variable that showed a non-linear relationship with cohort abundance was added to the regression model. Climate variables were mean-centered before generating the squared term. A partial F -test was performed to determine whether adding a polynomial term significantly improved model fit (Quinn and Keough, 2002).

We used Cook's distance to detect influential observations. We tested for residual normality using Shapiro-Wilk's test and validated homoscedasticity with the studentized Breusch-Pagan test. No action was taken when residuals deviated slightly from normality because linear regression is considered fairly robust to departures from normality (Vittinghoff *et al.*, 2005). We examined multicollinearity among selected explanatory variables with the variance inflation factor and used the Durbin-Watson statistic to test for positive autocorrelation in residuals at time lags of 1-3 years. If autocorrelated, errors from the regression model were allowed to contain autocorrelation. Statistical analyses were carried out using SAS 9.3 (SAS Institute Inc., Cary, North Carolina) and R 2.15.3 (R Development Core Team, 2012).

1.5 Results

1.5.1 Snow crab demographics

The aggregated CW-abundance distribution included 96,549 snow crabs captured in Baie Sainte-Marguerite from 1989 to 2012 (Figure 1.2). Subadult crabs showed eight conspicuous modes designated instars I-VIII and one less distinct mode designated instar IX. The fading of modal structure at larger subadult sizes and in adults is the result of (i) the increasing modal variance with instar, (ii) the reduction in size differences between consecutive adult instars owing to the tendency of larger individuals within a given instar to terminally moult sooner than smaller individuals, and (iii) for adults the consequent mixing of several year-classes with different sizes at moult (Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998; Orensanz *et al.*, 2007).

Smoothed abundance of cohort 1 varied interannually by two orders of magnitude, but this extreme variability was somewhat dampened over the following two years of benthic life (Figure 1.3). Abundance of most year-classes increased from age 0⁺ to age 2⁺, as revealed by median values for cohorts 1–3 (Figure 1.3), and this most likely reflected an increase in capture and sorting efficiency of crabs from 3 to 10 mm CW. The cohorts alternated between periods of low and moderate to high abundance in a near-cyclic pattern which is best illustrated by the smoothed abundance indices. Peaks in smoothed abundance of cohort 1 occurred around 1993, 2001 and 2008. A cycle of 7.7 and 11.5 years was detected in the smoothed abundance of cohorts 1 and 3, respectively (K-S = 0.61 to 0.71, $p < 0.001$), while no cycle was found in the smoothed abundance of cohort 2. This change in cycle length reflects the reduction from three recruitment pulses in cohort 1 to only two clear pulses in cohort 3 (Figure 1.3). The three cohorts had highest abundances in the first half of the 1990s and showed a negative trend in abundance over the study period ($\tau = -0.19$ to -0.42) that was significant only for cohort 2 ($p = 0.003$).

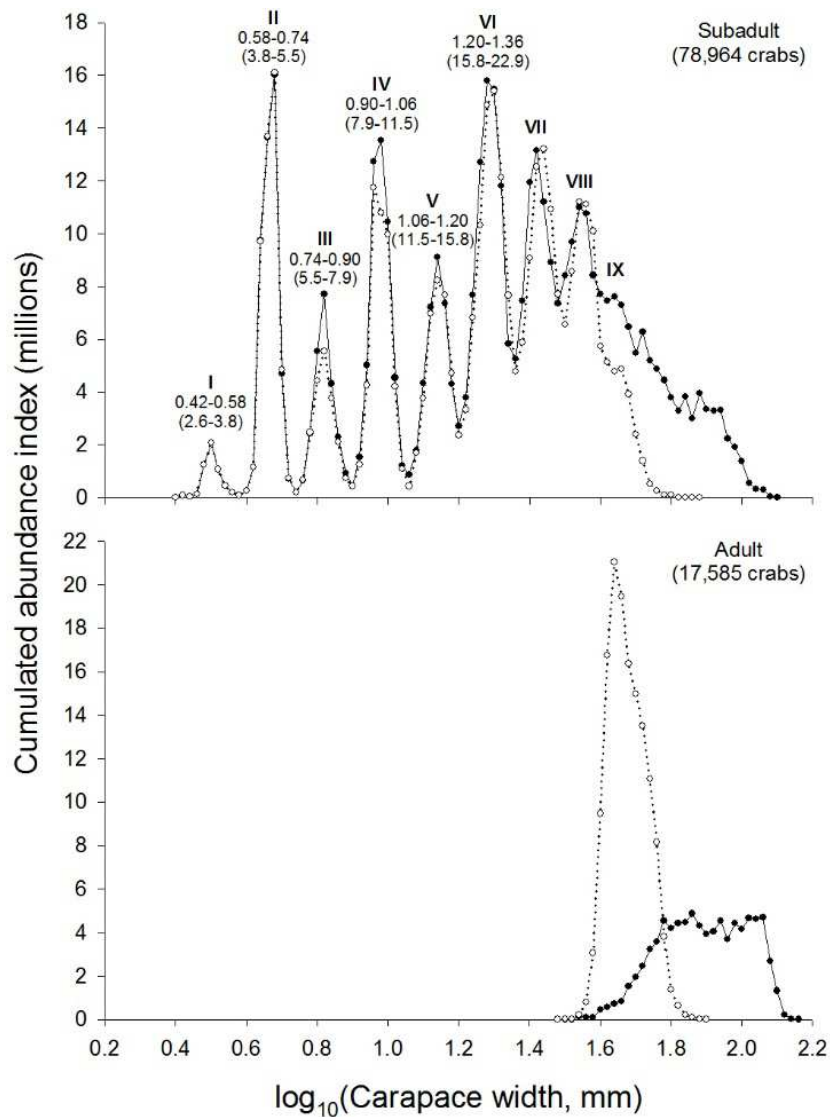


Figure 1.2 CW-abundance distribution aggregated over 24 years (1989-2012) for subadult and adult snow crabs collected annually by beam trawl in Baie Sainte-Marguerite. Males (black circles, full line) and females (white circles, dotted line) are shown separately. Roman numerals above modes represent instars. Range of \log_{10} CW and mm CW (in parentheses) for instars I-VI are also reported. Cumulated abundance of adult females exceeded that of any subadult female instar because individual adults may be represented in the same size class over several annual surveys due to cessation of growth after terminal moult; adult males do not reach similarly high levels of cumulated abundance because they achieve terminal moult over more instars (size classes) and are subject to direct and indirect fishing mortality.

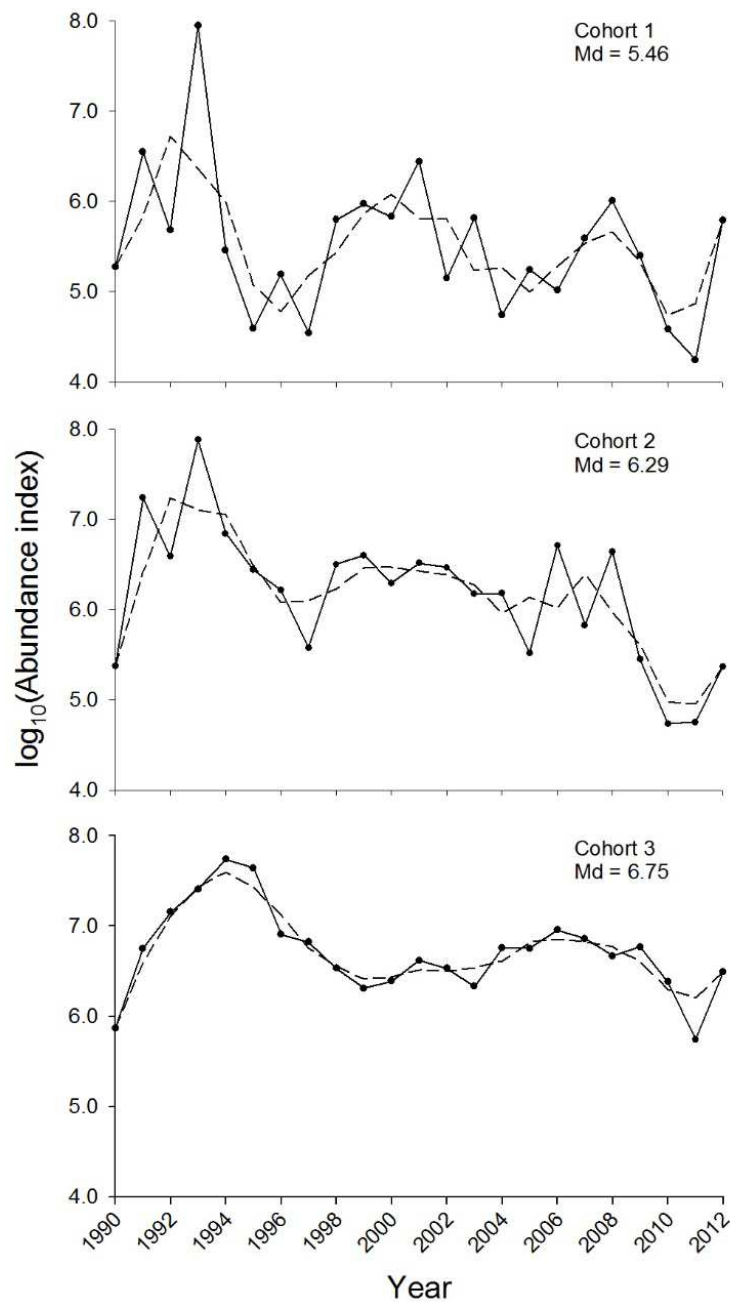


Figure 1.3 Bay-wide abundance indices of snow crab cohorts 1 (instars I and II, age 0^+), 2 (instars III and IV, age 1^+) and 3 (instars V and VI, age 2^+) in Baie Sainte-Marguerite from 1990 to 2012. Abundance indices were smoothed by taking 3-year moving averages (dashed lines). Median (Md) of \log_{10} abundance indices by cohort are reported.

1.5.2 Climate variables

The three regional climate indices varied considerably over the period 1986-2011 (Figure 1.4). Ice maximum volume reached its highest values in 1993 and 2008 (16.8-18.0 km³), and its lowest values in 2010-11 (2.1-2.2 km³). Ice volume showed a significant negative trend over the study period ($\tau = -0.37$; $p = 0.003$). Water temperatures were especially low in the early 1990s and were never as cold afterwards (Figure 1.4B), with the lowest surface and bottom temperatures occurring in 1991-1992 with mean temperatures of 10.3 and 0.2°C, respectively. Surface temperature was the warmest in 1995 (13.4°C) and bottom temperature reached its maximum in 2006 (1.7°C). Interannual variability of bottom water temperature exceeded the climatological seasonal variability (data not shown). Surface and bottom temperature both showed a significant positive trend over the study period ($\tau = 0.28-0.29$, $p < 0.023$). In fact, closer scrutiny of surface temperature revealed that the northwest GSL shifted from a cooler state prior to 1993 (1986-1992 mean: 11.0°C) to a warmer state after (1993-2011 mean: 12.4°C), consistent with the observations of Galbraith *et al.* (2012b) for the GSL as a whole.

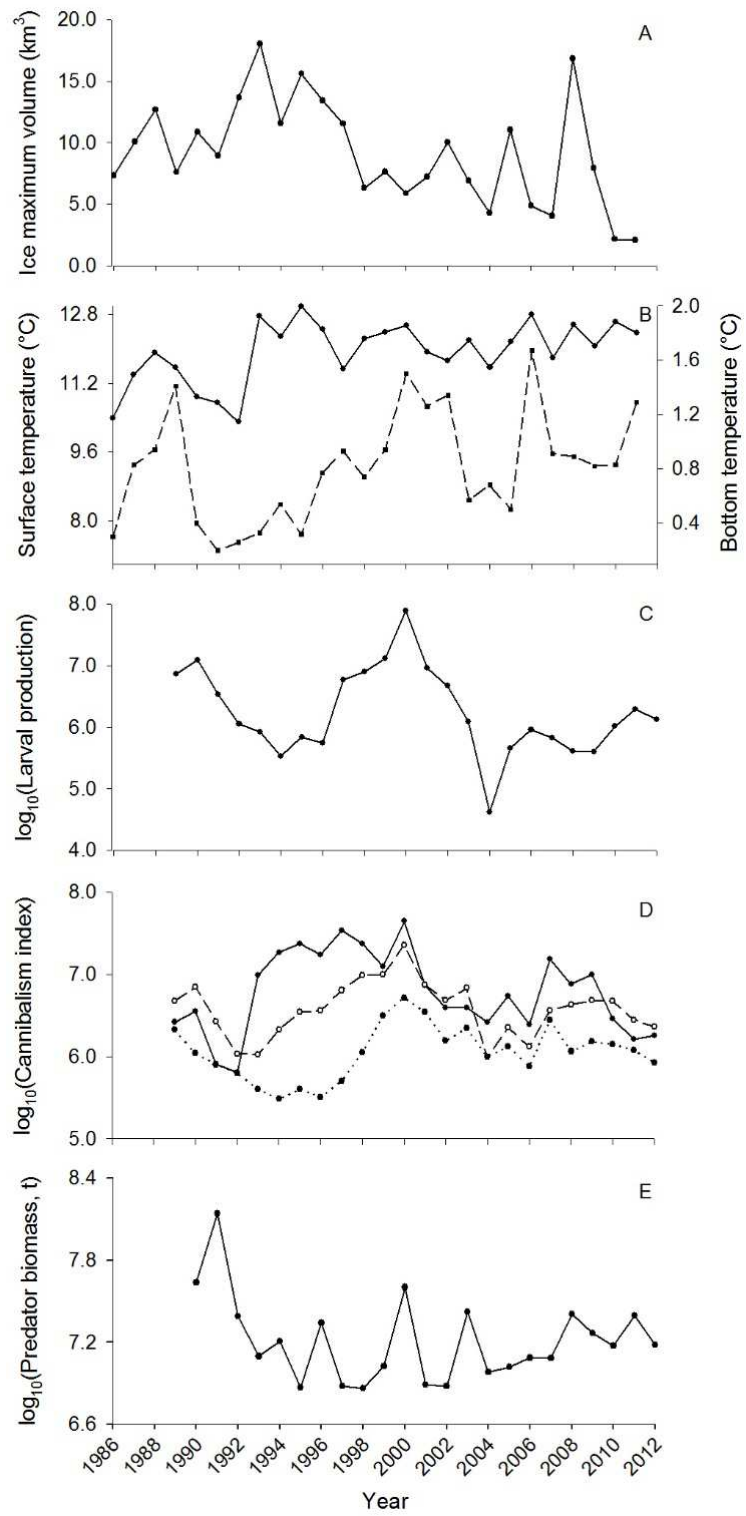


Figure 1.4 (See legend on next page).

(See figure on previous page)

Figure 1.4 Time series of climate and biotic variables used to test effects of ice maximum volume (panel A), surface water temperature (panel B, full line), bottom water temperature (panel B, dashed line), larval production (panel C), intercohort cannibalism (panel D) and groundfish predator biomass (panel E) on the abundance of snow crab early juvenile stages in Baie Sainte-Marguerite. The cumulated cannibalism index for cohort 1 (panel D, black circles and full line), cohort 2 (panel D, white circles and dashed line) and cohort 3 (panel D, black circles and dashed line) are shown separately.

1.5.3 Biotic variables

All three biotic factors were highly variable over the study period (Figure 1.4). Larval production was relatively high at the beginning of the survey and during the period 1997-2002 with a maximum reached in 2000, but remained moderately low afterwards with an exceptionally weak value in 2004. The cannibalism index for cohort 1 (i.e. instars VIII-IX as predators) alternated between low (1989-1992, 2002-2006 and 2010-2012) and moderate to high values (1993-2000 and 2007-2009). Instars VIII and IX were at least twice more abundant during 1993-2000 than during 2007-2009, which is consistent with the very high larval production and cohort 1 abundance that occurred in the early 1990s (Figures 1.3 and 1.4C). The cannibalism index for cohort 2 and cohort 3 exhibited similar oscillation over the study period but with a positive lag of about 1 and 2 years, respectively, relative to the cohort 1 cannibalism index. Groundfish predator biomass in 1991 was at least three times higher than in other years and oscillated between relatively low and moderate values thereafter.

1.5.4 Correlation and regression analyses

Changes in annual abundance were very similar between cohorts 1 and 2 ($r = 0.71$, $p < 0.001$) and similar between cohorts 2 and 3 ($r = 0.58$, $p = 0.003$). The correlation

between cohorts 1 and 2 was weakened when a 1-year lag was applied to cohort 1 ($r = 0.40$, $p = 0.064$), but applying a 1-year lag to cohort 2 improved its association with cohort 3 ($r = 0.66$, $p < 0.001$). The correlation between cohort 1 abundance lagged 2 years and cohort 3 abundance was weak ($r = 0.38$, $p = 0.093$).

Cohort abundance was positively correlated with larval production, but the association was strong only for cohort 1 and the correlation coefficient weakened progressively from cohort 1 to cohort 3 (Table 1.1). Abundance of the three cohorts was negatively correlated with surface water temperature during larval development, but was not correlated with ice volume during the winter prior to the larval phase (Table 1.1). Abundance of cohorts 1-3 was not correlated with bottom water temperature during the settlement year, but the negative correlation coefficient between abundance and cumulated bottom temperature strengthened notably with cohort age (Table 1.1). Abundance of all cohorts was negatively associated with the cannibalism index at settlement and cumulated over time, and the intensity of correlation increased with cohort age (Table 1.1). The correlations between cohort abundance and groundfish predator biomass were weak and unexpectedly positive (Table 1.1).

In regression analysis, one or more climate and biotic variables contributed to explain interannual variation in the abundance of cohorts 1-3 (Table 1.2). Cohort 1 abundance was best explained by the combination of larval production the previous year and surface water temperature during larval development (Table 1.2, Figure 1.5). Abundance of cohort 1 declined exponentially with surface water temperature even after log transformation of this climate variable, and the addition of a squared term in the final model significantly improved model fit ($F_{1,19} = 11.82$, $p = 0.003$). Surface water temperature accounted for most of the variance explained by the model (Table 1.2) and there was a significant interaction between this climate variable and

larval production ($t_{18} = 2.28$, $p = 0.035$). Examination of the interaction revealed that the negative effect of surface water temperature on cohort 1 abundance was strong when larval production was low, while surface water temperature had no effect on cohort 1 abundance when larval production was high. For cohort 2, only surface water temperature during the planktonic larval phase was selected as the variable best explaining abundance fluctuations over time (Table 1.2).

Table 1.1 Pearson correlations between \log_{10} cohort 1-3 snow crab abundance indices measured annually in Baie Sainte-Marguerite from 1990 to 2012 and all potential explanatory variables operating before or at settlement, and after settlement. Climate variables include ice maximum volume (Ice), surface water temperature (ST) and bottom water temperature (BT). Biotic variables include \log_{10} larval production (LP), \log_{10} cannibalism index (CANNIB) and \log_{10} groundfish predator biomass (PRED). All variables were lagged 1, 2 or 3 years to coincide with the larval period and settlement year of cohorts 1-3. A cumulated index of bottom temperature (BT_C), cannibalism index (CANNIB_C) and groundfish predator biomass (PRED_C) was calculated as the mean value of BT, CANNIB and PRED, respectively, over the years spent on the bottom by each cohort. Only raw p -values (unadjusted for multiple testing) are reported.

| Variable | Cohort (y) | | |
|--|-------------------|---------------------------|-----------------------------------|
| | 1 | 2 | 3 |
| <i>Effects at settlement</i> | <i>y-1</i> | <i>y-2</i> | <i>y-3</i> |
| LP | 0.424 * | 0.350 | 0.112 |
| Ice | 0.094 | -0.080 | -0.076 |
| ST | -0.593 ** | -0.437 * | -0.523 ** |
| BT | -0.036 | -0.034 | -0.371 |
| CANNIB | -0.227 | -0.355 | -0.750 *** |
| PRED | 0.189 | 0.269 | 0.437 |
| <i>Cumulated post-settlement effects</i> | $[(y-1) + y] / 2$ | $[(y-2) + (y-1) + y] / 3$ | $[(y-3) + (y-2) + (y-1) + y] / 4$ |
| BT _C | -0.139 | -0.342 | -0.698 *** |
| CANNIB _C ¹ | -0.001 | -0.138 | -0.584 ** |
| PRED _C | 0.254 | 0.293 | 0.224 |

* $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$

¹ Definition of cannibals changes with lag, see Methods.

Table 1.2 Regression models describing interannual variability of the abundance of snow crab cohorts 1-3 sampled annually in Baie Sainte-Marguerite from 1990 to 2012. R^2 values describe the proportion of variation in cohort abundance that was explained by each regression model. F statistics (and associated p -values) test the overall significance of the regression models. Relative importance decomposes the full model R^2 into contributions from each variable (ST = surface water temperature, LP = \log_{10} larval production, BT_C = \log_{10} cumulated bottom water temperature, $CANNIB_C$ = \log_{10} cumulated cannibalism index, COH2 = \log_{10} cohort 2 abundance).

| Cohort | n (year) | Selected variables | Coefficients (standard error) | Relative importance | R^2 | F (p) |
|--------|---------------|-----------------------|----------------------------------|------------------------|-------|------------------------|
| 1 | 23 | ST | -0.33 (0.17) | 0.20 | 0.72 | 11.39 (< 0.001) |
| | | ST ² | 0.51 (0.15) | 0.30 | | |
| | | LP | 0.39 (0.14) | 0.15 | | |
| | | ST x LP | 0.62 (0.27) | 0.07 | | |
| 2 | 23 | ST | -0.46 (0.21) | | 0.19 | 4.94 (0.037) |
| 3 | 23 | BT_C | -0.94 (0.35) | 0.30 | 0.82 | 28.57 (< 0.001) |
| | | $CANNIB_C$ | -0.41 (0.15) | 0.18 | | |
| | | COH2 | 0.29 (0.06) | 0.34 | | |

The interannual variation in cohort 3 abundance was best explained by changes in cumulated bottom water temperature (log-transformed) and the cumulated cannibalism index, as well as cohort 2 abundance in the previous year (Table 1.2, Figure 1.6). Among these three variables, cumulated bottom temperature contributed most to the large amount of variation (82%) explained by the model. Dropping only cohort 2 abundance still resulted in a satisfactory model with 61% of variance explained. However, when only temperature and cohort 2 were considered, there remained a strong quasi-cyclic pattern in the model residuals that was not apparent in the full model with cannibalism included (Figure 1.6C).

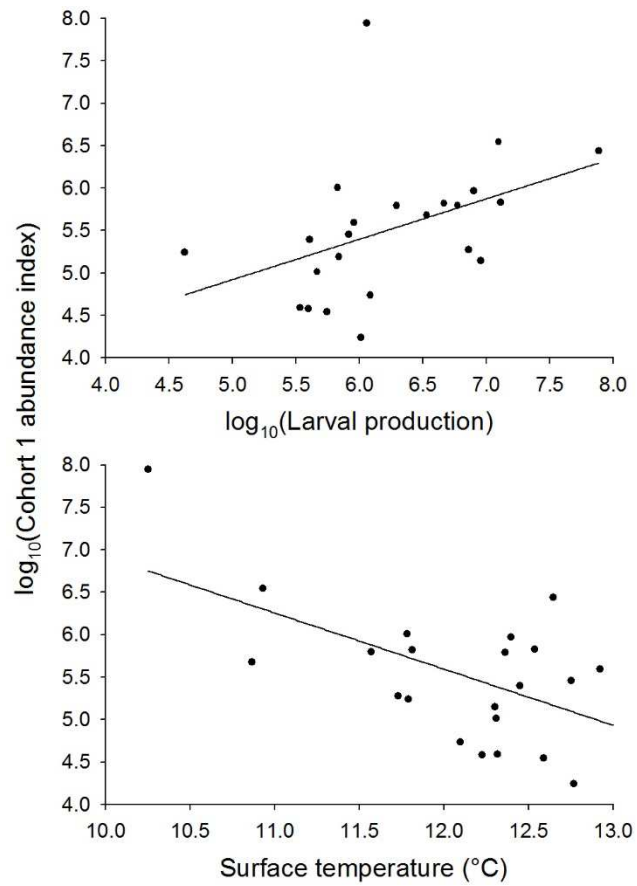


Figure 1.5 Relationship between larval production and cohort 1 abundance (upper panel) and between surface water temperature and cohort 1 abundance (lower panel). Larval production and surface temperature were lagged 1 year to coincide with the larval period of cohort 1.

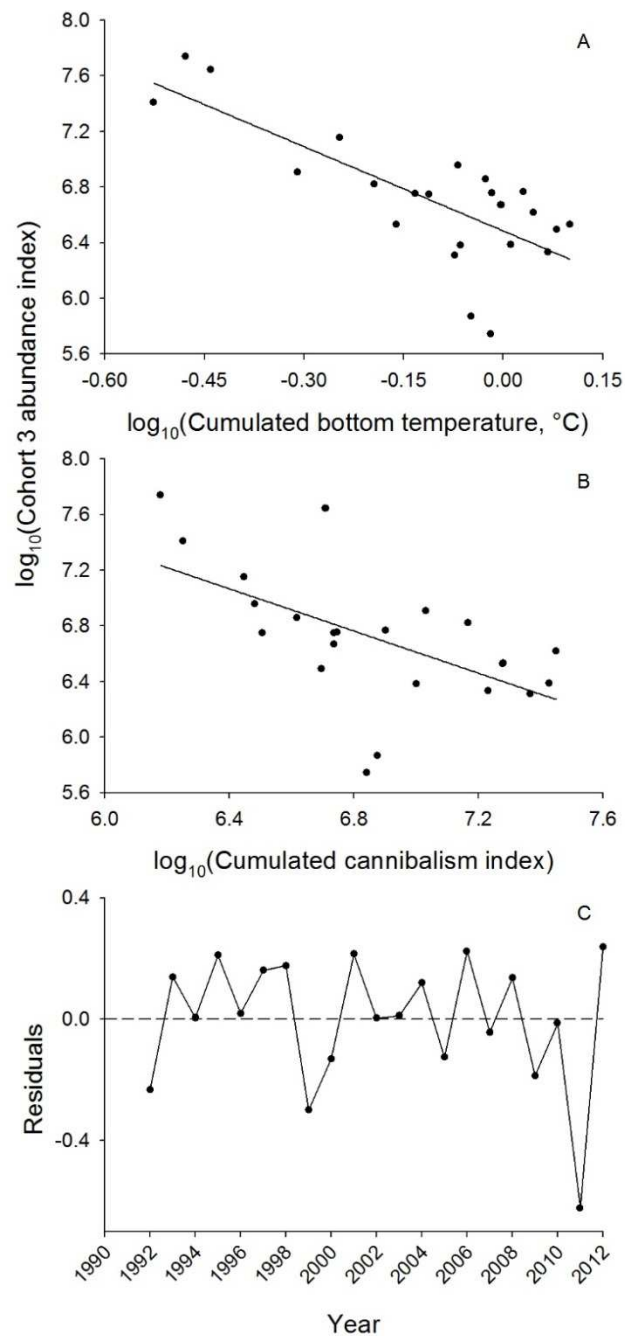


Figure 1.6 (Panel A) Relationship between cumulated bottom water temperature and cohort 3 abundance. (Panel B) Relationship between cumulated cannibalism index and cohort 3 abundance. Bottom temperature and cannibalism index were averaged over the years spent on the bottom by cohort 3. (Panel C) Residuals of cohort 3 final regression model.

1.6 Discussion

This study investigated the factors controlling recruitment of the earliest benthic stages of snow crab (cohorts 1 to 3, representing age classes 0^+ to 2^+) at a spatial scale relevant to population-level processes. The interannual variability in abundance of these early juveniles was chronicled for the first time, which allowed us in subsequent analyses to invoke only short time lags (maximum 3 years) when exploring at-settlement and cumulated effects of climate and biotic factors on cohort abundance. Bottom-up and density-dependent factors apparently determined abundance of early juvenile snow crab and explained both cyclicity and longer-term trends in recruitment. The initial pattern of recruitment (age 0^+) was shaped largely by pre-settlement factors, whereas the pattern of recruitment at age 2^+ was partly decoupled and reconfigured from the initial pattern by the cumulative effects of post-settlement factors.

There was no evidence of a top-down control on early juvenile snow crab. This finding agrees with Chabot *et al.* (2008), who suspected the effect of cod predation on snow crab abundance to be low in the GSL, and with very recent studies concluding that abundance of snow crab is not under top-down control in the northeast Pacific and northwest Atlantic (Dawe *et al.*, 2012a; Marcello *et al.*, 2012; Windle *et al.*, 2012). Although these studies were conducted at a time when cod populations were at low levels, especially in the northwest Atlantic, the vast increase in spatial distribution and abundance of snow crab in the Barents Sea in face of the largest cod stock in the world (ICES, 2011; Jørgensen and Spiridonov, 2013) strongly suggests that cod predation is not a major regulatory factor of snow crab populations except perhaps when or where environmental conditions are unfavourable to crab (Orensanz *et al.*, 2004; Burgos *et al.*, 2013). In particular, groundfish predation cannot explain the cyclic fluctuations of snow crab abundance during this study, which furthermore

existed even when cod was abundant (Sainte-Marie *et al.*, 1996). It is more likely that groundfish (cod) predation occurs mainly when snow crab are abundant relative to cod's preferred prey (Waiwood and Elner, 1982; Marcello *et al.*, 2012), such that it has a dampening effect on some prominent snow crab year-classes but does not contribute strongly to structure cohorts (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Chabot *et al.*, 2008).

Snow crab and northern shrimp (*Pandalus borealis*) are key ecological components and fishery resources of boreal and subarctic coastal marine environments (Dawe *et al.*, 2012a), and have been considered by some authors to respond similarly to environmental forcings (Worm and Myers, 2003; Frank *et al.*, 2005). Northern shrimp is also influenced by bottom-up processes related to climate variability (Koeller *et al.*, 2009), but, unlike snow crab, it additionally appears to be under variably strong top-down control by groundfish predators (Lilly *et al.*, 2000; Dawe *et al.*, 2012a; Windle *et al.*, 2012). The difference in susceptibility to groundfish (cod) predation may relate to major size and behavioural differences between the two species. Northern shrimp are small even as adults (most are < 32 mm in carapace length), have habitat preferences similar to cod (Windle *et al.*, 2012), and spend substantial time on the sediment surface where they are exposed to predators (Bergström, 2000). In contrast, snow crab prefers colder waters than does cod (Windle *et al.*, 2012) and early juveniles are cryptic whereas older subadults and adult females often bury which makes them much harder for predators to find (Robichaud *et al.*, 1991; Lovrich *et al.*, 1995). Furthermore, snow crab may grow to a size that offers refuge from groundfish predation, and large hard-shelled male snow crabs aggressively confront and can fend off large cod (Chabot *et al.*, 2008; Winger and Walsh, 2011).

Abundance of 0^+ snow crabs fluctuated quasi-periodically over the study period, with stronger year-classes recurring approximately every 8 years. This 8-year period is the same as the cycle length previously reported for snow crab in northwest GSL based largely on historic data (Sainte-Marie *et al.*, 1996) and is similar to the 7-year cycle reported for the eastern Bering Sea (Ernst *et al.*, 2012). Snow crab populations in these two regions are quasi-semelparous because it is mostly the primiparous females (first-time spawners) that contribute to recruitment, due either to spatial constraints in the Bering Sea (Ernst *et al.*, 2012) or to high natural mortality in the northwest GSL (Drouineau *et al.*, 2013). This study demonstrated in snow crab a significant spawner-settlement relation and the approximate 8-year recruitment cycle is equivalent to the time interval between a snow crab female's conception (zygote) and her terminal moult and first spawning in the northwest GSL (Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). Abundance cycles of period equal to the mean age of maturation and reproduction may arise from cohort resonant effects, a phenomenon characteristic of some semelparous, age-structured populations in which cohorts interact with each other through cannibalism and intraspecific competition (Bjørnstad *et al.*, 2004; also see Burgos *et al.*, 2013 for a previous discussion of possible cohort resonance effects in snow crab). There is ample laboratory and field evidence supporting the existence of such interactions in snow crab (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich and Sainte-Marie, 1997; Sainte-Marie and Lafrance, 2002; Squires and Dawe, 2003).

The obvious weakening of the snow crab settlement pulse of the early 2000s from cohort 1 to cohort 3 is likely to have resulted largely from intercohort cannibalism and competition. Crabs from the recruitment pulse of the early 2000s were probably cannibalized by older conspecifics belonging to the preceding, exceptionally strong settlement event that occurred in the early 1990s. The progressive and additive effects of cannibalism through time since settlement, between the same interacting year-classes, can explain why the negative correlation between cannibalism at settlement

and early juvenile cohort abundance increased in strength with time. In context of the resonant cohort interpretation of the snow crab settlement pattern, it is intriguing that a pulse of 0^+ crabs centered on 2008 was observed despite the local demise of the early 2000s' pulse and low larval production in 2007-2009. A reasonable explanation for this paradox, consistent with the metapopulation concept for GSL snow crab (Puebla *et al.*, 2008), is that the Baie Sainte-Marguerite population was partially subsidized by larvae from neighbouring easterly populations where the early 2000s' settlement pulse remained strong and generated a large female spawning biomass in the years 2006-2010 (J. Lambert, Maurice Lamontagne Institute, pers. comm.).

Previous studies on snow crab recruitment patterns did not include density-dependent cannibalism and egg/larval production, or for the latter considered only a male or combined male-female spawning index as a proxy of egg/larval production, and could not explain population cyclicity which is a characteristic of snow crab dynamics in many populations. This acknowledged failure was apparent in the fact that models did not well reproduce or account for the low and high extremes of recruitment/abundance and consequently had strong, autocorrelated residual patterns (e.g. Zheng and Kruse, 2003; Marcello *et al.*, 2012). Male or combined male-female spawning indices can be problematic for investigating spawner-settlement relations in snow crab, because variation in female and male spawning biomasses are not synchronous or of the same magnitude due to females maturing at a substantially smaller mean size/age than males (Sainte-Marie *et al.*, 2008). As for cannibalism, the formulation of a representative index presents some difficulties and improvement over this study may be possible. For instance, we did not consider the role of cannibalism between proximate cohorts and did not incorporate seasonality of cannibalism, both demonstrated by Lovrich and Sainte-Marie (1997), focusing only on the abundance of the most potent cannibals of each cohort. Moreover, partial or sublethal cannibalism resulting in limb losses or cannibal avoidance by hiding can

lead to declining crab condition, reduced growth rate and delayed mortality by disease or insufficient foraging (Dutil *et al.*, 1997; Sainte-Marie and Lafrance, 2002). Such lagged effects could further contribute to explain the decoupling of recruitment patterns and the increasingly strong negative correlation between juvenile abundance and cannibalism index at settlement from cohort 1 to 3. The complex nature of cannibalism and its effects would be best addressed by modeling.

The warming of water may be responsible, at least in part, for declining cohort abundances over the study period, as suggested by Mullowney *et al.* (2014) for Newfoundland and Labrador snow crab. Several studies have now concluded that cold conditions during early snow crab life promote recruitment/abundance (Boudreau *et al.*, 2011; Marcello *et al.*, 2012; Szuwalski and Punt, 2013), consistent with findings indicating that the first few benthic instars are the most stenothermic of all life history stages (Dionne *et al.*, 2003). In this study, cohort abundances were highest in the first half of the 1990s when the coldest temperatures occurred. On one hand, this cold period may have been physiologically optimal for larvae (Yamamoto *et al.*, 2014) and may have contributed to increase food availability in the surface mixed layer, resulting in better larval growth and survival. Water temperature is associated with changes in nutrient availability, which in turn influences the timing, intensity and quality of the spring bloom (Bouman *et al.*, 2003). However, the strength of temperature effects during the planktonic phase of snow crab in our study was found to depend on the magnitude of larval production. The negative correlation between surface temperature and abundance of cohort 1 was lost when larval production was high, probably because more larvae were available for settlement than were needed to saturate benthic nurseries in spite of suboptimal surface conditions. On the other hand, warmer bottom temperatures may be physiologically disadvantageous to early juvenile snow crab (Gravel, 2002) and may intensify

competition and cannibalism by shrinking the area of suitable habitat and increasing spatiotemporal overlap of interacting cohorts (Parada *et al.*, 2007).

An important consideration for this study is the reliability of cohort relative abundance estimates. A potential concern is the strong positive correlation between unlagged abundance indices of cohorts 1 and 2. This similarity could result from the precedence of year effects in trawl capture efficiency for instars composing these cohorts and/or mixing of individuals from two consecutive age-classes within instars due to reduced or accelerated growth. Year effects are an unlikely reason because they usually result in random year-to-year variation, which is inconsistent with the quasi-cyclic oscillations seen particularly in the smoothed abundance of cohort 1. Some mixing of 0⁺ and 1⁺ age-classes within individual instars, due to differential growth of crabs within or among years, is a more plausible explanation. Indeed, early benthic juvenile snow crabs in Baie Sainte-Marguerite are separated into two subpopulations, one usually minor distributed above and one usually major distributed below the core of the cold intermediate layer (Dionne *et al.*, 2003), that may moult at different rates due to different temperature regimes. This feature is compounded by interannual variability in surface and bottom water temperature which may change the duration of larval development (Yamamoto *et al.*, 2014), the time of settlement, and modify—along with conspecific density—the moulting frequency of early juveniles.

While only recruitment of the earliest benthic stages of snow crab was measured in this study, some authors have suggested that the relative strength of cohorts—or more appropriately pseudo-cohorts, sensu Orensanz *et al.* (2007)—is definitively set at the intermediate developmental stages (25-50 mm, instars VII to VIII) and thereafter propagates to the fishery (e.g. Caddy *et al.*, 2005). This is also implicit in all studies concluding that bottom-up processes acting early in life determine abundance of legal

males. A next logical step will be to test this hypothesis and therefore assess the importance of early juvenile recruitment and intervening environmental conditions that modify survival and growth for adult population fluctuations and fishery performance.

1.7 Acknowledgements

Kim Émond was supported by a doctoral research scholarship from Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). All oceanographic and snow crab abundance data were obtained from research surveys conducted by the Department of Fisheries and Oceans of Canada. We are especially grateful to the crews of CSS Grèbe and CCGS Calanus II, and to H. Dionne, F. Hazel, I. Bérubé and a myriad of students and summer interns for assistance in the field during the snow crab surveys. Special thanks to Claude Savenkoff for providing groundfish predator biomass data. This manuscript was improved by reviewer comments.

CHAPITRE II

LONG-TERM TRENDS AND DRIVERS OF LARVAL PHENOLOGY AND
ABUNDANCE OF DOMINANT BRACHYURAN CRABS IN THE GULF OF ST.
LAWRENCE (CANADA)

Kim Émond^{1,2}, Bernard Sainte-Marie², and Joël Bêty¹

¹Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, G5L 3A1, Rimouski, Québec, Canada

²Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 Route de la Mer, G5H 3Z4, Mont-Joli, Québec, Canada

Manuscrit préparé pour soumission à *Fisheries Oceanography*.

Contribution des auteurs (initiales) :

Récolte des données : KÉ

Analyse des données : KÉ

Interprétation des résultats : KÉ, BSM, JB

Rédaction du manuscrit : KÉ

Commentaires et correction du manuscrit : KÉ, BSM, JB

Financement : KÉ, BSM

2.1 Résumé

Le changement climatique a entraîné des modifications majeures dans le timing des événements phénologiques, avec de nombreuses études démontrant une phénologie plus hâtive en réponse au réchauffement. Cependant, peu de ces études ont étudié les effets des changements climatiques sur la phénologie des larves chez les espèces marines. Les changements phénologiques peuvent entraîner une perte de synchronie entre la phénologie des consommateurs et de leurs proies, et ainsi affecter la croissance et la survie des individus et, ultimement, la dynamique de population. Nous avons étudié les changements temporels dans la phénologie et l'abondance des larves de crabes brachyours dominants dans le sud du golfe du Saint-Laurent (GSL; est du Canada) à partir d'échantillons de plancton de 1982 à 2012. Le GSL s'est réchauffé depuis le début des années 1990 et nos analyses ont révélé que les larves de crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) et de crabes araignées (*Hyas* spp.) ont présenté une phénologie plus hâtive au cours des 30 dernières années. Ce changement dans la phénologie larvaire a semblé être une conséquence de l'effet du réchauffement climatique tant sur le moment d'éclosion des larves que sur le taux de développement larvaire. L'abondance larvaire des crabes brachyours a réagi différemment au réchauffement climatique en raison des différences de tolérance thermique. Le réchauffement a semblé avoir été défavorable au crabe des neiges, qui est le plus adapté au froid et sténotherme des taxons examinés dans cette étude, mais a été bénéfique pour le crabe commun (*Cancer irroratus*), qui préfère des températures plus élevées. Dans le GSL, l'abondance des espèces sténothermes d'eau froide telles que le crabe des neiges pourrait diminuer à l'avenir si le réchauffement se poursuit.

Mots-clés : Changement phénologique, réchauffement climatique, crabes brachyours, larves marines, tolérance thermique

2.2 Abstract

Climate change has led to major shifts in the timing of biological events, with many studies demonstrating earlier phenology in response to warming temperatures. However, few of these studies have investigated the effects of climate change on the phenology of larvae in marine species. Phenological shifts can potentially result in mismatches between consumers and prey, and hence affect growth and survival of individuals, and ultimately population demography. Here, we investigated the temporal changes in phenology and abundance of the larvae of dominant brachyuran crabs in the southern Gulf of St. Lawrence (GSL; eastern Canada) based on plankton collections spanning 1982 to 2012. The GSL has warmed since the early 1990s and our analyses revealed that larvae of snow crab (*Chionoecetes opilio*) and toad crabs (*Hyas* spp.) exhibited a significant trend towards earlier phenology over the past 30 years. This shift in larval phenology appeared to be a consequence of the effect of climate warming on both the timing of spawning and larval development rate. The larval abundance of the crab taxa responded differently to climate warming likely due to differences in thermal tolerance levels. The warming trend appeared to have been unfavorable to snow crab, which is the most cold-adapted and stenothermic of the taxa examined in this study, but has been beneficial to rock crab (*Cancer irroratus*), which prefers higher temperatures. In the GSL, abundance of cold-stenothermic species such as snow crab is expected to decline in the future if the warming continues.

Keywords: Phenological shift, climate warming, brachyuran crabs, marine larvae, thermal tolerance

2.3 Introduction

The dynamics of animal populations can be influenced by events occurring across multiple life stages. However, for most marine fishes and invertebrates with complex life cycles, processes affecting early life history phases (i.e. embryos, larvae and juveniles) are generally the most important drivers of population dynamics (Chambers and Trippel, 1997). The larval phase, in particular, is thought to represent a “critical period” of the life cycle, as the recruitment success of many marine species, including commercially important ones, appears to be largely determined by processes affecting larval growth, dispersal and survival (Shanks and Roegner, 2007; Oeberst *et al.*, 2009; Ouellet *et al.*, 2011).

The larval life of many marine fishes and invertebrates occurs in the pelagic environment where their planktotrophic larvae must find enough food to grow and survive. For these species, larval development rate and survival are strongly dependent upon the timing and magnitude of plankton blooms (Starr *et al.*, 1990; Welker *et al.*, 1994; Castonguay *et al.*, 2008). Synchrony between the larval period and peaks of plankton production can increase the likelihood that larvae encounter sufficient food and thus maximise survival to the juvenile stage (match-mismatch hypothesis; Cushing, 1969; Cushing *et al.*, 1990). The observed warming of the oceans has shifted the phenology of plankton blooms, which now occur earlier in the year than they did in the past (Hays *et al.*, 2005). While so far few studies have explored climate change effects on the phenology of larvae in strictly marine species, shifts in larval phenology have been reported for a limited number of fish (Asch, 2015) and invertebrates (Koeller *et al.*, 2009; Moore *et al.*, 2011). However, species that cannot change their phenology synchronously with plankton may be subject to mismatches with their main food source, potentially leading to lower survival during

the larval phase and therefore reduced recruitment (Beaugrand *et al.*, 2003; Edwards and Richardson, 2004; Thackeray *et al.*, 2010).

Ocean warming can also have a direct effect on survival of larvae by influencing their metabolic and growth rates. Within their normal temperature range, larvae generally exhibit faster growth with increasing temperature (O'Connor *et al.*, 2007). A shortened planktonic phase may be beneficial for larvae as it decreases time spent in the high-risk pelagic environment, thus increasing their probability of survival. However, prolonged exposure to relatively high temperatures may also be deleterious to larvae. Indeed, species tolerance to temperature is typically a dome-shaped relationship, where survival rate increases with temperature up to an optimum and then decreases with further increase in temperature (Pörtner and Peck, 2011). Therefore, the current warming of oceans can potentially generate thermal stress in a wide range of marine organisms.

Stenothermic species are expected to be among the most vulnerable to climate change (Somero, 2010; Beaugrand, 2015). The snow crab (*Chionoecetes opilio*), for example, is a marine decapod crustacean that tolerates only a narrow range of cold temperatures in its benthic phase, and should thus be very sensitive to warming (Foyle *et al.*, 1989; Dionne *et al.*, 2003; Chabot *et al.*, 2013). Snow crab supports one of the most important, but also one of the more variable, commercial fisheries of the north Atlantic and north Pacific (FAO, 2017). In many portions of the snow crab distribution range, populations undergo wide circa-decadal swings in abundance due to highly variable recruitment, and this variability appears to be largely driven by processes that affect the production and survival of the early life stages (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Caddy *et al.*, 2005; Zheng and Kruse, 2006). Over the past 15-30 years, these high-frequency oscillations have become attenuated in some snow crab populations (e.g. northwest GSL, eastern Bering Sea) and/or progressive or rather

sudden declines in the level of average recruitment have become apparent (e.g. Newfoundland and Labrador Shelf). These changes have been attributed to a decrease in larval abundance and settlement intensity, presumably due to direct or indirect temperature effects (Ernst *et al.*, 2012; Szuwalski and Punt, 2013; Mallowney *et al.*, 2014; Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). However, there is no published long-term study on snow crab larvae to support this hypothesis.

Snow crab larval abundance and supply to benthic habitat could be affected by climate warming in more than one way. Hatching of snow crab larvae occurs in spring (e.g. Incze *et al.*, 1987; Sainte-Marie, 1993), seemingly coincident with the phytoplankton and microzooplankton blooms on which *Chionoecetes* larval zoea (Incze and Paul, 1983; Starr *et al.*, 1994). Climate-induced shifts in plankton phenology could reduce survival of snow crab larvae if hatching no longer occurs synchronously with the plankton bloom (Somerton, 1982; Dawe *et al.*, 2008; Szuwalski and Punt, 2013). The survival rate may also decrease if surface water temperatures exceed the thermal optimum for zoeae, either from direct physiological stress (Yamamoto *et al.*, 2014) or from malnutrition due to active selection of deeper (colder) but less productive waters (Ouellet and Sainte-Marie, 2017). On the other hand, a decrease in larval abundance and settlement intensity may result from reduced overall larval production (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I) or declining supply of megalopae to specific bottoms caused for example by changes in the spatial distribution of larval production and megalopa settlement (Parada *et al.*, 2010). Warmer than usual conditions in surface waters are also likely to accelerate larval development (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet and Sainte-Marie, 2017) and possibly reduce the extent of drift and megalopae supply to some localities.

In this study, we investigated the interannual variability in phenology and abundance of snow crab larvae in the southern GSL, eastern Canada, based on plankton

collections spanning 1982 to 2012. Since the early 1990s, the GSL has warmed and it is expected that climate change will cause further warming over the next century (Galbraith *et al.*, 2012b). The past and potential future effects of climate change on the GSL include an increase in surface water temperatures, a very substantial loss of sea ice cover, and a reduction in volume and an increase in mean temperature of the cold intermediate layer (Long *et al.*, 2015) which encloses snow crab's prime benthic habitat. We thus assessed whether a change in the phenology and a reduction of the abundance of snow crab larvae has occurred over the past 3 decades and we investigated the environmental factors that may have driven observed changes. We also examined whether changes occurred in the larval phenology and abundance of toad crabs (*Hyas* spp.) and in the larval abundance of rock crab (*Cancer irroratus*), the other two taxa, along with snow crab, that are considered to be the dominant brachyurans in the GSL (Chabot *et al.*, 2007). Since toad crabs are also boreo-arctic species (Christiansen, 1982; Squires, 1990), although less stenothermic than snow crab (Sabeau, 2007), we expected this taxon to respond to warming similarly to snow crab. Rock crab, on the other hand, is a temperate and eurythermal species (Bigford, 1979; Squires, 1990), and should instead be positively affected by rising temperature.

2.4 Material and methods

2.4.1 Study species

Snow crab.—The snow crab is widely distributed in cold coastal and bathyal waters of the northern hemisphere (Alvsvåg *et al.*, 2009; FAO, 2017). The length of egg incubation beneath the mother depends on temperature (Webb *et al.*, 2007); in eastern Canada, females brood their eggs for approximately 1 year at $< 0.75\text{-}1^{\circ}\text{C}$ or for about 2 years at $> 0.75\text{-}1^{\circ}\text{C}$ (Moriyasu and Lanteigne, 1998; Sainte-Marie *et al.*, 2008; Kuhn and Choi, 2011). Most mature females in the GSL are distributed at depths where they are exposed to water $< 1^{\circ}\text{C}$ and thus have a biennial reproductive

cycle (Sainte-Marie, 1993; Moriyasu and Lanteigne, 1998). Hatching has been inferred to peak around mid-May in the GSL (Sainte-Marie, 1993; Conan *et al.*, 1996), but may be spread over a period of up to 3 months in at least some Atlantic Canadian regions (Kuhn and Choi, 2011). The larval phase, consisting of 2 zoeal stages and 1 megalopa stage, may last a total of at least 3-5 months in the GSL after which settlement and metamorphosis to the first benthic stage occurs (Lovrich *et al.*, 1995; Ouellet and Sainte-Marie, 2017). Water temperature may strongly influence the development and survival rates of larvae. Laboratory studies showed that larval stage duration of snow crab decreased exponentially with increasing temperature (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet and Sainte-Marie, 2017), and that survival was at its highest at temperatures of about 10.8°C for the zoea I, 9.5°C for the zoea II and 8.7°C for the megalopa (Ouellet and Sainte-Marie, 2017).

Toad crabs.—Toad crabs are widespread on both sides of the North Atlantic Ocean (Pohle, 1991). In the southern GSL, two species of toad crabs coexist, *Hyas araneus*¹ and *H. coarctatus* (Squires, 1990). Like snow crab, *H. araneus* may brood eggs for 1 or 2 years depending on temperature (Petersen, 1995). Hatching times for toad crabs are not well specified in eastern Canada, however in northern Europe larvae are released in spring and early summer and spend from one to several months in the plankton (Anger, 1983). Larvae go through 2 zoeal stages and 1 megalopa stage before settling into the benthic habitat (Pohle, 1991). Growth and survival of toad crab larvae are also temperature-dependent; stage durations are inversely related to temperature and maximum survival rates occur at temperatures of 6-12°C (Anger, 1983, 1984).

¹ *Hyas araneus* is also known as the spider crab.

Rock crab.—Rock crab is widely distributed along North America's east coast; its range stretches as far north as Labrador, Canada and reaches southward to South Carolina, USA (Bigford, 1979; Squires, 1990). One of the reasons for the extensive distribution of rock crab is its tolerance to a wide range of temperatures and salinities (Bigford, 1979). Rock crab is pervasive and abundant in shallow waters of the southern GSL (Robichaud and Frail, 2006). The egg incubation period there lasts approximately 10 months (DFO, 2013). Larvae are released in early summer and go through 5 zoeal stages and 1 megalopa stage before settling to the bottom in mid-September (Scarratt and Lowe, 1972; DFO, 2013). Rock crab larvae are eurythermal and their survival rate in the laboratory was maximized at 15-24°C with appropriate salinity (Sastry, 1977; Johns, 1981).

2.4.2 Study area and sampling

Abundance indices of snow crab, toad crab and rock crab larvae were estimated from the annual mackerel egg survey conducted by the Department of Fisheries and Oceans Canada in the southern GSL (Grégoire *et al.*, 2014). Starting in early to late June of each year since 1982, except 1995 and 1997 (no survey), sampling was carried out for 7 to 13 consecutive days over a grid of 66 stations located between longitudes 66°07'-60°45'W and latitudes 45°49'-48°49'N (Figure 2.1). However, due to various logistic issues, the number of stations sampled over the study period varied from 46 to 66 annually. A summary of sampling is presented in Appendix A, Table A.1. Plankton samples were collected at each station using a 61-cm diameter bongo gear fitted with two 0.333 mm mesh nets and a General Oceanics™ flowmeter to estimate the volume of water filtered. Bongo tows generally lasted 10 minutes and were made following a saw-tooth pattern between the surface and a maximum depth of 50 m, or down to 5 m from the bottom at shallower stations. This sampling depth range fully encompasses the known vertical distribution of the zoeal stages of snow

crab and toad crabs (Ouellet and Sainte-Marie, 2017). On recovery, the bongo nets were rinsed to the cod end and plankton samples were immediately preserved in a 4-5% formalin seawater solution.

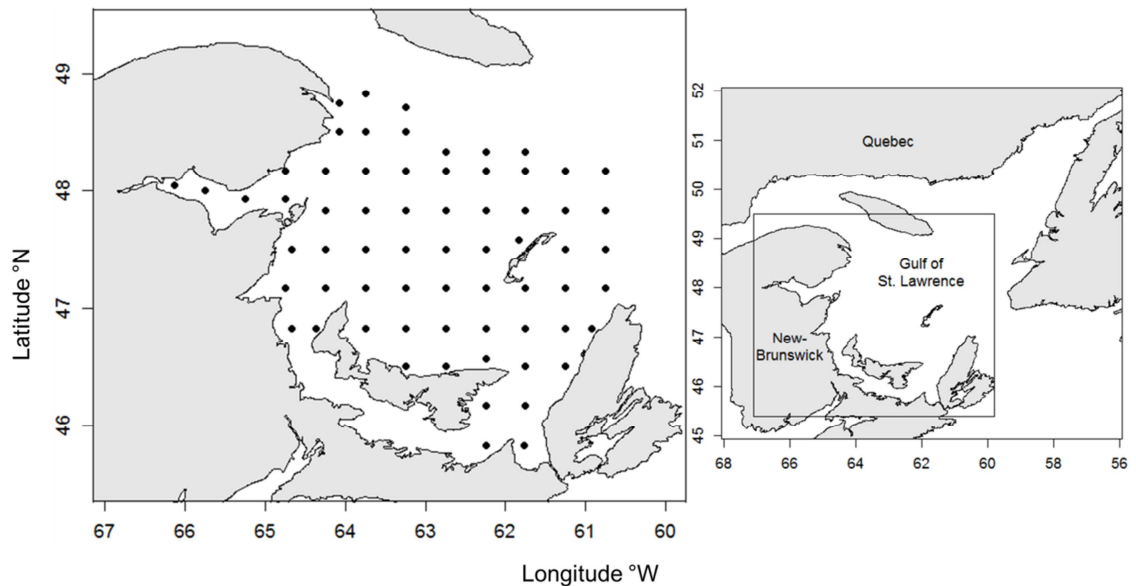


Figure 2.1 Map of the Gulf of St. Lawrence (right) with box indicating the southern Gulf of St. Lawrence showing the stations sampled (black circles) during the annual mackerel egg survey, enlarged at left.

Preserved samples were taken to the Maurice Lamontagne Institute, where all larvae of snow crab, toad crabs and rock crab from a fraction (1/512 to 1/2) of or from the entire samples were sorted and enumerated using a dissecting microscope. The resulting total number of larvae was 171 991 for snow crab, 33 376 for toad crabs and 46 793 for rock crab. Larvae of each stage were identified according to the criteria of Roff *et al.* (1984), Davidson and Chin (1991) and Pohle (1991). Our ability to effectively distinguish the similarly-looking zoea I of snow crab and toad crabs (Davidson and Chin, 1991; Pohle, 1991) was confirmed by microsatellite analysis of specimens we identified from a mixture of larvae from both taxa (Éric Parent, Maurice Lamontagne Institute, pers. comm.). Toad crabs and rock crab were not

sorted in 1983-1985, and the various zoea stages of rock crab were never distinguished. Numbers of larvae for each combination taxon-larval stage at each station were standardised to abundance per m³ of water filtered, and then converted into abundance per m² considering the maximum sampled depth.

2.4.3 Constructing abundance and phenology indices

We interpolated the abundances per m² of each combination taxon-larval stage (except for rock crab, see previous section) at each sampling station to the entire study area using local ordinary kriging. For each year, a semivariogram, which describes the variability between pairs of observations as a function of the distance separating these observations, was estimated from the data by the method of moments. Omnidirectional semivariograms were used because no anisotropy was found when we computed experimental semivariograms in four different directions. Exponential and spherical theoretical semivariogram models were fitted to each empirical semivariogram using a weighted least squares method, and in all cases, the spherical model gave the best fit. The spherical semivariogram models were used to predict the larval abundance per m² of snow crab, toad crabs (in both cases: zoea I, zoea II and megalopa separately) and rock crab (zoeae and megalopa separately) in each 3.4x4.2 km cell of a grid covering the whole study area (Appendix A, Figure A.1) using the kriging procedure. Only stations within a distance of 50 km from each grid cell were used for kriging.

In order to examine the interannual variability and longer-term trends in the larval abundance of snow crab, toad crabs and rock crab, we estimated an annual index of abundance by m² for each taxon by simply averaging the interpolated total (all stages) larval abundance by taxon in each grid cell. Annual indices of larval abundance of

snow crab and toad crab were also estimated in the same way for zoea I, zoea II and megalopa separately.

A larval phenology index was calculated for snow crab and toad crabs based on the proportions of zoea I by taxon in each year. The proportional contribution of zoea I to abundance of all larvae of snow crab or toad crabs was calculated for each grid cell and averaged over the whole study area to obtain the phenology index. Phenology indices ranged from 0 to 1, with low and high index values indicating respectively early or late phenology. No larval phenology index was estimated for rock crab, because zoeal stages were not identified.

2.4.4 Data analysis

Pearson correlation coefficients (r) were calculated between phenology indices of snow crab and toad crabs and also between abundance indices of all three crab taxa. Temporal trends in both phenology and abundance indices were assessed using linear regression models with sampling year as a predictor variable. Median date of sampling (ordinal date) was included in the trend analysis of the phenology indices, because we expected some variation in the phenology index to be associated with differences in sampling time. Likewise, the phenology index was included in the trend analysis of the abundance indices of snow crab and toad crab larvae to incorporate potential interannual variations in release time and development rate. The regression models were fitted to the data with the ordinary least squares method, but if the presence of autocorrelated residuals was detected (using a Durbin-Watson test), a generalized least-squares method allowing for correlation among residuals was used instead. The modified Mann-Kendall test for autocorrelated data (Santander Meteorology Group, 2012) was used to detect significant temporal trends in the explanatory variables used in fitting the generalized additive models (see below).

Spectral analysis was performed to detect periodicity in the total larval abundance indices of snow crab, toad crabs and rock crab. Abundance indices were smoothed using locally weighted regression (LOESS) prior to analysis to reduce random noise and make long-term fluctuations stand out more clearly (Ao, 2010). We first calculated the Lomb-Scargle periodogram, which produces better results on unevenly spaced data (i.e. no survey in 1995 and 1997) than the classical Fourier transform method (Ruf, 1999). We then estimated the statistical significance of the periodogram maximum (peak) based on the null hypothesis of an Ornstein-Uhlenbeck state space process using the *peacots* R package (Louca and Doebeli, 2015), instead of using the classical white noise null hypothesis. Using white noise as a null hypothesis greatly increases the false cycle detection rate (type I error) and can lead to erroneous conclusions (Louca and Doebeli, 2015).

After an initial data exploration following the protocol outlined in Zuur *et al.* (2010), generalized additive models (GAMs) were used to investigate the influence of a set or subset of environmental variables – selected based on *a priori* hypotheses – that are most likely to act on the larval phenology of snow crab and toad crabs, and on the larval abundance of these two taxa and rock crab (see below and Appendix A, Tables A.2 and A.3). GAMs are a flexible class of statistical models which allow for nonlinear relationships between a set of potential explanatory variables and the dependent variable (Wood, 2006). Thin plate regression splines were used to represent the (possibly) nonlinear effect of the environmental variables. The maximum degree of smoothing allowed was 3 to avoid unrealistic patterns in the explanatory variables and to reduce over-fitting. The phenology indices were modeled using a beta distribution with a logit link function, while the abundance indices were modeled using a Gaussian or Gamma distribution and a logarithmic link function.

The explanatory environmental variables used to model variations in the phenology indices of snow crab and toad crabs included the timing of ice retreat (1982-2015) and temperature indices for the cold intermediate water layer (CIL, 1982-2012) and of the surface water layer (1985-2012). The day of year of ice retreat was estimated by Galbraith *et al.* (2016) from digitized charts of ice cover obtained from the Canadian Ice Service and was used as a proxy for the timing of the spring bloom (data on the characteristics of the spring bloom in the southern GSL were available only from 1998 to 2015). Studies have shown that the timing of the spring bloom is strongly linked to the timing of ice retreat (Le Fouest *et al.*, 2005; Wu *et al.*, 2007). We also found a moderate positive correlation between the timing of ice retreat and the day of start of the spring bloom from 1998 to 2015 in the study area ($r=0.61$, $p=0.006$; Appendix A, Figure A.2A), indicating that an early ice retreat results in an earlier bloom onset. The CIL temperature index was developed by Gilbert and Pettigrew (1997) and is defined as the mean of the CIL minimum core temperatures observed in the GSL between May 1st and September 30th of each year, adjusted to July 15th. The CIL index was updated by Galbraith *et al.* (2016) using all available temperature profiles measured within the Gulf between May and September inclusively. We assume this index to be representative of the temperature during late egg incubation before larvae are released, because most ovigerous snow crab and toad crab females in the southern GSL are found in depths corresponding to the CIL (Moriyasu and Lanteigne, 1998; B. Sainte-Marie, comm. pers.). Surface water temperature was calculated by Galbraith *et al.* (2016) using National Oceanic and Atmospheric Administration Advanced Very High Resolution Radiometer satellite images, available at 1 km resolution from the Maurice Lamontagne Institute remote sensing laboratory. Surface temperatures are representative of the surface mixed layer in which snow crab and toad crabs spend their zoeal life (Ouellet and Sainte-Marie, 2017). Average surface temperatures were calculated for the months of May and June, which is the period of larval development covered in this study.

The explanatory environmental variables used to model variations in the larval abundance indices of snow crab, toad crabs and rock crab were the timing of ice retreat and surface water temperature in May-June. The timing of ice retreat was used here as a proxy for larval food availability. In the GSL and the Bering Sea, spring bloom magnitude has been linked to the timing of ice retreat (Le Fouest *et al.*, 2005; Cooper *et al.*, 2012; Sambrotto *et al.*, 2016). We also found that the magnitude of the spring bloom in the study area during the 1998-2015 period were negatively correlated to the timing of ice retreat ($r=-0.67$, $p=0.002$; Appendix A, Figure A.2B), indicating that an early ice retreat leads to a more intense bloom, and therefore to a higher availability of food for larvae.

Additionally but for snow crab only, we also tested the effects of female spawner abundance on the larval abundance using an index of larval production. Data on female spawner abundance were derived by (Hébert *et al.*, 2011; Hébert *et al.*, 2015) for the period 1988-2012 (except 1996) from a bottom trawl survey conducted by the Department of Fisheries and Oceans that covers the southern GSL snow crab habitat. In the southern GSL, the majority of females appear to follow a 2-year reproductive cycle (Moriyasu and Lanteigne 1998). Adult females recorded as primiparous during the survey were not included in the estimation of the spawner abundance index as they do not contribute to larval production in the survey year, so we considered only females recorded as multiparous (thus including primiparous females releasing larvae in the survey year). Using the linear regression of fecundity (i.e. number of eggs per brood) on carapace width (CW) estimated by Sainte-Marie (1993) for multiparous females in the northwest GSL ($\log_{10} \text{ fecundity} = 2.616 \log_{10} \text{ CW} + 0.062$), we calculated potential fecundity for one female at the annual mean CW of multiparous females (recorded during the survey) in each year and multiplied the fecundity estimate by the abundance of multiparous females in each year to obtain total population fecundity. The index of larval production was then obtained by halving

total fecundity to reflect the assumed biennial reproductive cycle. Data on female spawner abundance were not available for toad crabs and rock crab.

We used Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc) to compare and evaluate a set of candidate GAMs (Burnham and Anderson, 2002). Although variables were based on *a priori* hypotheses, model selection was based on all possible subsets of the explanatory variables described above (see Appendix A, Tables A.2 and A.3). In the case of snow crab, we tested 3 alternative hypotheses to explain variations in larval abundance: driven by environment only, driven by larval production only, and driven by the additive effect of environment and larval production. Median sampling date was included as a linear term in all the candidate models of phenology indices to account for the differences in sampling time among years. Similarly, to account for the positive influence of phenology on abundance (see results), we included the phenology index as an offset within each candidate model of the larval abundance indices of snow crab and toad crabs. In each candidate model set, the most parsimonious model within 2 AICc units of the lowest AICc score with the highest explained deviance was considered the best model supported by the data (Appendix A, Tables A.2 and A.3). When timing of ice retreat was selected in the best model, we reran that model using the direct measurements of the spring bloom (i.e. day of start or magnitude for the period 1998-2012) instead of the timing of ice retreat to see if the spring bloom had a significant effect. Because the two models (i.e. with timing of ice retreat or direct measurements of the spring bloom) did not cover the same time period, we reran the model with timing of ice retreat but only for the 1998-2012 period to be able to compare the explanatory power of the variables. All analyses were carried out using R 3.3.1 (R Development Core Team, 2016).

2.5 Results

2.5.1 Larval phenology and abundance

The larval phenology indices of snow crab and toad crabs in the southern GSL were characterized by great variability during the 30-year study period. The average proportion of zoea I was as low as 0.06 and 0.05 in 2006 and as high as 0.98 in 1987 and 0.97 in 1982 for snow crab and toad crabs, respectively (Figure 2.2). The phenology indices of snow crab and toad crabs varied similarly over time: the two indices were highly correlated with each other ($r=0.85$, $p<0.001$) and both exhibited a significant negative trend over the years (Table 2.1). The average rate of phenological change was also similar between snow crab and toad crabs, as the slope of the relationship between phenology index and year of sampling did not differ between the two taxa ($p=0.541$; Table 2.1). Also, there was a negative relationship between the phenology index and sampling date (Table 2.1), which is not surprising because later sampling allows more time for larval development, all other things being equal. Megalopae of snow crab were found only in 2006 ($n=14$) and 2008 ($n=1$), while megalopae of toad crabs were found only in 2006 ($n=35$), 2008 ($n=2$), 2010 ($n=4$) and 2012 ($n=16$). Megalopae represented less than 0.4% by year of all larvae enumerated in samples, except in 2006 when they represented 16% and 44% of all larvae of snow crab and toad crabs, respectively. Larval phenology indices were low to average in years of megalopae presence and sampling dates were late in 2006 and 2008 (Figure 2.2; Appendix A, Table A.1).

The larval abundance indices of the three crab taxa fluctuated considerably (> 80 -fold) over the period 1982-2012 (Figure 2.3). Variation in total larval abundance was positively correlated between snow crab and toad crabs (see Figure 2.3A-B), however the relationship was statistically significant only when the exceptionally high 1982 value for toad crabs was excluded ($r=0.33$, $p=0.098$ with 1982 vs. $r=0.76$, $p<0.001$

without 1982). Abundance indices of each zoeal stage were also similar between snow crab and toad crabs, with zoea II ($r=0.83$, $p<0.001$) being more strongly correlated than zoea I ($r=0.39$, $p=0.047$ with 1982; $r=0.81$, $p<0.001$ without 1982). The abundance index of rock crab larvae was not significantly correlated with those of snow crab or toad crab larvae ($r=-0.11-0.05$, $p>0.584$; Figure 2.3C).

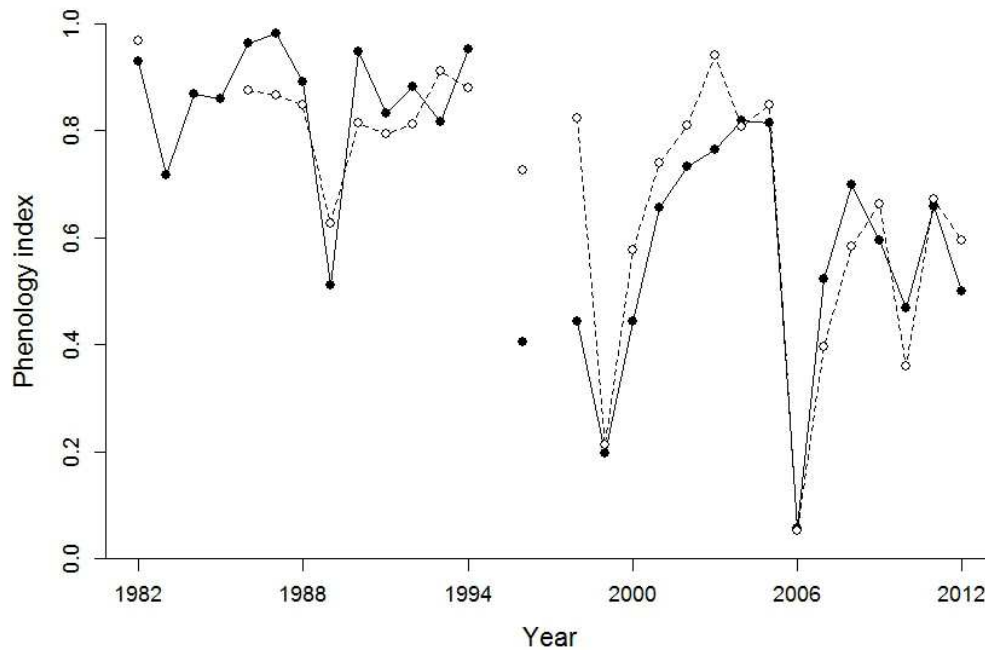


Figure 2.2 Phenology indices of larval snow crab (full line, black circles) and toad crabs (dashed line, white circles) in the southern Gulf of St. Lawrence from 1982 to 2012. Phenology indices ranged from 0 to 1, with low and high index values indicating respectively late or early phenology.

Spectral analysis of the smoothed total larval abundance index revealed a significant cycle of ~ 7.8 years (frequency=0.129, $p=0.006$) in snow crab (Figure 2.4), while no cycle was found in toad crabs (with or without the 1982 value) and rock crab. Peaks in abundance of snow crab larvae occurred around 1983-1984, 1992-1994, 2000-2002 and 2007-2008 (Figures 2.3A and 2.4A). For snow crab, even considering – conservatively – the smoothed data, larval abundance varied by a factor of 7.5

between maximum and minimum (Figure 2.4A). Although we found no statistically significant temporal trend in the larval abundance indices of all three crab taxa, the coefficients showed a negative sign for snow crab and toad crabs and a positive sign for rock crab as expected (Table 2.1). Moreover, the two last peaks of 2000-2002 and 2007-2008 in the total larval abundance index of snow crab were lower than those of 1983-1984 and 1992-1994 (Figures 2.3A and 2.4A), even after accounting for effects of phenology (Appendix A, Figure A.3A). We used the criterion of non-overlapping 95% confidence intervals to determine if there was a statistically significant difference between peaks in the total larval abundance index of snow crab and found that the two last peaks of 2000-2002 and 2007-2008 were significantly different from those of 1983-1984 and 1992-1994. Conversely, although the larval abundance index of rock crab did not reveal any significant trend over time, the last peak of abundance (2010) was statistically higher than the previous peaks (Figure 2.3C).

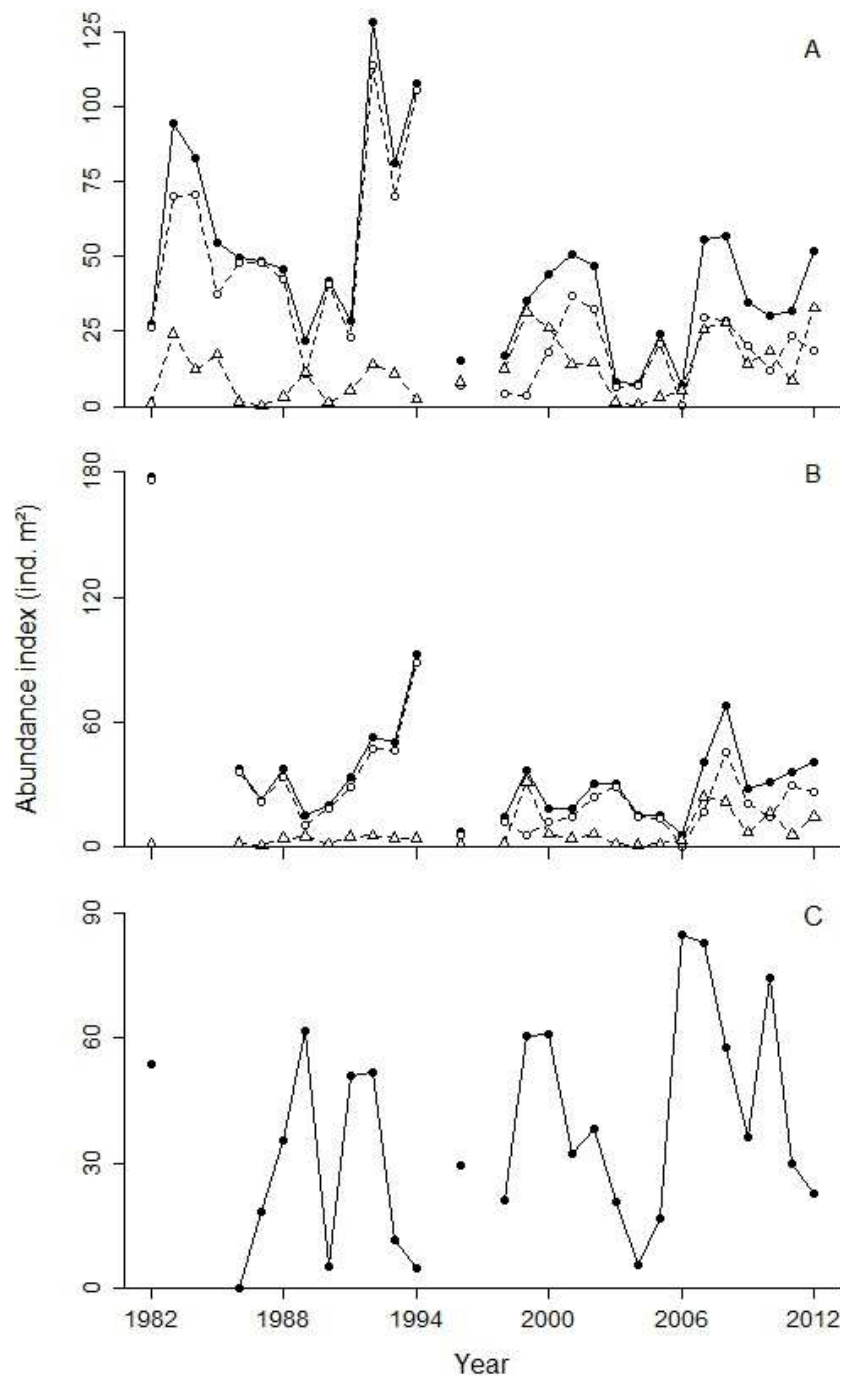


Figure 2.3 Total larval abundance indices (full line, black circles) of snow crab (A), toad crabs (B), and rock crab (C) in the southern Gulf of St. Lawrence from 1982 to 2012. Zoea I (dashed line, white circles) and zoea II (dashed line, white triangles) are also shown separately for snow crab and toad crabs.

Table 2.1 Temporal trends in phenology and abundance indices of larval snow crab, toad crabs and rock crab in the southern Gulf of St. Lawrence from 1982 to 2012. Sampling date represents the median sampling date (day of the year). The models were fitted with generalized least-squares (gls) by maximizing the log-likelihood when residuals were serially correlated at a positive lag of 1; otherwise models were fitted with the ordinary least-squares method (ols). Significance level was set to 0.05. A type III (marginal) sum of squares was considered for the *F*-tests.

| Taxon | Index | Predictor variables | Estimation method | Coefficients (standard error) | <i>F</i> | <i>p</i> |
|-------------------|-----------|---------------------|-------------------|-------------------------------|----------|----------|
| <i>Snow crab</i> | Phenology | Year | gls | -0.015 (0.006) | 7.05 | 0.013 |
| | | Sampling date | | -0.026 (0.007) | 13.98 | 0.001 |
| | Abundance | Year | ols | -0.552 (0.656) | 0.71 | 0.407 |
| | | Phenology index | | 40.52 (26.00) | 2.43 | 0.131 |
| <i>Toad crabs</i> | Phenology | Year | ols | -0.013 (0.004) | 12.14 | 0.002 |
| | | Sampling date | | -0.026 (0.007) | 12.20 | 0.002 |
| | Abundance | Year | ols | -1.028 (0.893) | 1.32 | 0.262 |
| | | Phenology index | | 23.64 (34.18) | 0.48 | 0.496 |
| <i>Rock crab</i> | Abundance | Year | ols | 0.688 (0.562) | 1.50 | 0.233 |

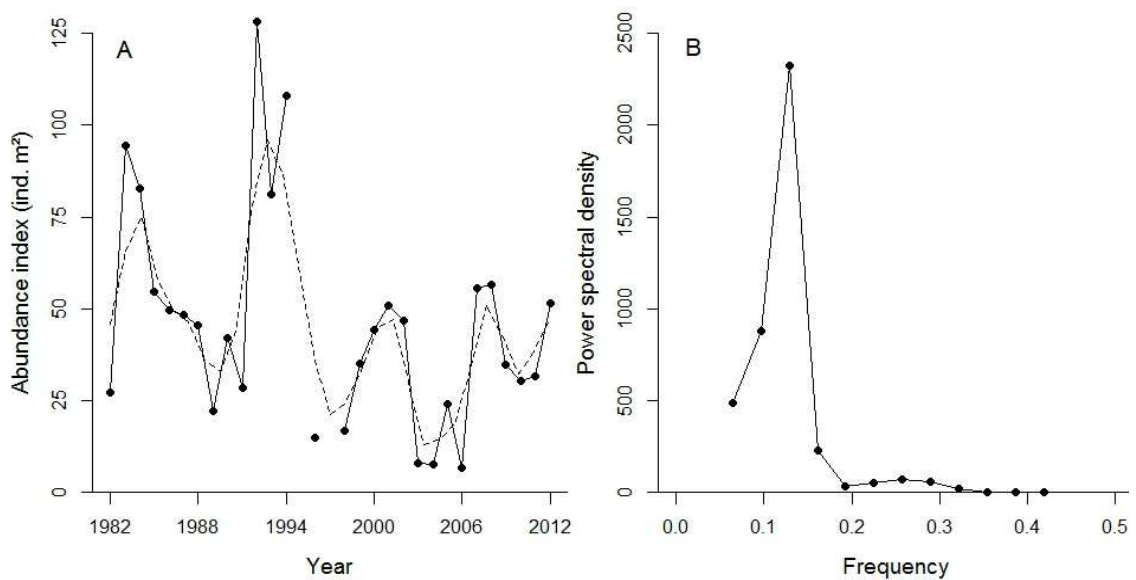


Figure 2.4 (A) Raw (full line) and smoothed (dashed line) total larval abundance index of snow crab in the southern Gulf of St. Lawrence, 1982-2012. (B) Lomb-Scargle periodogram of the smoothed total larval abundance index of snow crab showing a clear peak at a frequency of 0.129 (period= \sim 7.8 years).

2.5.2 Climate and biotic variables

Prior to 1991-1992, timing of ice retreat and surface water temperature were apparently trendless, whereas the CIL was cooling (Figure 2.5A-C). Afterwards, all three climate variables indicated that the southern GSL was warming, consistent with the observations of Galbraith *et al.* (2016) for the GSL as a whole. The timing of ice retreat showed a significant negative trend from 1992 on ($\tau=-0.60$, $p<0.001$), with ice retreating on average 2 days earlier per year (Figure 2.5A). For comparison, the actual start of the bloom measured over the period 1998-2012 advanced by an average of 0.5 days per year. The CIL temperature index and surface water temperature also displayed a statistically significant warming trend starting in 1991-1992, with temperatures increasing at an average annual rate of 0.12°C ($\tau=0.58$, $p<0.001$) and 0.06°C ($\tau=0.32$, $p=0.032$), respectively (Figure 2.5B-C). The timing

of ice retreat was negatively correlated with the CIL temperature index ($r=-0.61$, $p<0.001$) and surface water temperature ($r=-0.40$, $p=0.035$), while the CIL index and surface temperature were positively correlated with each other ($r=0.40$, $p=0.037$).

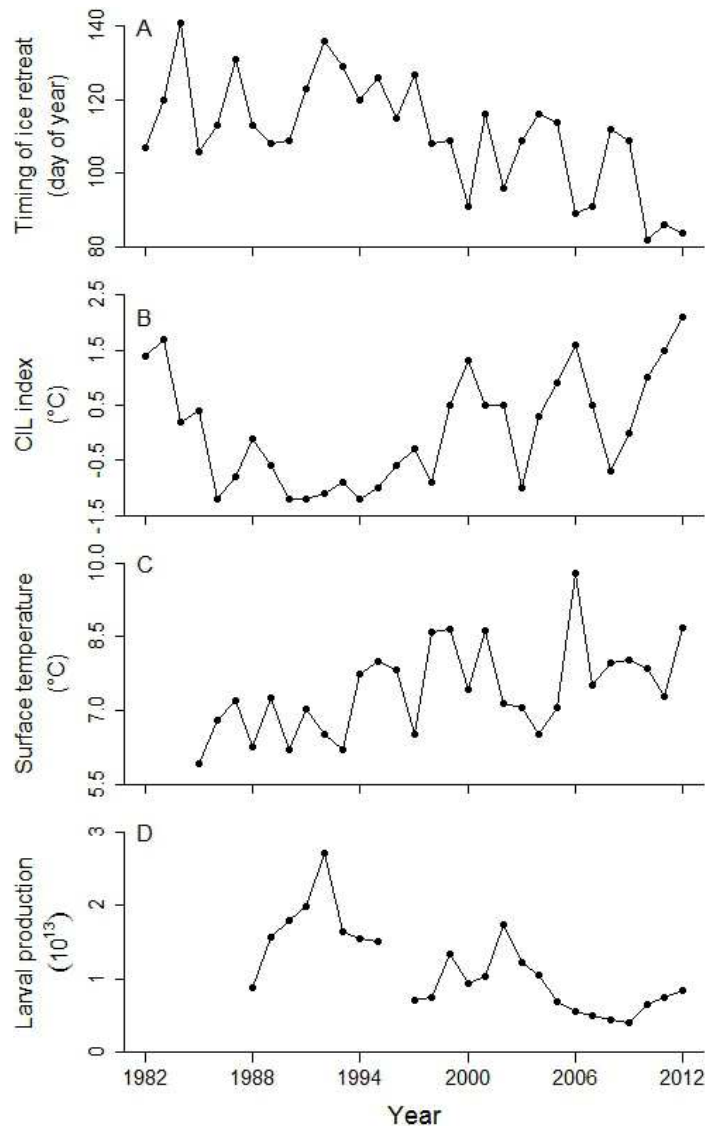


Figure 2.5 Variables used in GAM analysis to explain variation in larval phenology and abundance indices of snow crab, toad crabs and rock crab: (A) the day of year of ice retreat, (B) the CIL temperature index developed by Gilbert and Pettigrew (1997) and updated by Galbraith *et al.* (2016), (C) the mean surface water temperature in May-June, and (D) the index of snow crab larval production.

The larval production index of snow crab followed a negative trend over the period 1988-2012 ($\tau=-0.52$, $p<0.001$; Figure 2.5D). Larval production was high during the period 1988-1995, with a maximum reached in 1992, but remained moderately low afterwards with an exceptionally weak value in 2009.

2.5.3 GAM analyses

The models best explaining variations in larval phenology, both for snow crab and toad crabs, included the timing of ice retreat and surface water temperature (Table 2.2). The two variables were highly significant ($p<0.002$) and accounted for 76.3% and 79.4% of the variation (i.e. deviance) in the phenology index of snow crab and toad crabs, respectively. The phenology indices of both taxa were positively associated with timing of ice retreat and negatively associated with surface temperature (Figure 2.6). We reran the two models for the period 1998 to 2012 after replacing the timing of ice retreat with the day of start of the spring bloom. These alternative models accounted for 90.8% and 84.2% of the variation in the larval phenology index of snow crab and toad crabs, respectively (Appendix A, Table A.4). Over the period 1998-2012, timing of ice retreat and start of the spring bloom had similar explanatory power (Appendix A, Tables A.4 and A.5). As was the case for the timing of ice retreat, spring bloom start date had a significant positive effect on the phenology index of both taxa ($p<0.02$; Appendix A, Figure A.4). Surface water temperature had a stronger effect on the larval phenology index of snow crab than timing of ice retreat (and start of the spring bloom), whereas the two variables were similarly important in explaining variations in the phenology index of toad crabs (Table 2.2; Appendix A, Tables A.4 and A.5). Some of the candidate GAM models that included the CIL temperature index also had a considerable level of empirical support (i.e. $\Delta AIC<4$, see Appendix A, Table A.2). In fact, the larval phenology

index of snow crab and toad crabs was negatively correlated to the CIL index ($r=-0.43$ – -0.50 ; $p<0.01$).

Table 2.2 Final generalized additive models describing the phenology of larval snow crab and toad crabs. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; Date: median sampling date; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature.

| Parametric terms | | | | | Non-parametric (smoothed) terms | | | | N | % Dev |
|-------------------|----------|-------|----------|----------|---------------------------------|-------|------------------|----------|----|-------|
| Variable | Estimate | SE | <i>z</i> | <i>p</i> | Variable | edf | Chi ² | <i>p</i> | | |
| <i>Snow crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 12.322 | 5.68 | 2.170 | 0.030 | ICE | 1 | 10.39 | 0.001 | 26 | 76.3 |
| Date | -0.067 | 0.033 | -2.022 | 0.043 | ST | 1 | 24.57 | <0.0001 | | |
| <i>Toad crabs</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 19.57 | 5.218 | 3.751 | 0.0002 | ICE | 1.461 | 15.34 | 0.002 | 25 | 79.4 |
| Date | -0.109 | 0.030 | -3.586 | 0.0003 | ST | 1 | 14.55 | 0.0001 | | |

Variation in total abundance of larval snow crab was best explained (73.6%) by the additive effects of environmental factors – timing of sea ice retreat and surface water temperature – and larval production; however, only surface temperature was statistically significant at $p<0.05$ (Table 2.3; Appendix A, Table A.3). Larval abundance of snow crab increased when ice retreated later than day 110 of the year and decreased at surface temperatures $>\sim 8.5^{\circ}\text{C}$ (Figure 2.7A-B). Larval production had a positive linear effect on the abundance of snow crab larvae (Figure 2.7C). After replacing the timing of ice retreat by the magnitude of the spring bloom, the model accounted for 77.2% of the variation in the abundance index of snow crab larvae over the period 1998-2012 (Appendix A, Table A.6). The magnitude of the spring bloom had a significant effect ($p=0.044$), with abundance of snow crab larvae increasing at $>\sim 75$ mg Chl m^2 (Appendix A, Figure A.5). Timing of ice retreat and magnitude of

the spring bloom had similar levels of explanatory power over the period 1998-2012 (Appendix A, Tables A.6 and A.7).

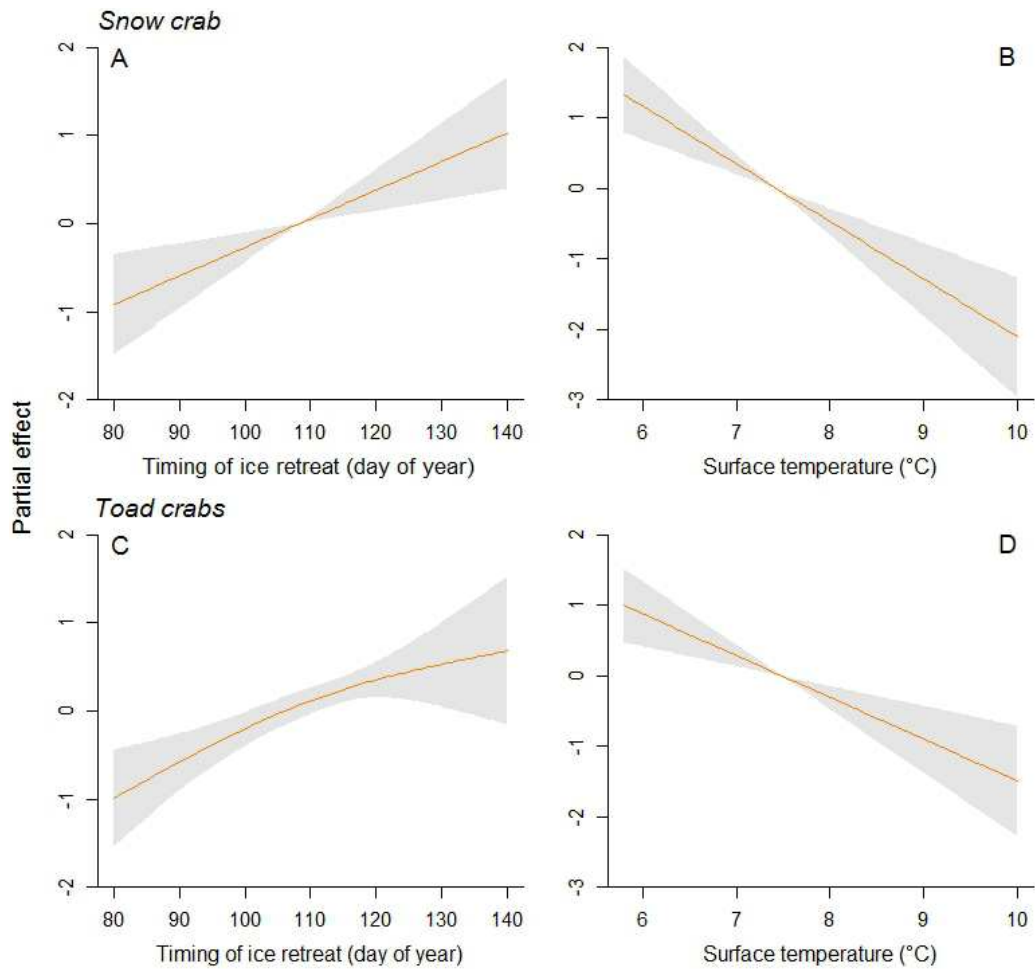


Figure 2.6 Generalized additive model results showing the partial effects of the timing of ice retreat and surface water temperature on the larval phenology index of snow crab (A, B) and toad crabs (C, D). Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown.

The final GAMs for toad crabs and rock crab explained only 18.8-24.5% of variation in total larval abundance (Table 2.3), but larval production was not available as an explanatory factor. Only surface water temperature was selected as best explaining

the variations in larval abundance of these two taxa (Table 2.3). However, toad crabs and rock crab responded in opposite ways to variation in temperature: larval abundance of toad crabs followed a pattern similar to that of snow crab and was negatively impacted by surface temperatures warmer than $\sim 8.5^{\circ}\text{C}$, while larval abundance of rock crab increased linearly with rising temperature (Figure 2.7D-E).

Table 2.3 Final generalized additive models describing the abundance of larval snow crab, toad crabs and rock crab. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. The phenology index was included as an offset within each model. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature; LP: index of larval production.

| Parametric coefficients | | | | | Non-parametric (smoothed) terms | | | | N | % Dev |
|-------------------------|----------|-------|-------|---------|---------------------------------|-------|-------|-------|----|-------|
| Variable | Estimate | SE | t | p | Variable | edf | F | p | | |
| <i>Snow crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 2.817 | 0.159 | 17.68 | <0.0001 | ICE | 2.057 | 2.799 | 0.087 | 22 | 73.6 |
| | | | | | ST | 2.833 | 4.127 | 0.025 | | |
| | | | | | LP | 1 | 3.023 | 0.102 | | |
| <i>Toad crabs</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 2.729 | 0.108 | 25.25 | <0.0001 | ST | 2.696 | 2.643 | 0.052 | 25 | 24.5 |
| <i>Rock crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 3.563 | 0.137 | 25.94 | <0.0001 | ST | 1 | 6.013 | 0.022 | 25 | 18.8 |

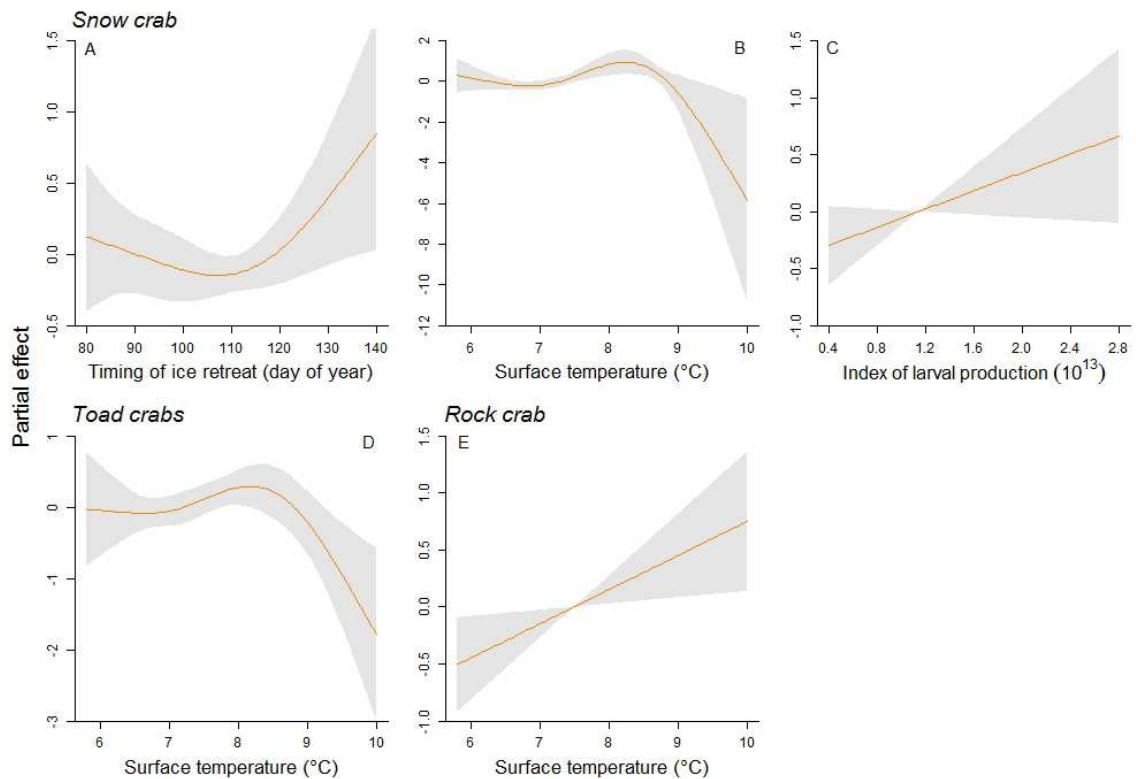


Figure 2.7 Generalized additive model results showing the partial effects of the timing of ice retreat, surface water temperature and larval production index on the larval abundance index of snow crab (A-C), and of surface water temperature on larval abundance indices of toad crabs (D) and rock crab (E). Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown.

2.6 Discussion

Global warming has caused marine organisms to shift towards earlier phenology, including decapod crustaceans (Koeller *et al.*, 2009; Lindley and Kirby, 2010; Richards, 2012). Our study revealed a substantial change in the larval phenology of two predominant brachyurans in the southern GSL during the period 1982-2012. This change was characterized by an increase in the occurrence of late stage larvae (i.e. zoea II and megalopae) in plankton samples, indicating that climate warming

modified both the timing of hatch and larval development rate. As expected, only the rock crab, which tolerates a wider range of temperatures, was positively affected by recent warming, while the stenothermic snow crab and the less stenothermic toad crabs appeared negatively affected.

2.6.1 Phenology

The larval phenology index of snow crab and toad crabs was positively correlated to the start of the spring bloom from 1998 to 2012 and to its demonstrated proxy, timing of ice retreat, over the much longer period 1982-2012. This suggests that the hatch time of both taxa is tracking, to some extent, the interannual variability and advancing trend of the spring bloom. The zoea I of *Chionoecetes* and *Hyas* spp. are at least partially dependent for nutrition on microalgae and on the microzooplankton that follows (Incze and Paul, 1983; Meyer-Harms and Harms, 1993), so tracking that spring bloom would be adaptive. Further, in the case of snow crab, an abundant and high-quality food source may be essential to offset or attenuate the negative effects of GSL surface temperature in May (3.0-7.0°C) during hatch time and initial larval development, which is well below the experimentally-determined optimum range of 9.1-10.8°C for growth and survival of its zoea I (Ouellet and Sainte-Marie, 2017; Yamamoto *et al.*, 2017).

The process by which snow crab (and toad crabs) could adjust hatch time to spring bloom is uncertain. Larval hatching in snow crab appears to be under endogenous (embryo) control (Kuhn *et al.*, 2011), but the cue for hatching remains elusive. Starr *et al.* (1994) provided some evidence that sinking, senescent phytoplankton cues larval release for snow crab in the GSL, potentially allowing for direct/phased coupling between the two events. However, Kuhn *et al.* (2011) refuted this possibility for snow crab on the Scotian Shelf (Atlantic coast of Nova Scotia, Canada) and

suggested, instead, that hatching may be cued by hydrostatic pressure or faster currents associated with spring high tides (also see Stevens, 2003) or triggered by internal embryo pressure or biochemical signals linked to development. Spring tides are not a good candidate cur for matching hatch time to spring bloom, because their occurrence is not correlated to time of spring bloom (or ice retreat). Notwithstanding the need to further explore hypothesis of a direct phytoplankton cue for larval release, one possibility consistent with an internal trigger for larval release is that hatch time has evolved to reflect regional (basin-scale) long-term average bottom temperatures and bloom times, as seems to be the case for the northern shrimp *Pandalus borealis* (Koeller *et al.*, 2009). Moreover, if this was not the case for snow crab and toad crabs, internal cues linked to embryo development could potentially also allow for some degree of finer adjustment to interannual variability in spring bloom time. Indeed, development rate in later-stage embryos of snow crab is directly related to incubation temperature, such that embryos mature and become competent for hatching sooner in warmer than in colder water (Moriyasu and Lanteigne, 1998; Webb *et al.*, 2007). In our study, CIL temperature during late egg incubation was negatively correlated with both time of ice retreat and the larval phenology indices of snow crab and toad crabs. Although there is some evidence of adjustment to the timing of the bloom, we cannot say with our data how effective this adjustment is to track the change in phenology of the bloom.

Additionally, the negative effect of surface water temperature on the larval phenology of snow crab and toad crabs found in our study very likely reflects temperature-induced changes in the duration of their larval stages (O'Connor *et al.*, 2007). Warmer temperatures increase metabolic and growth rates, which can lead to shorter stage durations (Fisher, 2006) as demonstrated in snow crab (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet and Sainte-Marie, 2017) and toad crabs (Anger, 1983, 1984). Based on a mean warming of surface temperature of $\sim 1.4^{\circ}\text{C}$ in our study area over the period

1991-2012 and the larval development regressions from Ouellet and Sainte-Marie (2017), the durations of snow crab zoea I and zoea II stages are expected to have decreased from ~43 to 35 days and from ~44 to 36 days, respectively, for an overall average decline of ~16 days. Thus, more recently, a greater proportion of larvae hatching around mid-May, the known period of peak larval release in the GSL during the 1990s (Sainte-Marie, 1993; Conan *et al.*, 1996), would be expected to reach the zoea II stage by the date of our June surveys. Also, the presence of megalopae only in the plankton samples of the last decade further supports the idea that snow crab and toad crab larvae have recently been developing faster due to higher temperatures. Interestingly, surface temperature was as a stronger driver of the variations in the phenology of snow crab than the timing of ice retreat (i.e. spring bloom). Since the phenology index was based on the proportion of zoea I in samples and that temperature determines when larvae molt to the next stage, they probably reflect to a greater extent the faster rate of development than the earlier timing of larval release. However, this did not appear to be the case in toad crabs, for which timing of ice retreat and surface temperature were equally important in explaining variations in phenology.

2.6.2 Abundance

The larval abundance of snow crab fluctuated periodically over the study period with peaks recurring approximately every 8 years. This 8-year period is the same as the cycle length previously reported for snow crab in the northwest GSL (Sainte-Marie *et al.*, 1996, Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I) and is similar to the 7-year cycle reported for the eastern Bering Sea (Ernst *et al.*, 2012). Moreover, our analysis provides evidence for the existence of synchrony among snow crab populations in the GSL. Peaks in larval abundance in our study area occurred almost simultaneously with the peaks in the abundance of age 0⁺ snow crabs from the Baie Sainte-

Marguerite population in the northwest GSL (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). This result is consistent with findings from Puebla *et al.* (2008), showing that snow crab within Atlantic Canada from southern Labrador to Nova Scotia had no significant genetic spatial structure, and it indicates high connectivity among populations through larval dispersal. Considering circulation patterns in the GSL, this is probably a directional larval connectivity from north to south and there is further evidence based on size structure of larvae that the north is feeding the south to a certain extent (Ouellet and Sainte-Marie, 2017). The similarity in snow crab larval abundance in the GSL could also be due to a Moran effect (i.e. due to spatially correlated extrinsic effects such as weather; Liebhold *et al.*, 2004). Indeed, Colton *et al.* (2014) suggested that the synchrony between the blue crab (*Callinectes sapidus*) populations along the U.S. east coast resulted from a combination of both larval dispersal and a Moran effect due to the position of the north wall of the Gulf Stream or winter temperature. In this study, surface temperature is also an important driver of snow crab recruitment in the northwest GSL (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I) and may thus be in part responsible for the synchrony between the northern and southern GSL.

The warming trend observed in the study area since the early 1990s appears to have been responsible for the observed decline in the larval abundance of snow crab. Surface temperature stood out as having a negative influence on the larval abundance of snow crab. Warmer surface waters may have been physiologically unfavorable for larvae, resulting in poorer larval growth and survival (Yamamoto *et al.*, 2014; Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). Timing of ice retreat, used as a proxy for the magnitude of the spring bloom, was also selected in the best model explaining variations in the abundance index of snow crab larvae (although not statistically significant at $p < 0.05$). Sea ice extent may have an indirect effect on larval survival by affecting the magnitude of the spring bloom (Szuwalski and Punt, 2013). Ouellet *et al.* (2011)

found that larval survival of northern shrimp was higher during years when the phytoplankton bloom attained high concentrations of chlorophyll a. In our study, however, snow crab larval abundance was higher when ice retreat was late and bloom magnitude was relatively low. Although late ice retreat results in a bloom of lower intensity, it could be associated to better food quality for crabs. Sommer and Lengfellner (2008) found that higher temperatures (e.g. due to early ice retreats) reduced food quality for copepod zooplankton by shifting the distribution of phytoplankton size towards smaller individuals. The relationship between the abundance of snow crab larvae and the magnitude of the spring bloom also showed that abundance was high at higher levels of bloom magnitude. A high magnitude bloom may increase food availability and thus still result in good larval survival even if food quality is reduced.

The larval production index, based on the abundance of mature female snow crabs in the study area, was also selected as best explaining the variability in snow crab larval abundance (although not statistically significant at $p < 0.05$). The positive relationship between snow crab larval production and pelagic larval abundance found in this study is consistent with a previous short-term study linking larval abundance to adult female abundance (Incze *et al.*, 1987) and with a long-term study linking larval production to abundance of the age 0⁺ benthic stage (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). Larval production in the study area was high during the period 1988-1995, but remained moderately low afterwards, which was consistent with the decrease in larval abundance observed during the second half of the study period. The larval production index, i.e. the female spawning biomass, of snow crab displayed a declining trend over the study period that was more apparent than the one seen in the larval abundance index. One possibility is that the CIL warming sustained since the mid-1990s in the southern GSL may have been particularly disadvantageous to the early benthic stages of snow crab and have, at a lag, reduced subsequent adult female

abundance. These early stages are the most stenothermic of all life history stages, with a thermal preferendum in the range of 0-2°C, and are thus considered the weakest link in the snow crab life cycle (Dionne *et al.*, 2003). In the eastern Bering Sea, recruitment success of snow crab was found to differ between warm and cold years due to differences in the size of suitable habitat for larval settlement and survival of early benthic stages (Parada *et al.*, 2007, 2010). In the southern GSL, the extent of suitable snow crab thermal habitat has been decreasing since the early 1990s and is expected to continue shrinking as climate change increases (Chassé *et al.*, 2015). Continued warming due to climate change may, therefore, have further detrimental effects on cold-water species such as snow crab as climatic conditions become more and more unfavourable to larval survival and size of suitable settlement habitat decreases.

The warming trend observed in the study area appears to have been favorable to rock crab larvae and moderately unfavorable to toad crab larvae, which are less stenothermic and appear to have a slightly higher thermal optimum than snow crab. The demographic response of local or regional populations of marine species to an increase (or decrease) in temperature depends on the difference between the local/regional ambient temperature and the optimum/preferendum of the species (Pörtner, 2010). Therefore, species that are at the northern limit of their distribution may increase in abundance, while species that are at the southern limit of their distribution may decrease in abundance as they get close to or above their limit of thermal tolerance (Rijnsdorp *et al.*, 2009). The positive effect of temperature on abundance of rock crab larvae only is consistent with experimental studies showing highest survival rates at warmer temperatures than larvae of snow crab and toad crab.

In summary, this study provided evidence that snow crab and toad crab larvae exhibited a shift towards earlier phenology over the past 30 years in the southern GSL

in response to climate warming. This change appeared to be the result from a shift in both the timing of hatch and larval development rate. The warming trend appears to have been unfavorable to snow crab, which is the most cold-specialised and stenothermic of the crab taxa examined in this study. On the other hand, the warming trend appears to have been beneficial for rock crab. As cold-water species decline, species that have an increased capability to tolerate higher temperatures, such as rock crab, may become more common. Though we found a significant shift in the larval phenology of snow crab and toad crabs, the methodologies used in this study did not allow to determine the relative importance of the advancement of the larval release date versus the faster rate of larval development in the phenological change. Distinguishing the relative role of these two processes would allow us to better understand and predict the impacts of climate change on snow crab abundance.

2.7 Acknowledgments

Kim Émond was supported by a doctoral research scholarship from Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FQRNT). All plankton samples, climatic data and adult female snow crab abundance data were obtained from research surveys conducted by the Department of Fisheries and Oceans of Canada. We are especially grateful to the crews of CCGS Teleost and CCGS Hudson for collecting plankton samples, and to C. Méthot, C. Vanier, L. Régimbald and H. Dionne for their assistance in sorting some of the plankton samples. Special thanks to François Grégoire for his help in explaining the kriging process.

CHAPITRE III

MODELLING POPULATION DYNAMICS OF SNOW CRAB: IMPORTANCE OF
DENSITY-DEPENDENT INTERCOHORT PROCESSES AND
ENVIRONMENTAL STOCHASTICITY

Kim Émond^{1,2}, Volker H. W. Rudolf³, Bernard Sainte-Marie², and Joël Bêty¹

¹Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, G5L 3A1, Rimouski, Québec, Canada

²Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, 850 Route de la Mer, G5H 3Z4, Mont-Joli, Québec, Canada

³BioSciences, Rice University, Houston, Texas 77005, USA

Manuscrit en préparation pour la revue scientifique *Ecological Modelling*.

Contribution des auteurs (initiales) :

Développement du modèle : KÉ, VR

Interprétation des résultats : KÉ, VR, BSM, JB

Rédaction du manuscrit : KÉ

Commentaires et correction du manuscrit : KÉ, VR, BSM, JB

Financement : KÉ, BSM

3.1 Résumé

Les changements périodiques d'abondance, ou cycles de population, sont communs chez une variété d'espèces et sont l'un des phénomènes écologiques les plus étudiés. Il est devenu de plus en plus clair que les facteurs densité-dépendants et densité-indépendants affectent les fluctuations périodiques d'abondance, mais il reste beaucoup d'incertitudes sur la façon dont ces facteurs interagissent entre eux pour produire des cycles. Nous avons développé un modèle de population structuré par stade pour examiner le rôle des processus densité-dépendants (c.-à-d., cannibalisme) et de la stochasticité environnementale (c.-à-d., variabilité du recrutement) dans la dynamique cyclique des populations du crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*). Certaines populations de crabes des neiges subissent des fluctuations d'au moins un ordre de grandeur en raison d'un recrutement très variable avec des pics survenant environ tous les 7-8 ans, une période équivalente au temps de génération. Le modèle a été construit en utilisant des paramètres estimés à partir d'un relevé à long terme mené dans le nord-ouest du golfe du Saint-Laurent (GSL, est du Canada). Les résultats du modèle ont ensuite été comparés à la dynamique de la population de crabe des neiges du nord-ouest du GSL. Nos résultats ont montré qu'une combinaison de processus densité-dépendants et stochastiques était nécessaire pour produire une dynamique de population cohérente avec celle de la population de crabe des neiges dans le nord-ouest du GSL. Les cycles de population pourraient résulter d'effets de résonance de cohorte, un phénomène caractéristique de certaines populations sémelipares et structurées par âge dans lesquelles les cohortes interagissent entre elles par le biais du cannibalisme et/ou de la compétition intraspécifique. Le modèle de population développé dans cette étude pourra éventuellement servir d'outil pour simuler les impacts de changements environnementaux sur la dynamique cyclique des populations du crabe des neiges.

Mots-clés : cycles de population, crabe des neiges, cannibalisme, stochasticité environnementale, variabilité du recrutement, résonance des cohortes

3.2 Abstract

Periodic changes in abundance, or population cycles, are common in a variety of species and are one of the most widely studied ecological phenomena. It has become increasingly clear that both density-dependent and density-independent factors affect population fluctuations, but there remains considerable uncertainty in how such density-dependent and density-independent factors interact with each other in shaping cyclic population dynamics. Here, we developed a stage-structured population model to investigate the role of density-dependent intercohort processes (i.e. cannibalism) and environmental stochasticity (i.e. variability in recruitment) in promoting cyclic population dynamics in the snow crab *Chionoecetes opilio*. Snow crab populations can undergo one order-of-magnitude fluctuations in abundance due to highly variable recruitment with peaks recurring approximately every 7-8 years, a period equivalent to the mean generation time. We built our model using parameter estimates derived from long-term population monitoring conducted in the northwest Gulf of St. Lawrence (GSL, eastern Canada) and then compared the properties of the simulated populations with the cyclic dynamics observed in the monitored snow crab population. Our results showed that a combination of density-dependent processes and stochasticity were required to produce population dynamics consistent with empirical observations in the snow crab population in the northwest GSL. The population cycles of period equal to the mean generation time may arise from cohort resonant effects, a phenomenon characteristic of some semelparous, age-structured populations in which cohorts interact with each other through cannibalism and/or intraspecific competition. The population model developed in this study may eventually be used as a tool to simulate the impacts of environmental changes on the cyclic dynamics of snow crab populations.

Keywords: population cycles, snow crab, cannibalism, environmental stochasticity, recruitment variability, cohort resonance

3.3 Introduction

Population cyclicity is a common ecological phenomenon (Kendall *et al.*, 1998) that can lead to serious management and socio-economic issues, for example during periodic insect outbreaks (Myers and Cory, 2013) or troughs in abundance of economically important fish stocks (Shelton and Mangel, 2011). The mechanisms driving cyclic fluctuations in animal populations remain a controversial topic in ecology (e.g. Berryman, 1996; Gauthier *et al.*, 2009; Martínez-Padilla *et al.*, 2014). The long-running debate over the relative importance of density-dependent versus density-independent factors in determining population size has led to the conclusion that both types of factors are important for understanding population fluctuations (Bjørnstad and Grenfell, 2001; Coulson *et al.*, 2004). However, it is less clear how such density-dependent and density-independent factors interact with each other in shaping cyclic population dynamics (Barraquand *et al.*, 2017).

Generational cycles (i.e. cycles with a period equal to the average generation time) in age- and size-structured populations are typically attributed to deterministic intraspecific interactions, particularly intercohort cannibalism and competition among and between cohorts (Briggs *et al.*, 2000; Claessen *et al.*, 2000; Nakamura *et al.*, 2004). However, in some cases, intra- or intercohort interactions do not appear to be necessary to produce such generational cycles (Myers *et al.*, 1998; White *et al.*, 2014a). For example, White *et al.* (2014a) analyzed a stochastic age-structured model of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations in British Columbia, Canada with a density-dependent egg-recruitment relationship, but with no interactions between or among cohorts, and showed that generational cycles can originate purely from environmental stochasticity. On the other hand, several studies have provided clear evidence of the inability of purely stochastic or purely deterministic models to capturing cycles, implying that cyclic dynamics are produced by intertwined

endogenous (intra- or intercohort interactions) and exogenous (environmental stochasticity) forces. A stochastic mechanistic model provided evidence that the 10-year cycles in Dungeness crab (*Cancer magister*) populations off the west coast of the United States were driven by density-dependent recruitment and intercohort cannibalism combined with environmental stochasticity (Higgins *et al.*, 1997). Using a simple stochastic age-structured model, Bjørnstad *et al.* (1999) concluded that the generational cycles of the cod (*Gadus morhua*) populations in Skagerrak, Norway resulted from intercohort competition and/or cannibalism and stochastic recruitment. Similarly, the 2-year cycles in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations along the North Pacific rim apparently resulted from the interaction of environmental stochasticity and density-dependent mortality between lineages (Krkošek *et al.*, 2011). Hence, the role of intra- or intercohort interactions and environmental stochasticity in age- and size-structured populations that exhibit generational cycles is still unclear.

In this paper, we developed a discrete-time, stage-structured population model to investigate the role of density-dependent intercohort processes and environmental stochasticity in promoting cyclic population dynamics in the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, Majoidea, Oregoniidae). Cyclicity in snow crab populations occurs as early as the larval phase (see Chapter II) and results in highly variable recruitment to the benthic population (see Chapter I). Snow crab is one of the most important commercial fishery resources, both in terms of quantity and value of landings, in the northern Hemisphere (FAO, 2017). However, because of its cyclic nature, snow crab fisheries have fluctuated greatly over time, with periods of low resource availability being a concern to fishery managers and severely impacting crab-dependent communities and industries. Abundance surveys indicate that some snow crab populations can undergo one order-of-magnitude fluctuations in abundance due to highly variable recruitment with peaks recurring approximately every 7-

8 years, a period equivalent to the mean age at the time of first reproduction in female snow crabs (Caddy *et al.*, 2005; Ernst *et al.*, 2012; Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). Previous studies suggested that intercohort cannibalism could be responsible for the 8-year generational cycles observed in snow crab (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Lovrich and Sainte-Marie, 1997; Émond *et al.*, 2015). We tested this hypothesis by generating simulations with population matrix models including density-dependent interactions (i.e. cannibalism) and by adding stochastic effects (i.e. variability in recruitment). We built our models using parameter estimates derived from long-term population monitoring conducted in the northwest Gulf of St. Lawrence (GSL, eastern Canada). We then compared the properties of the simulated populations with the cyclic dynamics observed in the monitored snow crab population.

3.4 Methods

3.4.1 Study species

The snow crab is a cryophilic (i.e. prefers cold temperatures, about -1 to 4°C) and stenothermic (i.e. capable of surviving over only a narrow range of temperatures) species that is widely distributed in coastal and bathyal waters of the north Atlantic and Pacific oceans (Alvsvåg *et al.*, 2009; FAO, 2017). Females spawn in late winter/spring and incubate their eggs during 1 or 2 years depending on temperature (Moriyasu and Lanteigne, 1998). Eggs hatch in spring into larvae that spend 3-5 months in the plankton before settling to the bottom and metamorphosing into the first benthic stage, (called instar I; Lovrich *et al.*, 1995; Ouellet and Sainte-Marie, 2017). Like all crustaceans, snow crab grows discontinuously by molting and each intermolt stage is called an instar that is generally designated by a roman numeral. Snow crab growth per molt is considered conservative and largely independent of temperature, because size-at-instar appears similar across occupied geographic ranges (e.g. Comeau *et al.*, 1998; Orensanz *et al.*, 2007). The duration of intermolt, on the

other hand, may vary among geographic locations or years because it is inversely related to temperature in the species' narrow thermal habitat (Dawe *et al.*, 2012b; Yamamoto *et al.*, 2015). The duration of intermolt is similar between the sexes at a given instar and in typically colder conditions (<1-2°C), instars I-V last about 6 months, whereas subsequent instars persist for one year or more (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998; Comeau *et al.*, 1998). Crabs cease to grow when they reach the fully mature adult phase at a terminal molt; this process can occur between instars IX-XI for females and IX-XIV for males (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). Since most males complete their terminal molt at a larger size, ~2-3 instars more, than females, adult snow crabs are characterized by a marked sexual dimorphism in body size and age (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Mean life expectancy after terminal molt is only 2-4 years for females (Drouineau *et al.*, 2013) and up to 4-6 years for males in an unexploited population (Fonseca *et al.*, 2008). Prior to terminal molt, crabs of both sexes can skip one or more molts (called skip-molters; Comeau *et al.*, 1998; Hébert *et al.*, 2002; Dawe *et al.*, 2012b). The frequency of skip-molting is positively related to body size and may increase with decreasing temperature (Dawe *et al.*, 2012b) or with growing conspecific density (Comeau *et al.*, 1998). In an unexploited population, the largest male snow crabs can live up to about 20 years of age (Fonseca *et al.*, 2008).

As a large and abundant predator, snow crab has a strong influence on the structure of marine benthic ecosystems (Quijón and Snelgrove, 2005a, 2005b) and can be highly cannibalistic (Sainte-Marie and Lafrance, 2002; Squires and Dawe, 2003; Kolts *et al.*, 2013). Laboratory and field studies suggest that snow crab exhibit size-dependent cannibalistic interactions and that refuge from cannibalism is reached at a size of about 50 mm in carapace width (CW; Dutil *et al.*, 1997; Lovrich and Sainte-Marie, 1997). In eastern Canada, only male snow crab with a minimum legal size of 95 mm CW may be harvested. In the northwest GSL, males generally reach legal size by

instar XII, at an age of about 9 years since settlement to the bottom (Sainte-Marie *et al.*, 1995).

3.4.2 Data source

Unless stated otherwise, the data used to estimate the parameters included in the matrix model come from an annual trawl survey conducted by the Department of Fisheries and Oceans to monitor the snow crab population in Baie Sainte-Marguerite, a small bay (~400 km²) located in the northwest GSL in eastern Canada (Sainte-Marie *et al.*, 1996). The survey has been conducted each spring (late April to late May) since 1989 using a beam trawl fitted with a 15 mm mesh netting in the codend that samples all benthic instars, including the earliest (smallest) instars. The following information was recorded for all snow crabs caught: size, sex, shell condition, and maturity status. Size, expressed in terms of CW (in millimeters), was measured to classify individual crabs by instar (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). Shell condition was rated 1 (clean-soft), 2 (clean-hard), 3 (intermediate), 4 (dirty-hard), or 5 (dirty-soft), and this scale reflects gradual changes in the exoskeleton with time elapsed since the last molt (Sainte-Marie, 1993; Fonseca *et al.*, 2008). Maturity status was categorized on the basis of whether snow crabs had undergone their terminal molt (i.e. adult) or not (i.e. sub-adult) and was determined based on relative changes in chela height for males and abdomen width for females (Sainte-Marie and Hazel, 1992; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). Adult females were further classified as primiparous (first brood) or multiparous (second or subsequent brood). Skip-molters were identified as sub-adult crabs that had a shell condition ≥ 3 during each sampling period; these crabs had not molted for more than 1 year (Fonseca *et al.*, 2008). A total of 104,311 snow crabs were sampled across all years (1989-2015). Detailed information on the sampling methods is given by Émond *et al.* (2015).

3.4.3 General model structure

We constructed a Lefkovitch population matrix model that consisted of 29 stages based on sex, instar/size and maturity status (sub-adult or adult). The model includes 7 female sub-adult stages (stages 1-7), 6 female adult stages (stages 8-13), 10 male sub-adult stages (stages 14-23) and 6 male adult stages (stages 24-29; Figure 3.1). Females and males differ in the number of stages because of differences in instar/size at terminal molt (see section 3.4.1). The instars constituting each stage were set so that individuals could increase by one stage per year, and therefore most stages consisted of one instar, except for stages 1-3 and 14-16, which included 2 instars (Figure 3.1). The size classes used in the model were defined according to the CW range of the instars in each stage determined from size-frequency distribution analysis (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998; Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I; see Appendix B, Figure B.1).

We assumed that i) individuals of stages 1-7 (female instars I-X) and 14-23 (male instars I-XIII) could either molt and progress to the next stage or skip a molt and remain in the same stage and ii) individuals of stages 5-7 (female instars VIII-X) and 18-23 (male instars VIII-XIII) could also undergo a terminal molt and become adults (Figure 3.1). Female adult stages 9, 11 and 13 were added to simulate a biennial egg incubation period (Sainte-Marie, 1993). Female and male stages could interact only through cannibalism.

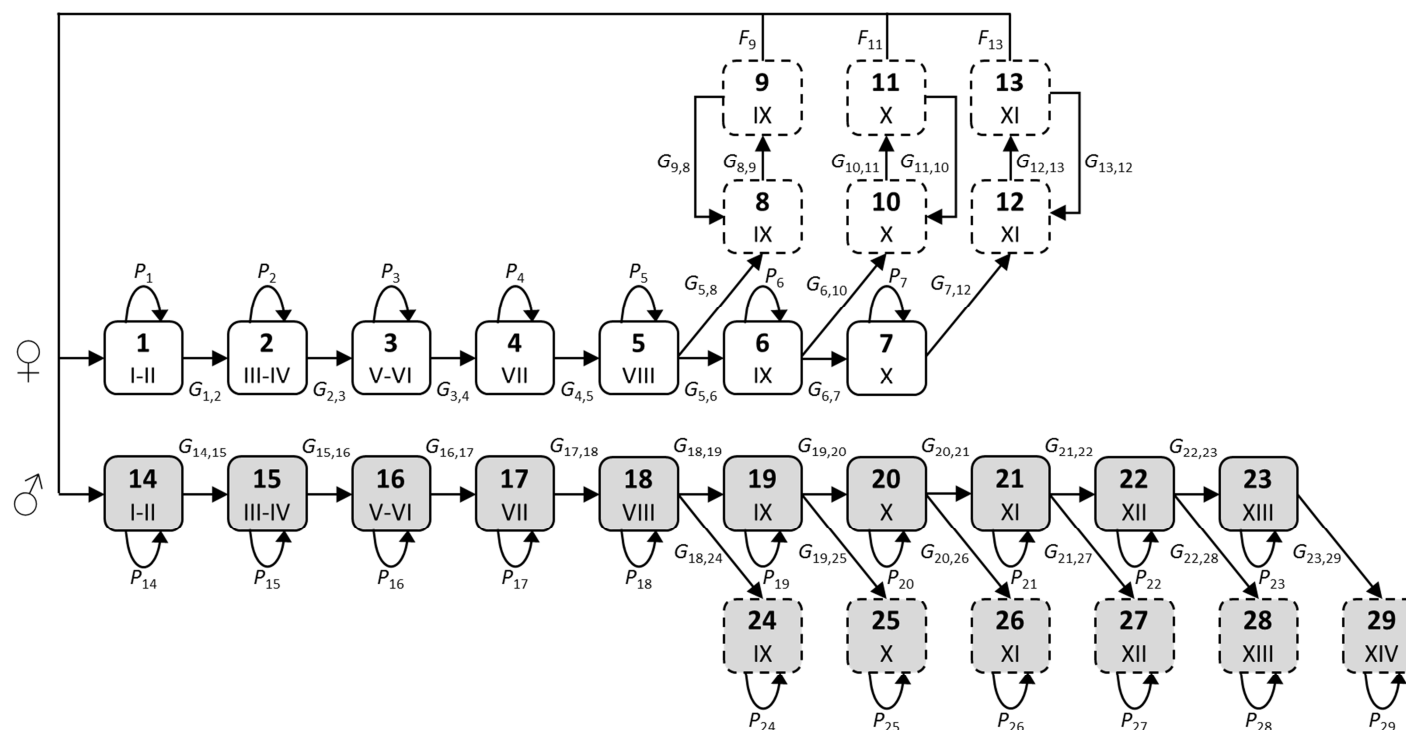


Figure 3.1 Life-cycle diagram used to construct the stage-structured population matrix model. A total of 29 stages were defined according to sex, size/instar and maturity status. $G_{i,j}$ is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time step and progressing to the next sub-adult or adult stage j , P_i is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time-step and remaining in the same stage and F_i represents the fertility of an individual in stage i . White cases=female stages, gray cases=male stages, full line=sub-adult stages, dashed line=adult stages.

The model projected the population size from one year to the next by:

$$N_{t+1} = A_t N_t$$

where N_t is a vector representing the numbers of individuals in each stage at time t and A is a Lefkovitch projection matrix corresponding to the life-cycle diagram in Figure 3.1. The subscript t on A indicates that the matrix entries vary in time. The matrix A_t has the form given in Appendix B, Figure B.2: $P_{i,t}$ is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time-step and remaining in the same stage, $G_{i,j,t}$ is the probability of an individual in stage i at time t surviving a time step and progressing to the next sub-adult or adult stage j , and F_i represents the fertility of an individual in stage i , i.e. its per capita offspring production (i.e. stages 1 and 14). Following Caswell (2001), the projection matrix parameters $P_{i,t}$ and $G_{i,j,t}$ were calculated using estimates of the probability $\sigma_{i,t}$ that an individual in stage i at time t survives to the next time step and the probability δ_i that an individual skips a molt. For stages 5-7 and 18-23 that also had the possibility of molting to an adult stage (see above), $P_{i,t}$ and $G_{i,j,t}$ also depended on the probability ε_i of undergoing a terminal molt. Values for $P_{i,t}$ and $G_{i,j,t}$ were thus calculated as:

$$P_{i,t} = \begin{cases} \sigma_{i,t} \delta_i & \text{if } i=1-4, 14-17 \\ \sigma_{i,t} \delta_i (1 - \varepsilon_i) & \text{if } i=5, 6, 18-22 \\ \sigma_{i,t} (1 - \varepsilon_i) & \text{if } i=7, 23 \\ \sigma_{i,t} & \text{otherwise,} \end{cases}$$

and

$$G_{i,j,t} = \begin{cases} \sigma_{i,t} (1 - \delta_i) & \text{if } i=1-4, 14-17 \\ \sigma_{i,t} (1 - \varepsilon_i - P_{i,t}) & \text{if } i=5, 6, 18-22 \text{ and } j=6, 7, 19-23 \\ \sigma_{i,t} \varepsilon_i & \text{if } i=5-7, 18-23 \text{ and } j=8, 10, 12, 24-29 \\ \sigma_{i,t} & \text{otherwise.} \end{cases}$$

In our model, survival probabilities represented natural mortality exclusive of cannibalism, mortality due to inter-stage cannibalism and fishing mortality (and were estimated as follows:

$$\sigma_{i,t} = \begin{cases} e^{-(M_i + C_{i,t})} & \text{if } i=1-6, 8, 9, 14-19, 24 \\ e^{-(M_i + F)} & \text{if } i=22, 23, 27, 28 \text{ and } 29 \\ e^{-M_i} & \text{otherwise,} \end{cases}$$

where M_i is the instantaneous rate of natural mortality exclusive of cannibalism of stage i , $C_{i,t}$ is the instantaneous mortality rate due to cannibalism of stage i at time t , and F is the instantaneous fishing mortality rate.

3.4.4 Estimation of model parameters

3.4.4.1 Skip-molting probability

Based on the method proposed by Somerton (1982b) for tanner crab *Chionoecetes bairdi*, the probability of skip-molting δ was estimated by modelling the proportion that skip-molted in each year of sampling (1991-2015) as a function of CW. First, the proportion skip-molting (Psm) in each 1-mm CW interval x in each sampling year y was calculated for each sex s using the following equation:

$$Psm_{s,x,y} = \frac{sm_{s,x,y}}{m_{s,x,y} + sm_{s,x,y}},$$

where $sm_{s,x,y}$ is the number of crabs in CW interval x of sex s that skip-molted in year y and $m_{s,x,y}$ is the number of crabs in CW interval x of sex s that molted in year y . Pre-molt size of crabs that had molted was estimated by using the inverse of the Hiatt growth equations (i.e. pre-molt CW as a function of post-molt CW) developed for female and male snow crab in Baie Sainte-Marguerite (Sainte-Marie *et al.*, 1995;

Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). The proportions skip-molting in each year were combined to generate a mean proportion by 1-mm CW interval for females and males separately. The skip-molting probability δ of each stage in the model was then estimated from a logistic regression fitted to the sex- and size-specific skip-molting proportions using the mean CW of each stage (Figure 3.2A):

$$\delta_i = \begin{cases} \frac{1}{1 + e^{-(\alpha_{smf} + \beta_{smf}w_i)}} & \text{for } i=1-7 \\ \frac{1}{1 + e^{-(\alpha_{smm} + \beta_{smm}w_i)}} & \text{for } i=14-23, \end{cases}$$

where α_{smf} , β_{smf} , α_{smm} and β_{smm} are parameters of the logistic equations (Table 3.1) and w_i is the mean CW of stage i (Appendix B, Figure B.1). When sampling in Baie Sainte-Marguerite occurred, mostly all females had molted, but male molting could still be in progress (Sainte-Marie *et al.*, 1995; Alunno-Bruscia and Sainte-Marie, 1998). Although the frequency of skip-molting may be overestimated in males, sensitivity analyses indicated that our main results were not affected by changes ($\pm 50\%$) in the estimates (results not shown).

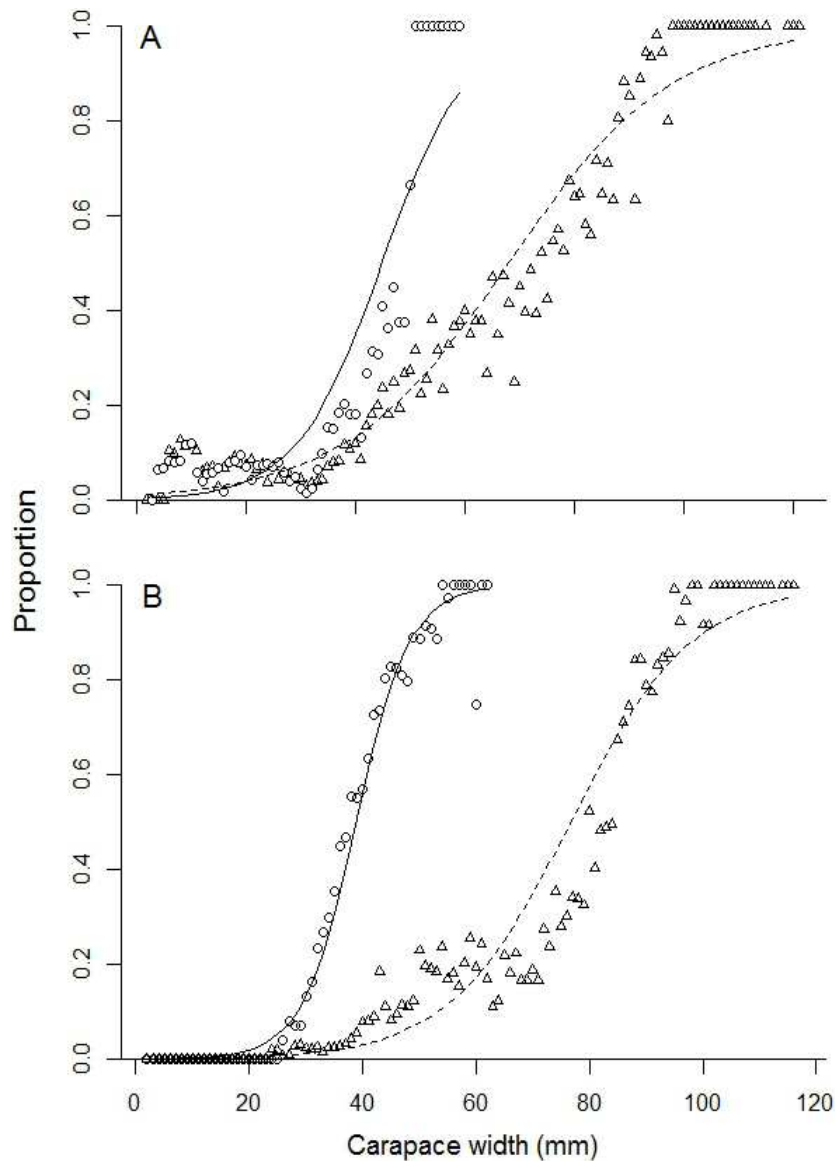


Figure 3.2 Proportion of skip-molters (A) and of terminally molted crabs (B) by 1-mm carapace width interval, and the fitted logistic equations for female (\circ , black full line) and male snow crabs (Δ , black dashed line). Data come from a trawl survey conducted each year since 1989 by the Department of Fisheries and Oceans to monitor the snow crab population in Baie Sainte-Marguerite, eastern Canada. The logistic equations were used to estimate the probabilities of skip-molting and undergoing terminal molt of the population model stages.

Table 3.1 List of parameters that were estimated from field and experimental data. Equations and symbols are explained in the text (see method section).

| Life-history process | Parameter | Value | 95% CI |
|------------------------------|----------------|-----------------------|---|
| Skip-molting | α_{smf} | -5.76 | (-7.25,-4.50) |
| | β_{smf} | 0.13 | (0.10,0.16) |
| | α_{smm} | -4.53 | (-4.94,-4.11) |
| | β_{smm} | 0.07 | (0.06,0.07) |
| Terminal molt | α_{tmf} | -8.20 | (-12.53,-3.87) |
| | β_{tmf} | 0.21 | (0.10,0.32) |
| | α_{tmm} | -7.20 | (-9.88,-4.51) |
| | β_{tmm} | 0.09 | (0.06,0.13) |
| Natural mortality | α_M | 0.74 | (0.15,1.33) |
| | β_M | -0.41 | (-0.75,-0.07) |
| Cannibalism | α_c | 1.33×10^{-7} | $(-7.35 \times 10^{-8}, 3.40 \times 10^{-7})$ |
| | β_c | 0.19 | (0.08,0.30) |
| Stochasticity in recruitment | σ_R | 0.74 | (0.56,0.95) |

3.4.4.2 Terminal molt probability

Similar to the approach taken for estimating probability of skip-molting, the probability of terminal molt ε was estimated by modelling the proportion of snow crabs that completed a terminal molt in each sampling year (1991-2015) as a function of CW. The proportion of newly terminally molted crabs (Ptm) in each sampling year y and each 1-mm CW interval x for each sex s is given by:

$$Ptm_{s,x,y} = \frac{tm_{s,x,y}}{ntm_{s,x,y} + tm_{s,x,y}},$$

where $tm_{s,x,y}$ is the number of crabs in CW interval x of sex s that terminally molted in year y and $ntm_{s,x,y}$ is the number of crabs in CW interval x of sex s that molted in year y , but remained sub-adult. The number of terminally molted crabs was equal to the number of female or male adults that had a shell condition of 1-2 during each sampling period; these crabs had undergone their terminal molt during the past year (Fonseca *et al.*, 2008). The probability of undergoing terminal molt ε of stages 5-7 and 18-23 was then estimated from a logistic regression fitted to the sex- and size-specific proportions of terminally molted crabs using the mean CW of each stage (Figure 3.2B):

$$\varepsilon_i = \begin{cases} \frac{1}{1 + e^{-(\alpha_{tmf} + \beta_{tmf}w_i)}} & \text{for } i=5-7 \\ \frac{1}{1 + e^{-(\alpha_{tmm} + \beta_{tmm}w_i)}} & \text{for } i=18-23, \end{cases}$$

where α_{tmf} , β_{tmf} , α_{tmm} and β_{tmm} are parameters of the logistic equations (Table 3.1).

3.4.4.3 Natural mortality

Instantaneous natural mortality rates (t^{-1}) exclusive of cannibalism were given by:

$$M_i = \begin{cases} \alpha_M w_i^{\beta_M} & \text{for } i=1-7, 14-23 \\ 0.66 & \text{for } i=8-13 \\ 0.23 & \text{otherwise.} \end{cases}$$

We assumed that natural mortality of sub-adult stages 1-7 and 14-23 were equal in both sexes (Figure 3.3). Parameters α_M and β_M (Table 3.1) were determined by fitting the equation to estimates of natural mortality obtained from various field and laboratory sources (Mayrand *et al.*, 2000; Sainte-Marie and Lafrance, 2002; B.

Sainte-Marie, pers. comm; Dutil *et al.*, 2010; Hébert *et al.*, 2011). Instantaneous natural mortality rates of adults were independent of CW and were set to 0.66 year^{-1} (Drouineau *et al.*, 2013) and 0.23 year^{-1} (Szuwalski and Punt, 2012) for female stages 8-13 and male stages 24-29, respectively.

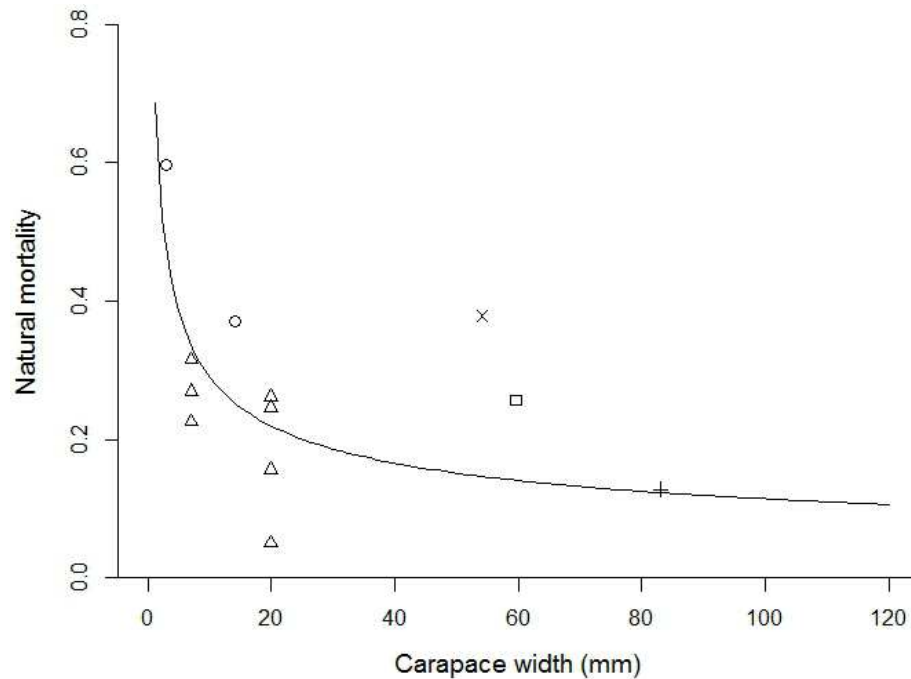


Figure 3.3 Estimates of instantaneous natural mortality rates (year^{-1}) obtained from various laboratory and field sources (○=Sainte-Marie and Lafrance, 2002; Δ=B. Sainte-Marie, pers. comm.; x=Mayrand *et al.*, 2000; □=Dutil *et al.*, 2010; +=Hébert *et al.*, 2011) and the fitted power law curve used to estimate instantaneous natural mortality coefficients for the sub-adult model stages.

3.4.4.4 Cannibalism mortality

Individuals reaching the size of 50 mm CW can escape cannibalism (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich and Sainte-Marie, 1997) and hence only survival of female stages 1-6, 8, 9, and of male stages 14-19, 24, could be reduced by cannibalism in our models.

To determine the cannibal stages preying upon these vulnerable stages, we estimated minimum and maximum prey size as a function of cannibal size by applying quantile regressions at $\tau=0.05$ (lower limit) and 0.95 (upper limit) to the prey-cannibal size relationship illustrated in Lovrich and Sainte-Marie (1997; Appendix B, Figure B.3). A total of 166 potential cannibalistic interactions (i.e. cannibal-prey stage combinations) were identified (Table 3.2).

We estimated per capita instantaneous rates of cannibalism given relative cannibal size (i.e. ratio of cannibal size to prey size) from experimental studies linking daily rates of mortality due to cannibalism of instar I snow crabs in the presence of a single male snow crab of known CW (8-130 mm; Lovrich and Sainte-Marie 1997). Daily rates of cannibalism were then converted into annual rates. However, rates of cannibalism were certainly overestimated because prey were offered at very high densities and not provided with hiding places during the experiment. To obtain rates of cannibalism under more realistic field conditions, we thus calculated the ratio between the density of prey during the experiment of Lovrich and Sainte-Marie (1997) and observed field densities of instar I in Baie Sainte-Marguerite and, assuming that rate of cannibalism is proportional to prey density, divided rates of cannibalism by this ratio. Instantaneous per capita rates of cannibalism were obtained by taking the natural logarithm of the annual per capita rates of cannibalism.

The per capita instantaneous rate of cannibalism on prey stage i by cannibal stage j was then predicted using the following equation:

$$c_{i,j} = \alpha_c \beta_c^{RCS_{i,j}},$$

where $c_{i,j}$ is the per capita instantaneous cannibalism rate ($\text{cannibal}^{-1} t^{-1}$) of cannibal stage j on prey stage i , $RCS_{i,j}$ is the relative cannibal size of the cannibal stage j -prey

stage i combination (Table 3.2), and α_c and β_c are parameters that were determined by fitting the equation to the per capita instantaneous rates of cannibalism given cannibal relative size estimated from the experimental data in Lovrich and Sainte-Marie (1997; Table 3.1, Figure 3.4). The instantaneous rate of cannibalism mortality of each prey stage i at time t was then estimated by:

$$C_{i,t} = \sum c_{i,j} N_{j,t} \text{ for } i=1-6, 8, 9, 14-19, 24,$$

where $N_{j,t}$ is the abundance of each of the cannibal stages j at time t of prey stage i . For a list of the cannibal stages of each prey stage, see Table 3.2 (e.g. for prey stage $i=1$, the cannibal stages are $j=3-5, 16-21$ and $24-26$).

Table 3.2 The 166 cannibalistic interactions considered in the model.

| Prey stages | | Cannibal stages | |
|-------------|--------|-----------------|---------------|
| Female | Male | Female | Male |
| 1 | 14 | 3-5 | 16-21, 24-26 |
| 2 | 15 | 3-13 | 16-21, 24-26 |
| 3 | 16 | 5-13 | 18-29 |
| 4 | 17 | 7, 10-13 | 20-23, 25-29 |
| 5 | 18 | - | 21-23, 26-29 |
| 6, 8, 9 | 19, 24 | - | 22, 23, 27-29 |

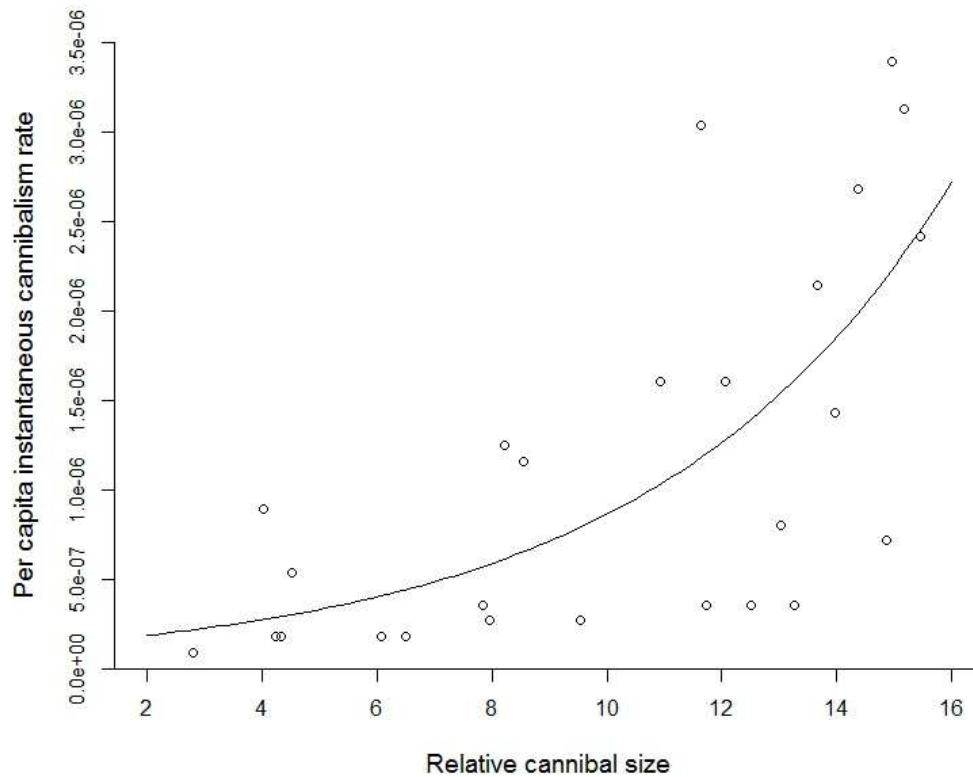


Figure 3.4 Per capita instantaneous rates of cannibalism ($\text{cannibal}^{-1} \text{ year}^{-1}$) estimated from data in Lovrich and Sainte-Marie (1997) and the fitted curve used to estimate the per capita instantaneous rate of cannibalism for each cannibal-prey stage combination in the model. Relative cannibal size was estimated as the ratio of cannibal stage size to prey stage size.

3.4.4.5 Fishing mortality

Only survival of male stages larger than the minimum legal size of 95 mm CW could be reduced by fishing (stages 22, 23, 27, 28 and 29). The instantaneous fishing mortality rate F was set to 0.35, which represents a moderate level of fishing pressure (Siddeek *et al.*, 2004; Cadigan *et al.*, 2017). We use a fixed fishing mortality rate that did not vary with size or maturity status.

3.4.4.6 Fertility

The reproductive process was defined as the transition from eggs through larvae to stage 1 or 14. Only stages 9, 11 and 13 (i.e. adult females in the second year of egg incubation) could produce offspring. Fertility was calculated as:

$$F_i = E_i \sigma_{i,t} s_l \text{ for } i=9, 11 \text{ and } 13,$$

where E_i is the per capita egg production of stage i and s_l is the larval survival rate. Per capita egg production of stages 9, 11 and 13 was estimated using the linear regression of fecundity (i.e. number of eggs per brood) on CW estimated by Sainte-Marie (1993) for primiparous females in Baie Sainte-Marguerite. Although a multiparous female produces more eggs per brood than a similar sized primiparous female (Sainte-Marie, 1993), only the fecundity estimates of primipara were used, because they contribute most to a population's total egg production (Drouineau *et al.*, 2013). Larval survival rate was set to 1.5% (White *et al.*, 2014b). We accounted for the survival rate of stages 9, 11 and 13 in the estimation of fertility, because eggs require two full years of incubation to hatch (Sainte-Marie, 1993).

3.4.4.7 Stochasticity

We introduced stochasticity in recruitment by multiplying at each time step the total offspring production by lognormal random noise:

$$N_{1,14,t+1} = \frac{(\sum F_i N_{i,t}) e^{\xi_t}}{2} \text{ for } i=9, 11 \text{ and } 13,$$

where $\sum F_i N_{i,t}$ is the total offspring production of stage i at time t and $\xi_t \sim N(0, \sigma_R)$ is a Gaussian error term with mean zero and standard deviation σ_R describing

stochasticity in recruitment. The value of σ_R was estimated from a time series of abundance of snow crab larvae in the southern GSL from 1982 to 2012 (Table 3.1; Émond *et al.*, in prep.; thesis chapter II). Because the average annual sex ratio of snow crab early benthic stages is very close to 1 : 1 (Lovrich *et al.*, 1995; Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I), the offspring produced at each time step were equally distributed among stages 1 and 14. The maximum production of stages 1 and 14 allowed during model simulations was 2×10^8 .

3.4.5 Model simulations and analyses

First, we ran the population model without stochasticity in recruitment to examine its deterministic properties. Then, we ran 1000 stochastic simulations of the model. The total number of time-steps for each simulation included a burn-in period of 50 years and a period of 200 years to compute the results. Each simulation began with the same abundance for all stages. The following population time series were extracted from the model after each simulation: population recruitment, primipara abundance and commercial abundance. Population recruitment was calculated as the number of individuals of stages 1 and 14 and primipara abundance as the number of new individuals in stages 8, 10 and 12. Commercial abundance, which represents the number of legal-sized snow crabs (both adolescent and adult) available to the fishery, was calculated as the total number of individuals of stages 22, 23 and 27-29 from which we subtracted the number of new individuals in each stage (these crabs will be available for harvesting 1 year later, when their shells have hardened and they have moved from shallow molting grounds down to deep fishing grounds). All simulated population time series were summarized by calculating the mean population size and the amplitude (standard deviation, sd, of $\log_{10}(\text{abundance})$) of the population oscillations across the 200 time steps.

We quantified the cyclic characteristics of the simulated population time series by computing periodograms and estimating the propensity to cycle and cycle length. For each population time series, we calculated the average periodogram over all simulations using the `avgp` function in the R package `GeneCycle` (Ahdesmaki *et al.*, 2012) to get the main spectral properties of the simulated population time series. The propensity to cycle, which reflects the likelihood for population cycles, was estimated as the percentage of simulations identified as cycling. Cyclicity in simulated time series was determined by calculating the Lomb-Scargle periodogram and estimating the statistical significance of the periodogram maximum based on the null hypothesis of an Ornstein-Uhlenbeck state space process using the `evaluate.pm` function in the R package `peacots` (Louca and Doebeli, 2015). *P*-values were corrected for multiple testing by controlling the false discovery rate (Benjamini and Hochberg, 1995). Only time series with a corrected *p*-value < 0.05 were classified as cyclic. Average cycle length was quantified across each population time series for all simulations classified as cyclic.

Simulation results were compared to the cyclic characteristics of the monitored snow crab population on which we based our parameter estimations. Abundance indices from 1989 to 2017 of population recruitment (instars I and II), primipara and commercial-sized crabs were estimated from the trawl survey conducted each year in Baie Sainte-Marguerite (see section 3.4.2). Details of how abundance indices were estimated can be found in Émond *et al.* (2015). Abundance indices were smoothed using weighted regression (LOESS) prior to analysis to reduce random noise (Ao, 2010). All simulations and analyses were conducted in R 3.3.1 (R Development Core Team, 2016).

3.5 Results

3.5.1 Demographic processes

In both sexes, the probability of skip-molting and of undergoing terminal molt increased with increasing CW (Figure 3.2). The logistic regression models provided good fit to the data, with CW explaining 73-96% of the variability in the probability of skip-molting and of undergoing terminal molt.

The relationship between instantaneous natural mortality rate and CW was best represented by a power law (Figure 3.3). The model provided a relatively good fit to the data, with a Pearson correlation of 0.57 between observed and predicted values (used as a measure of goodness of fit). Mortality rate decreased rapidly up to a CW of ~30 mm and afterwards declined more slowly with increasing CW.

Finally, per capita rate of cannibalism increased exponentially with relative cannibal size (i.e. ratio of cannibal size to prey size), indicating that cannibalism rate increased with increasing size difference between cannibal and prey (Figure 3.4). The exponential model provided a good fit to the data, with a correlation of 0.68 between the observed and predicted values.

3.5.2 Dynamics of the monitored population

The recruitment index of the monitored snow crab population varied annually by almost four orders of magnitude ($sd=0.87$), but this high variability was somewhat dampened in the indices of primipara ($sd=0.82$) and commercial ($sd=0.34$) abundance (Figure 3.5A-C-E). All three indices alternated between periods of low and moderate to high abundance in a near-cyclic pattern, which were best illustrated by the smoothed abundance indices. Periodogram analysis showed a statistically significant

periodicity of 7.0 years ($p=0.034$) in the smoothed index of population recruitment and an almost significant periodicity of 7.3 years ($p=0.062$) in the smoothed index of commercial abundance, while the periodogram of the smoothed index of primipara abundance revealed a significant peak at a period of 13.5 years ($p=0.001$; Figure 3.5B-D-F). While peaks in population recruitment occurred around 1991-1992, 2000, 2008 and 2015, peaks in primipara abundance occurred around 1997 and 2010 (Figure 3.5A-C). The 1991-1992 and 2000 peaks in smoothed population recruitment were echoed by 1999-2000 and 2007-2008 peaks in smoothed commercial abundance (Figure 3.5A-E).

3.5.3 Dynamics of the simulated population

The deterministic population model (without stochasticity in recruitment) produced steady oscillatory dynamics with a significant periodicity of 7.1 years (Figure 3.6). The simulated time series of population recruitment from the deterministic model, however, was of low amplitude ($sd=0.16$). The population model better captured the dynamics of the monitored snow crab population after incorporating stochasticity in recruitment (Figure 3.7). When adding stochasticity, the simulated time series of population recruitment, primipara abundance and commercial abundance exhibited higher annual variability ($sd=0.19-0.50$) than the deterministic model. The model with stochasticity also displayed a high propensity to cycle (97.2-100%). Average cycle length was similar for population recruitment, primipara abundance and commercial abundance (~7.4 years), and was equivalent to the period length of the oscillations predicted by the model without stochasticity.

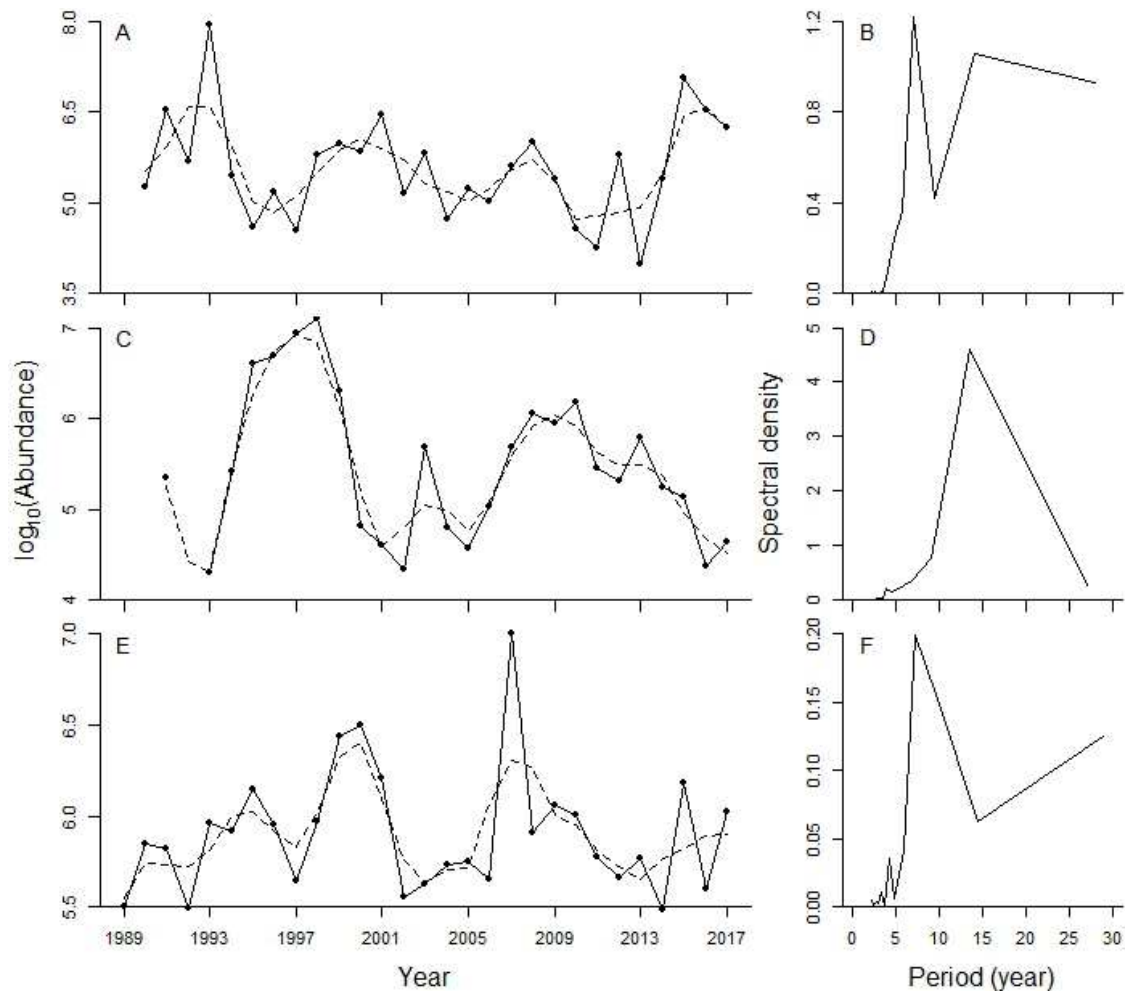


Figure 3.5 Dynamics of the monitored snow crab population in Baie Sainte-Marguerite, eastern Canada. (A, C and E) The unsmoothed (full line) and smoothed index (dashed line) of population recruitment from 1990 to 2017 (A), primipara abundance from 1991 to 2017 (C) and commercial abundance from 1989 to 2017 (E). (B, D and F) Lomb-Scargle periodograms of the smoothed indices of population recruitment (B), primipara abundance (D) and commercial abundance (F).

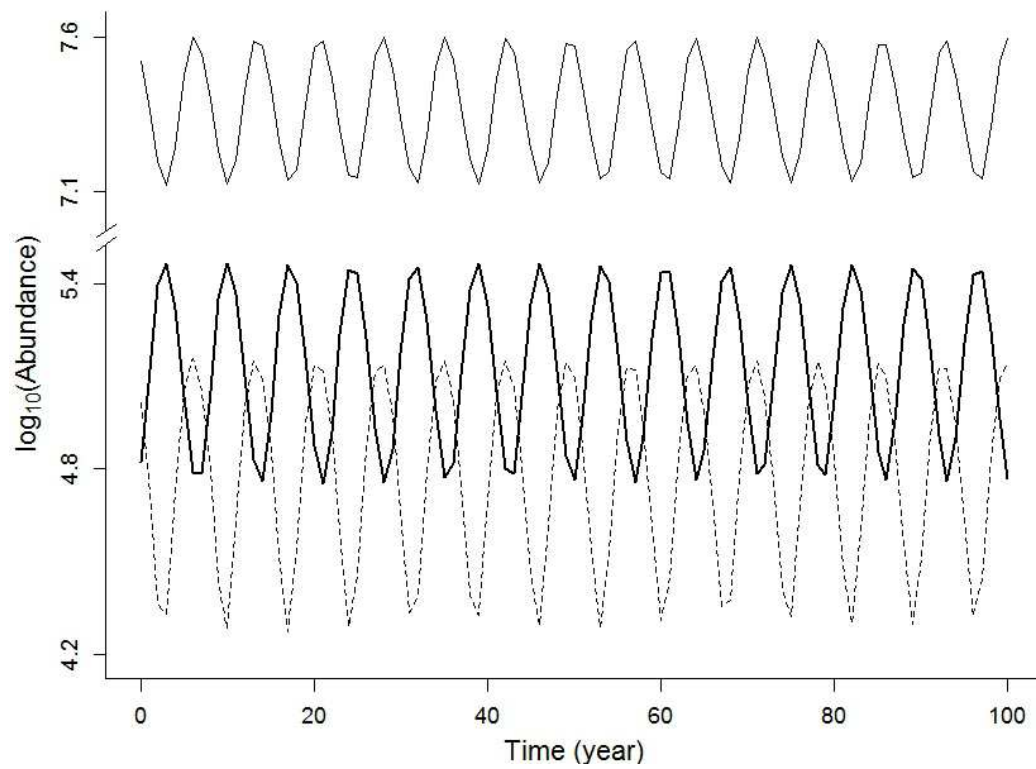


Figure 3.6 Time series of population recruitment (thin full line), primipara abundance (thick full line) and commercial abundance (dashed line) generated by the deterministic snow crab population model (without stochasticity). The simulated population exhibits steady cycles of 7.1 years.

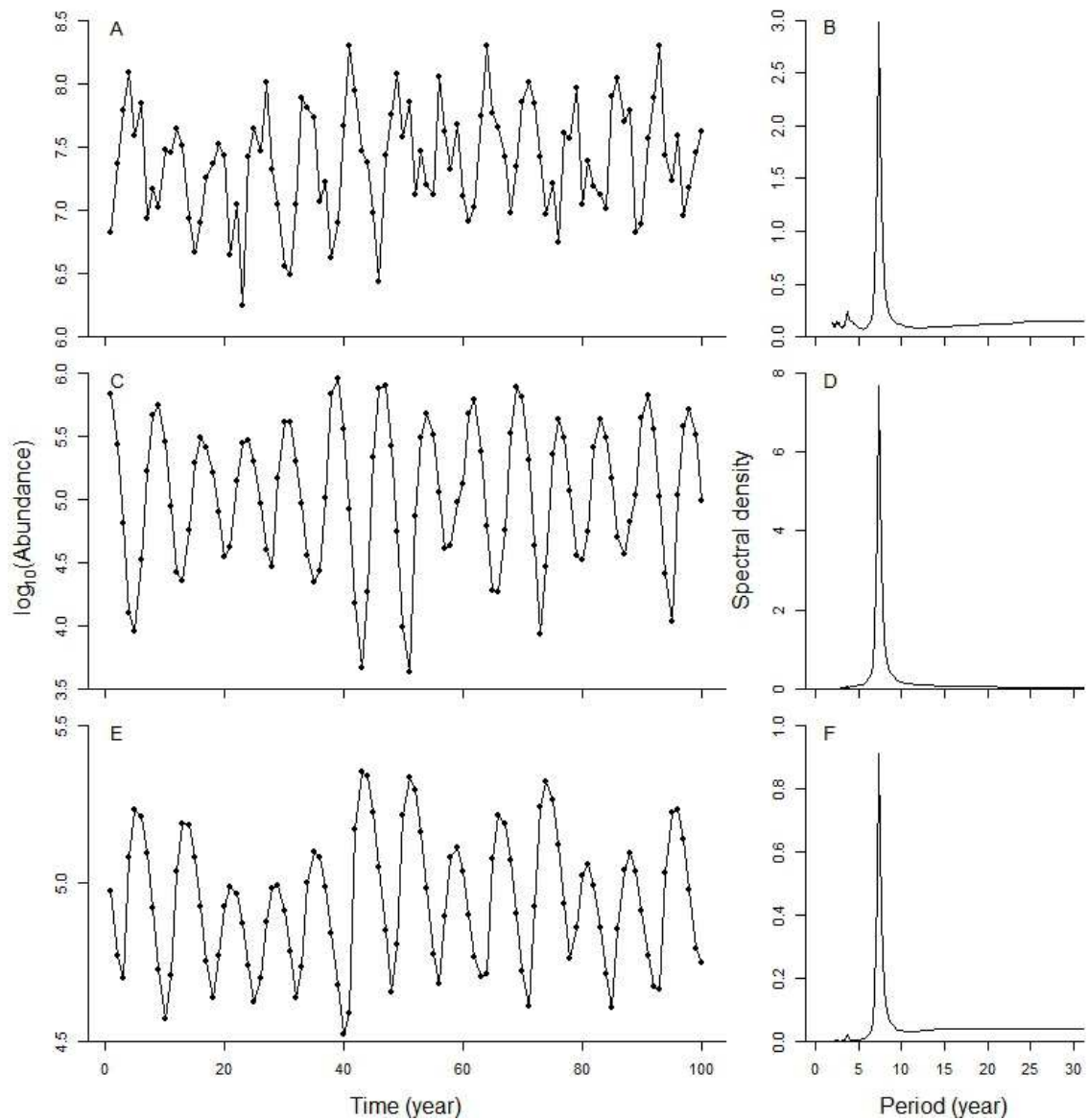


Figure 3.7 Example of time series generated by the stochastic snow crab population model (A, C and E) Simulated time series of population recruitment (A), primipara abundance (C) and commercial abundance (E). (B, D and F) Average periodogram over all simulated time series of population recruitment (B), primipara abundance (D) and commercial abundance (F).

3.6 Discussion

The interaction between and the role of density-dependent and density-independent factors in shaping cyclic dynamics is still poorly understood in wild animal populations (Barraquand *et al.*, 2017). Our results showed that a combination of density-dependent processes (i.e. cannibalism) and stochasticity (i.e. density-independent variability in recruitment) were required to produce population dynamics consistent with empirical observations in the snow crab population in the northwest GSL. Our conclusions are especially robust as parameter estimates used in the simulation models were essentially derived from a long-term bottom trawl survey as well as experimental data on size-dependent cannibalism rates (Benton *et al.*, 2006).

To explain the cycles observed in snow crab populations, Parada *et al.* (2010) and Ernst *et al.* (2012) proposed the “sequential linkage among pulses” hypothesis, according to which a peak of mature females, possibly generated by exceptionally favorable environmental conditions for survival during early life, is the parental stock of the next generation, and so on. These authors later proposed that these dynamics are a case of cohort resonance (Burgos *et al.*, 2013), a phenomenon characteristic of age-structured populations in which density-dependent processes and environmental stochasticity interact with each other to produce cycles with a period approximately equal to the generation time (Bjørnstad *et al.*, 2004; Botsford *et al.*, 2014). Snow crab populations do indeed exhibit some characteristics of cohort resonance. In addition to exhibiting generational cycles, intercohort density-dependent interactions, especially in the form of cannibalism, appear to be strong in some – if not all – snow crab populations (Lovrich and Sainte-Marie, 1997; Sainte-Marie and Lafrance, 2002; Kolts *et al.*, 2013), and have been suggested as responsible for the population cycles (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). Furthermore, some snow crab populations are considered quasi-semelparous, because it is mostly the primipara that contribute to

recruitment (Ernst *et al.*, 2012; Drouineau *et al.*, 2013). Cohort resonance is also found in iteroparous species, but its effects are strongest in semelparous species or in populations that spawn over a narrow range of ages (Botsford *et al.*, 2014; White *et al.*, 2014a).

As predicted, our results indicate that intercohort cannibalism is the main driver of population cycles in snow crab. In our model, the smallest stages (i.e. stages 1, 2, 14 and 15) were the most vulnerable to cannibalism (i.e. had the highest instantaneous rates of cannibalism mortality among all vulnerable stages). Vulnerability to cannibalism progressively decreased as these stages grew larger, until they reached refuge from cannibalism at ~50 mm CW (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich and Sainte-Marie, 1997). This is consistent with the observation that cohort strength in snow crab is established early in ontogeny, over a period of ~4 years following settlement (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Lovrich and Sainte-Marie, 1997). Our data are thus consistent with previous studies indicating that dominant cohorts can regulate recruitment and drive cannibalism-induced population cycles when it is the early life stages that are the most vulnerable to intraspecific predation (Hastings and Costantino, 1987; Claessen *et al.*, 2004). During years when larger crabs (cannibal stages) are abundant, the survival of early benthic stages is strongly reduced and hence high recruitment rate can occur only when larger crabs become progressively scarcer as the cohorts that were heavily preyed upon reach the cannibal stage.

In the monitored snow crab population, a small peak in 2003 in primipara abundance (which corresponds to the 2000 population recruitment peak) was apparent, but was not detected by spectral analysis. The weakening of the snow crab recruitment pulse of the early 2000s was observed by Émond *et al.* (2015) in the abundance of age 2⁺ snow crabs in Baie Sainte-Marguerite and may largely result from intercohort cannibalism and competition. Crabs from the recruitment pulse of the early 2000s

were probably cannibalized by older conspecifics belonging to the preceding, exceptionally strong settlement event that occurred in the early 1990s. The weakening of the recruitment pulse of the early 2000s may have also been intensified by the fact that most females never reach refuge size from cannibalism due to terminally-molting before and that female mortality may be high during their terminal molt – first mating period due to the sometimes intense male competition for access to mates (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Such mortality is not accounted for in the model. However, it is intriguing that a pulse of population recruitment centred on 2008 was observed despite the local demise of primipara abundance in the early 2000s. A reasonable explanation for this pattern, consistent with the metapopulation concept for GSL snow crab (Puebla *et al.*, 2008), is that the Baie Sainte-Marguerite population was partially subsidized by larvae from neighbouring easterly populations where the early 2000s settlement pulse remained strong and generated a large female spawning biomass in the years 2006-2010 (J. Lambert, Maurice Lamontagne Institute, pers. comm.).

Although the deterministic version of the population model predicted cycles in snow crab abundance, it could not explain the high annual variability that was observed in the monitored snow crab population, particularly in population recruitment and primipara abundance. Our results indicate that the relatively large amplitude in population fluctuations in snow crab may not be due to density-dependent processes alone, but by an interaction between extrinsic factors and internal population processes (Coulson *et al.*, 2004). Indeed, adding stochasticity in recruitment produced dynamics more similar to the monitored population. Variability in snow crab recruitment can arise from bottom-up processes related to climate variability during the larval and early benthic phases (Émond *et al.*, 2015; thesis chapter I). Climate-induced shifts in plankton phenology could reduce survival of snow crab larvae if hatching does not occur synchronously with the plankton bloom (Somerton,

1982a; Dawe *et al.*, 2008; Émond *et al.*, in prep.; thesis chapter II). The survival rate of snow crab larvae may also decrease if they are exposed to water temperatures exceeding their thermal optimum either from direct physiological stress (Yamamoto *et al.*, 2014) or from malnutrition due to active selection of a deeper (colder), but less productive water layer (Ouellet and Sainte-Marie, 2017). Furthermore, snow crab tolerates only a narrow range of cold temperatures during its early benthic phase, and is thus particularly sensitive to warming. Warmer bottom temperatures may be physiologically disadvantageous to early juvenile snow crab (Dionne *et al.*, 2003; Yamamoto *et al.*, 2015) and may intensify competition and cannibalism by shrinking the area of suitable habitat and increasing spatio-temporal overlap of interacting cohorts (Parada *et al.*, 2007).

As for any population simulations, simplifications of complex natural processes were made to build our models and some warrant further discussion. First, we did not account for sperm limitation when estimating fertility rates of female stages 9, 11 and 13. Because fluctuations in abundance cause oscillations in the adult sex ratio, the amount of sperm allocated by males to females is decreased in years when sex ratio is biased in favor of females (Sainte-Marie *et al.*, 2002; Sainte-Marie *et al.*, 2008). Furthermore, fishing directed only at large males may intensify the oscillations in adult sex ratio, potentially increasing the likelihood and intensity of sperm limitation when the sex ratio is naturally biased towards females, and therefore reducing female fecundity (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Second, several aspects of the cannibalistic behavior of snow crab were not considered but could have an incidence on the population dynamics. For instance, we did not incorporate seasonality of cannibalism demonstrated by Lovrich and Sainte-Marie (1997). Moreover, partial or sublethal cannibalism resulting in limb losses or cannibal avoidance by hiding can lead to declining crab condition, reduced growth rate, and delayed mortality by disease or insufficient foraging (Dutil *et al.*, 1997; Sainte-Marie and Lafrance, 2002). Such

lagged effects could further contribute to increase the impact of cannibalism on snow crab population dynamics.

On the basis of our analysis, we conclude that snow crab population dynamics are not a function of density-dependent processes alone. Rather, the fluctuations result from a combination of intercohort density-dependent processes and stochasticity in recruitment. Snow crab thus provides a particularly clear example of the inability of purely stochastic or purely deterministic models to capture population dynamics. Here, we took a first step towards identifying drivers of snow crab population fluctuations by studying the influence of intercohort cannibalism and variability in recruitment. The next step will be to use the population model to investigate the consequences of various climate and fishing scenarios on snow crab populations. As a cold-stenothermic species, the current warming due to climate change is very likely to decrease the abundance of snow crab, especially in areas where snow crab is in the southern or warmer limit of their distribution (Mullowney *et al.*, 2014; Zisserson and Cook, 2017). Furthermore, as snow crab is of great economic importance to eastern Canada, its evolution in response to climate change should be closely monitored. Developing scenario models can certainly help to predict and anticipate the effects of climate change and fishing on snow crab populations and can therefore be useful for making conservation and management decisions.

3.7 Acknowledgments

We would like to thank H. Drouineau and M. Desgagnés for their major contribution in developing the snow crab population model. Snow crab data were obtained from research surveys conducted by the Department of Fisheries and Oceans of Canada. We are grateful to the crews of CSS Grèbe, CCGS Calanus II and CCGS Leim, and to H. Dionne, F. Hazel, I. Bérubé and a myriad of students and summer interns for

assistance in the field during the snow crab surveys. Funding for this project was provided by the Center of Northern Studies, EnviroNord and B. Sainte-Marie.

CONCLUSION

4.1 Discussion des principaux résultats

Comprendre les mécanismes et identifier les facteurs à l'origine des fluctuations d'abondance des espèces est un des principaux sujet de recherche en écologie. Des débats de longue date persistent dans ce domaine concernant l'importance relative des facteurs biotiques et abiotiques dans la dynamique des populations en milieu naturel. Ce projet avait pour objectif principal d'examiner le rôle du climat, de la densité-dépendance et des processus de contrôle ascendant et descendant dans la dynamique de population d'une espèce marine exploitée, soit le crabe des neiges. Un vif débat persiste dans le cas du crabe des neiges quant à savoir si les variations temporelles importantes de son abondance résultent principalement de processus ascendants ou descendants. Cette recherche a montré que les processus ascendants et dépendants de la densité prévalent sur les processus de contrôle descendant pour établir les tendances à long terme et les fluctuations à plus court terme (cycles) du recrutement des premiers stades de vie du crabe des neiges. Plus particulièrement, elle a mis en évidence le rôle prépondérant du climat dans la phénologie et la survie des stades larvaires et des premiers stades benthiques. Ce projet a aussi montré que le recrutement fluctue selon un cycle d'environ 8 ans. Nos résultats suggèrent fortement que ces cycles d'abondance sont liées à une mortalité densité-dépendante des juvéniles découlant du cannibalisme par les classes d'âge supérieures.

4.1.1 Importance des mécanismes de contrôle ascendant

Nos résultats indiquent que la forte variabilité du recrutement des premiers stades de vie du crabe des neiges serait due en partie à des processus ascendants associés à la variabilité du climat. En effet, nous avons trouvé des évidences que l'étendue de la couverture de glace durant l'hiver qui précède la phase larvaire avait une influence sur l'abondance larvaire du crabe des neiges (hypothèse 2.4). L'étendue de la couverture de glace peut avoir un effet indirect sur la survie des larves en affectant l'intensité du bloom planctonique dont se nourrissent les larves du crabe des neiges (Incze et Paul, 1983; Starr *et al.*, 1994; Szuwalski et Punt, 2013). Les relations entre l'abondance larvaire du crabe des neiges et le moment du retrait des glaces (Figure 2.7A) ou l'intensité du bloom printanier (Appendice A, Figure A.5) ont indiqué que l'abondance était plus élevée lorsque le retrait des glaces était tardif et que l'intensité du bloom était plus faible. Bien qu'un retrait tardif des glaces entraîne un bloom moins intense (Appendice A, Figure A.2B), il pourrait être d'une meilleure qualité nutritive pour les larves. Sommer et Lengfellner (2008) ont constaté que des températures de l'eau plus élevées (par ex., dues à un retrait plus hâtif des glaces) réduisaient la qualité de la nourriture pour les copépodes en diminuant la taille de leurs proies (phytoplancton). Puisqu'il existe un lien entre le moment du retrait des glaces et la date de début du bloom planctonique (Appendice A, Figure A.2A), un retrait plus hâtif des glaces pourrait également être défavorable au crabe des neiges si la phénologie des larves ne change pas suffisamment pour correspondre au moment du bloom, ce qui peut entraîner une désynchronisation avec leur source principale de nourriture (Somerton, 1982a; Dawe *et al.*, 2008; Marcello *et al.*, 2012). Bien que nous ayons trouvé un effet de la couverture de glace sur l'abondance larvaire du crabe des neiges dans le sud du golfe du Saint-Laurent (GSL), il n'y avait aucune preuve d'un effet de la glace sur l'abondance des premiers stades benthiques dans le nord-ouest du GSL (hypothèse 1.1). L'absence de corrélation entre le volume de glace et

l'abondance des premiers stades benthiques dans cette étude ne doit toutefois pas être interprétée comme signifiant que la glace n'a aucun effet. Par exemple, il est possible que les processus opérant après l'établissement sur le fond, tels que la température de l'eau sur le fond et le cannibalisme qui influent la croissance et la survie, soient suffisamment importants pour masquer les effets de la glace agissant durant la phase larvaire.

La température de l'eau (près de la surface et sur le fond) est aussi un facteur déterminant qui influence significativement la survie des premiers stades de vie du crabe des neiges. Ce résultat va dans le sens prévu par nos hypothèses (1.2 et 2.5) et supporte l'idée que les premiers stades benthiques du crabe des neiges sont très sensibles à de faibles variations de la température de l'eau (Dionne *et al.*, 2003). La température de l'eau peut influencer la croissance et la survie des larves puisqu'elle est associée à disponibilité de nourriture (c.-à-d., bloom planctonique) dans la couche de surface (Le Fouest *et al.*, 2005). La température de l'eau détermine également le temps de développement des larves et donc la durée d'exposition aux prédateurs pendant cette période de vie très vulnérable (O'Connor *et al.*, 2007). Cependant, selon les résultats obtenus dans le chapitre 1, l'importance des effets de la température de l'eau près de la surface semble être dépendante de l'amplitude de la production larvaire. La corrélation négative entre la température de l'eau près de la surface durant la phase larvaire et l'abondance de la cohorte d'âge 0⁺ a été perdue lorsque la production larvaire était élevée. Malgré des conditions de surface moins optimales, il est probable qu'à forte production larvaire, le nombre de larves était supérieur à celui nécessaire pour saturer les pouponnières.

Contrairement à nos prédictions découlant de l'hypothèse 1.5, nous n'avons pas trouvé d'évidence qui supporte un contrôle descendant, via la prédation par les poissons de fond, des premiers stades benthiques du crabe des neiges. Cette

conclusion est en accord avec Sainte-Marie *et al.* (1996) et Chabot *et al.* (2008) qui suggéraient que l'effet de la prédation par la morue sur l'abondance du crabe des neiges était faible dans le GSL, et avec des études plus récentes concluant que l'abondance du crabe des neiges n'est pas sous contrôle descendant dans le nord-est du Pacifique et le nord-ouest de l'Atlantique (Dawe *et al.*, 2012a; Marcello *et al.*, 2012; Windle *et al.*, 2012). Bien que ces études aient été menées à une période où les populations de morue étaient à de faibles niveaux, en particulier dans l'Atlantique nord-ouest, l'augmentation de la répartition spatiale et de l'abondance du crabe des neiges dans la mer de Barents en présence du plus grand stock mondial de morue (ICES, 2011; Jørgensen et Spiridonov, 2013) suggère fortement que la prédation n'est pas un facteur de régulation important des populations de crabes des neiges, sauf peut-être lorsque les conditions environnementales sont défavorables au crabe des neiges (Orensanz *et al.*, 2004; Burgos *et al.*, 2013). En particulier, la prédation ne peut pas expliquer les fluctuations cycliques de l'abondance du crabe des neiges, qui existaient même lorsque la morue était abondante dans notre aire d'étude (Sainte-Marie *et al.*, 1996). Il est plus probable que la prédation par les poissons de fond survienne principalement lorsque le crabe des neiges est abondant par rapport à leur proie préférée (Waiwood et Elner, 1982; Marcello *et al.*, 2012), de sorte qu'elle a probablement un effet d'atténuation sur certaines classes d'âge dominantes mais ne contribue pas fortement à la dynamique des populations de crabes des neiges (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Chabot *et al.*, 2008).

4.1.2 Effets des changements climatiques

4.1.2.1 Phénologie

Le réchauffement climatique a généré des changements importants dans la phénologie de nombreux organismes marins, y compris les crustacés décapodes (Koeller *et al.*, 2009; Lindley et Kirby, 2010; Richards, 2012). Notre étude a révélé

un changement important dans la phénologie larvaire de deux crabes brachyours dominants du sud du GSL (crabe des neiges et crabes araignées) durant la période de 1982 à 2012. Ce changement était caractérisé par une augmentation de l'abondance des stades larvaires tardifs (c.-à-d., zoés II et mégalopes) dans les échantillons de plancton à date fixe, ce qui suggère que le réchauffement climatique observé dans le sud du GSL depuis les années 1990 a modifié à la fois la période d'éclosion des larves et le taux de développement larvaire.

L'indice phénologique des larves du crabe des neiges et des crabes araignées était positivement corrélé avec le moment du début du bloom planctonique de 1998 à 2012 et avec le moment du retrait des glaces sur une période beaucoup plus longue, soit de 1982 à 2012 (hypothèse 2.2). Ce résultat suggère que la période d'éclosion de ces deux taxons suit, dans une certaine mesure, la variabilité interannuelle et la tendance observée vers une apparition plus hâtive du bloom planctonique. L'alimentation des larves du stade zoé I du crabe des neiges et des crabes araignées est dépendante des microalgues et du microzooplancton (Incze et Paul, 1983; Meyer-Harms et Harms, 1993), de sorte qu'un ajustement de la phénologie permettant une bonne synchronie entre l'éclosion et le bloom planctonique devrait être adaptatif chez les crabes. De plus, dans le cas du crabe des neiges, une source de nourriture abondante et/ou de haute qualité pourrait être essentielle pour compenser ou atténuer les effets négatifs de la température de surface du sud du GSL en mai (3,0 à 7,0°C) durant la période de développement initial des larves, qui se situe bien en-dessous de la fourchette de température optimale (9,1 à 10,8 °C) pour la croissance et la survie des larves zoé I (Ouellet et Sainte-Marie, 2017; Yamamoto *et al.*, 2017).

Le processus par lequel le crabe des neiges et les crabes araignées pourraient ajuster leur période d'éclosion des larves au moment du bloom planctonique est incertain. L'éclosion des larves de crabes des neiges semble être sous contrôle endogène (Kuhn

et al., 2011), mais le facteur déclencheur de l'éclosion est toujours inconnu. Starr *et al.* (1994) ont montré que le phytoplancton sénescant qui coule au fond de l'eau peut déclencher la libération des larves de crabes des neiges dans le GSL. Cependant, Kuhn *et al.* (2011) ont réfuté cette possibilité pour le crabe des neiges sur le plateau néo-écossais et ont suggéré que l'éclosion serait plutôt régulée par une augmentation de la pression hydrostatique ou de la rapidité des courants marins associés aux grandes marées printanières (voir aussi Stevens, 2003), ou déclenchée par la pression interne de l'embryon ou par des signaux biochimiques liés au développement. Il est peu probable que les grandes marées du printemps puissent être responsables du synchronisme entre le bloom planctonique et la période d'éclosion, car leur occurrence n'est pas corrélée au moment du bloom (ou du retrait des glaces). Une possibilité cohérente avec un déclenchement interne est que la période d'éclosion des larves a évolué pour refléter les changements à long terme des températures sur le fond et des périodes du bloom planctonique, tel que suggéré pour la crevette nordique *Pandalus borealis* (Koeller *et al.*, 2009). Toutefois, si ce n'est pas le cas pour le crabe des neiges et les crabes araignées, les signaux internes liés au développement de l'embryon pourraient permettre un ajustement plus précis à la variabilité interannuelle de la période du bloom planctonique. En effet, le taux de développement des embryons du crabe des neiges est directement lié à la température d'incubation, de telle sorte que les embryons se développent et deviennent aptes à éclore plus tôt dans des eaux plus chaudes que dans des eaux plus froides (Moriyasu et Lanteigne 1998). Dans notre étude, la température de la couche intermédiaire froide pendant l'incubation des œufs était négativement corrélée avec le moment du retrait des glaces et avec les indices phénologiques des larves du crabe des neiges et des crabes araignées (hypothèse 2.1).

L'effet négatif de la température de l'eau près de la surface sur la phénologie des larves du crabe des neiges et des crabes araignées (hypothèse 2.3) reflète très

probablement les changements dans la durée des stades larvaires induits par la température (O'Connor *et al.*, 2007). Des températures plus chaudes augmentent les taux métaboliques et de croissance, ce qui peut réduire la durée des stades larvaires (Fisher 2006), comme démontré pour le crabe des neiges (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet et Sainte-Marie, 2017) et les crabes araignées (Anger, 1983, 1984). Basé sur un réchauffement moyen de la température de surface d'environ 1,4°C dans notre aire d'étude durant la période 1991-2012, combinés aux modèles de développement larvaire en fonction de la température de Ouellet et Sainte-Marie (2017), les durées des stades zoés I et II devraient avoir diminué de 43 à 35 jours et de 44 à 36 jours, respectivement, pour une diminution moyenne globale d'environ 16 jours depuis 1991. Ainsi, une plus grande proportion de larves qui éclosent vers la mi-mai, la période connue de pic de libération larvaire dans le GSL au cours des années 1990 (Sainte-Marie, 1993; Conan *et al.*, 1996), atteindrait le stade zoé II durant le relevé planctonique du sud du GSL réalisé en juin. De plus, la présence de mégalopes seulement dans les échantillons de plancton de la dernière décennie confirme l'idée que les larves du crabe des neiges et des crabes araignées se développent plus rapidement en raison de températures plus élevées.

4.1.2.2 Abondance

Le réchauffement de l'eau semble être responsable, du moins en partie, de la diminution de l'abondance des larves et des premiers stades benthiques dans le sud et le nord-ouest du GSL au cours de la période d'étude. Plusieurs études ont également conclu que des conditions plus froides durant les premières années de vie favorisent le recrutement/l'abondance du crabe des neiges (Boudreau *et al.*, 2011; Marcello *et al.*, 2012; Szuwalski et Punt, 2013; Mullaney *et al.*, 2014). Dans cette étude, l'abondance des premiers stades de vie a été plus élevée au cours de la première moitié des années 1990, lorsque les températures étaient plus froides. D'une part,

cette période de froid a pu être physiologiquement optimale pour les larves (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet et Sainte-Marie, 2017) et pourrait avoir contribué à augmenter la disponibilité de nourriture dans la couche de surface, ce qui entraîne une meilleure croissance et survie des larves. La température de l'eau est associée à des changements dans la disponibilité des éléments nutritifs qui influencent le moment, l'intensité et la qualité du bloom planctonique (Bouman *et al.*, 2003). En revanche, des températures plus chaudes sur le fond peuvent être physiologiquement désavantageuses pour les premiers stades benthiques du crabe des neiges (Gravel, 2002) et peuvent intensifier la compétition intraspécifique et le cannibalisme par contraction de l'habitat disponible pour le crabe des neiges (Parada *et al.*, 2007).

4.1.3 Importance des facteurs densité-dépendants

4.1.3.1 Production larvaire

Beaucoup de recherches ont tenté d'élucider l'importance relative de facteurs environnementaux versus la biomasse reproductrice dans la détermination du recrutement des crustacés décapodes marins exploités commercialement (Wahle, 2003). Notre étude est la première à démontrer une relation entre la biomasse reproductrice (production larvaire) et le recrutement à la population benthique pour le crabe des neiges (hypothèse 1.3). Dans notre étude, la cohorte d'âge 0⁺ lors de l'échantillonnage n'a que 8 à 9 mois après l'établissement sur le fond, laissant peu de temps aux facteurs post-établissement d'affaiblir la corrélation potentielle entre la production larvaire et le recrutement. En effet, des études antérieures portant sur le crabe des neiges ont trouvé une faible ou encore une absence de relation stock-recrutement, mais le délai le plus court entre l'accouplement et la mesure du recrutement était au minimum de 3-4 ans (Zheng et Kruse, 2003; Marcello *et al.*, 2012). Ces études ont également utilisé une biomasse reproductrice qui comprenait les deux sexes, en supposant que l'abondance des mâles adultes influence de manière

significative le potentiel reproducteur des femelles adultes. La combinaison des deux sexes pour une espèce avec un dimorphisme sexuel marqué (en taille et en âge à l'âge adulte), comme le crabe des neiges, peut obscurcir les relations stock-recrutement, car les pics d'abondance ne sont pas synchronisés entre les mâles et les femelles adultes (Sainte-Marie *et al.*, 2008).

La production larvaire a également été suggérée comme facteur pour expliquer la variabilité de l'abondance des larves du crabe des neiges dans le sud du GSL (hypothèse 2.6). La relation positive entre la production larvaire et l'abondance des larves trouvée dans cette étude est cohérente avec une étude à court terme reliant l'abondance des larves à l'abondance des femelles adultes (Incze *et al.*, 1987) et les résultats obtenus dans le chapitre 1 de cette thèse (voir paragraphe précédent). La production larvaire du crabe des neiges dans le sud du GSL a été élevée durant la période 1988-1995, mais est restée modérément basse par la suite, ce qui est cohérent avec la diminution de l'abondance larvaire observée durant la seconde moitié de la période d'étude.

4.1.3.2 Cannibalisme

Le cannibalisme, une caractéristique fréquente chez les crustacés décapodes dont les stades juvéniles se concentrent dans des pouponnières, a été démontré comme un facteur pouvant modifier rapidement les patrons de recrutement initiaux chez d'autres espèces de crabe (Moksnes *et al.*, 1997; Moksnes, 2004). De nombreuses études ont émis l'hypothèse que le cannibalisme entre les cohortes est un important processus densité-dépendant qui influence l'abondance du crabe des neiges durant ses premières années de vie benthique (Sainte-Marie *et al.*, 1996; Lovrich et Sainte-Marie, 1997; Sainte-Marie et Lafrance, 2002; Squires et Dawe, 2003; Caddy *et al.*, 2005). Dans notre étude, le cannibalisme par les crabes de taille intermédiaire était un des

principaux facteurs déterminant la variabilité interannuelle de l'abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges (hypothèse 1.4). La corrélation négative entre l'abondance des premiers stades benthiques et l'indice du cannibalisme était plus forte pour la cohorte d'âge 2^+ par rapport à 0^+ , probablement parce que le cannibalisme par les crabes de taille intermédiaire sur les premiers stades benthiques est un processus aux effets cumulatifs. Les crabes de taille intermédiaire qui étaient présents durant l'année d'établissement sur le fond d'une cohorte ont sans doute continué de se nourrir de cette même cohorte pendant plusieurs années jusqu'à ce que les individus de cette cohorte atteignent la taille refuge de 50 mm LC (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich et Sainte-Marie, 1997).

4.1.4 Cause des cycles d'abondance

L'abondance des larves et des premiers stades benthiques du crabe des neiges a fluctué de manière cyclique dans deux populations (sud et nord-ouest du GSL) au cours de la période d'étude, montrant des pics d'abondance tous les 8 ans environ. Cette période de 8 ans est semblable au cycle de 7 ans observé dans la population de crabe des neiges de l'est de la mer de Béring (Ernst *et al.*, 2012).

Nos résultats ont montré que la combinaison de facteurs densité-dépendants (c.-à-d., le cannibalisme) et densité-indépendants (stochasticité environnementale) était nécessaire pour produire une dynamique de population cohérente avec celle de la population de crabe des neiges dans le nord-ouest du GSL. Comme prédit, nos résultats suggèrent que le cannibalisme entre les cohortes est le principal facteur responsable des cycles d'abondance chez le crabe des neiges (chapitre 3). Les résultats de notre modèle de population sont cohérents avec des études antérieures qui indiquent que le cannibalisme par des classes d'âge dominantes peuvent réguler le recrutement et induire des cycles lorsque ce sont les plus jeunes stades benthiques qui

sont les plus vulnérables au cannibalisme (Hastings et Costantino, 1987; Claessen *et al.*, 2004). Dans notre modèle, les plus petites stades (c.-à-d., les stades 1, 2, 14 et 15, Figure 3.1) étaient les plus vulnérables au cannibalisme (c.-à-d., avaient les taux de mortalité par cannibalisme les plus élevés parmi tous les stades). La vulnérabilité au cannibalisme diminuait progressivement au fur et à mesure que ces stades se développent, jusqu'à ce qu'ils atteignent la taille refuge du cannibalisme à environ 50 mm LC (Dutil *et al.*, 1997; Lovrich et Sainte-Marie, 1997). Ceci concorde également avec l'observation faite par Lovrich et Sainte-Marie (1997) que la force d'une cohorte chez le crabe des neiges est établie tôt dans l'ontogénie, sur une période d'environ 4 ans après l'établissement. Toutefois, même si la version déterministe du modèle de population prédisait des cycles, elle ne pouvait expliquer la forte variabilité interannuelle observée dans l'abondance de la population de crabe des neiges du nord-ouest du GSL. L'ajout de stochasticité dans le recrutement était nécessaire afin de reproduire une dynamique plus similaire à celle de la population du nord-ouest du GSL. Ainsi, nos résultats suggèrent fortement que les fluctuations d'abondance de forte amplitude ne peut être attribuable à des processus densité-dépendants seulement, mais à une interaction entre des facteurs extrinsèques (stochasticité environnementale) et intrinsèques (cannibalisme).

Les cycles de population pourraient résulter d'effets de résonance des cohortes, un phénomène caractéristique de certaines populations sémelpares et structurées par âge/stade dans lesquelles les cohortes interagissent entre elles par le biais du cannibalisme et/ou de la compétition intraspécifique pour produire des cycles dont la période est approximativement égale au temps de génération (Bjørnstad *et al.*, 2004; Burgos *et al.*, 2013; Botsford *et al.*, 2014). Les populations de crabe des neiges présentent en effet certaines caractéristiques de résonance des cohortes. Les cycles observés dans certaines populations du crabe des neiges sont d'une durée équivalente au temps de génération, c.-à-d. une période égale à l'âge moyen de maturation et de

reproduction des femelles. De plus, certaines populations de crabe des neiges sont considérées comme quasi-sémelpares, car ce sont principalement les primipares qui contribuent au recrutement. La résonance des cohortes survient également chez des espèces itéropares, mais ses effets sont les plus marqués chez des espèces sémelpares ou populations qui se reproduisent dans un intervalle d'âges restreint (Botsford *et al.*, 2014; White *et al.*, 2014a).

Les résultats de cette thèse ont également fourni des preuves de l'existence d'un synchronisme entre les populations de crabes des neiges du GSL, car les pics d'abondance larvaire dans le sud du GSL ont été observés presque simultanément avec ceux de la cohorte d'âge 0⁺ de la population de la Baie Sainte-Marguerite dans le nord-ouest du GSL. Cette observation est cohérente avec les résultats de Puebla *et al.* (2008) montrant que le crabe des neiges du nord-ouest de l'Atlantique, du sud du Labrador jusqu'à la Nouvelle-Écosse, n'avait aucune structure génétique, ce qui suggère une forte connectivité entre les populations par dispersion larvaire.

4.2 Originalité et importance de l'étude

L'ensemble de cette thèse et les liens entre les trois chapitres apportent une contribution majeure à nos connaissances sur la dynamique de recrutement d'une espèce marine écologiquement et économiquement importante des écosystèmes benthiques de l'hémisphère nord. Ce projet a d'abord permis, pour la première fois, d'obtenir une description formelle de la variabilité interannuelle de l'abondance des premiers stades benthiques du crabe des neiges. En effet, l'engin de pêche utilisé durant le relevé de la Baie Sainte-Marguerite dans le nord-ouest du GSL permet de capturer les plus petits crabes, ce qui a permis de constituer une série temporelle d'abondances des premiers stades benthiques qui est unique et d'une longueur (23 années) propre à permettre de tester des hypothèses *a priori* sur les facteurs

contrôlant le recrutement benthique. Les premières années de vie benthique représentent généralement une période critique dans le cycle de vie des invertébrés marins, et joue donc un rôle prépondérant dans la dynamique de population (Gosselin et Qian, 1997; Hunt et Scheibling, 1997). La plupart des études sur le contrôle ascendant et descendant des premiers stades de vie du crabe des neiges ont utilisé des données d'abondance composées seulement de crabes adultes ou des indices de la pêche commerciale qui ne vise que les plus grands mâles adultes (8-12 ans post-établissement), ce qui peut introduire beaucoup d'incertitude dans l'identification du stade de vie affecté (œuf, larve ou juvénile benthique) et des facteurs responsables de la variabilité d'abondance.

Ce projet a aussi permis d'identifier les facteurs climatiques et biotiques qui influencent la phénologie larvaire et l'abondance des premiers stades de vie du crabe des neiges. De nombreuses études ont démontré des changements majeurs dans la phénologie d'une grande variété d'espèces et de populations, principalement en lien avec le réchauffement climatique actuel (Parmesan, 2007). Cependant, peu de ces études ont étudié les effets du changement climatique sur la phénologie des larves chez les espèces marines. La sous-représentation des espèces marines est problématique non seulement en raison de leur grande importance écologique, mais aussi parce que plusieurs études suggèrent que les changements dans la phénologie peuvent se produire plus rapidement dans les environnements marins que dans les écosystèmes terrestres (Edwards et Richardson, 2004; Burrows *et al.*, 2011).

La meilleure compréhension des facteurs climatiques et biotiques qui semblent influencer l'abondance du crabe des neiges pourrait entraîner un raffinement des protocoles de gestion et de conservation de l'espèce, surtout dans une perspective de changement climatique. Au Canada, le MPO a pour responsabilité d'assurer la pérennité des pêches par le biais d'une gestion durable et responsable des pêches axée

sur les sciences. Les résultats obtenus dans cette thèse et les méthodologies développées peuvent ainsi contribuer à une meilleure gestion et conservation de l'espèce. En ayant décelé les facteurs environnementaux à l'origine des fluctuations d'abondance, le MPO sera mieux outillé pour prévoir les effets potentiels des changements climatiques ou de modification dans la structure des écosystèmes marins sur les populations du crabe des neiges. Par exemple, le modèle de population développé dans le troisième chapitre pourra éventuellement servir d'outil pour simuler les impacts d'un changement de température sur les populations du crabe des neiges. De plus, les gestionnaires des pêches pourraient possiblement agir sur certains facteurs (par ex., cannibalisme) afin d'atténuer les fluctuations d'abondance cycliques qui peuvent compliquer la gestion et la conservation de l'espèce (Carson *et al.*, 2009).

Finalement, il est intéressant d'utiliser le crabe des neiges comme espèce indicatrice de changements climatiques et écosystémiques. Les espèces utilisées comme bio-indicateur sont généralement des organismes vivants qui sont faciles à surveiller et dont l'état reflète ou prédit les conditions de l'environnement où ils se trouvent (Siddig *et al.*, 2016). En tant qu'espèce sténotherme adaptée aux eaux froides, le crabe des neiges risque de réagir rapidement à de faibles variations de la température de l'eau (Dionne *et al.*, 2003). En surveillant les changements de distribution et d'abondance du crabe des neiges en réponse aux changements de température, les chercheurs seront en mesure de mieux comprendre et prédire les effets des changements climatiques chez les organismes marins.

4.3 Limites de l'étude

En calculant les proportions annuelles des larves du stade zoé I dans les échantillons de plancton (indice phénologique, chapitre 2), nous avons mis en évidence un changement phénologique chez les larves du crabe des neiges et des crabes araignées

du sud du GSL. Les résultats obtenus suggèrent fortement que ce changement résulte de l'effet du réchauffement climatique sur le moment de libération des larves ainsi que sur le taux de développement larvaire. Cependant, les méthodologies employées dans cette thèse n'ont pas permis de distinguer la part relative de l'avancement de la date de libération des larves versus le développement larvaire plus rapide dans le changement de phénologie. Plusieurs études ont examiné les effets de la température de l'eau sur la croissance des larves du crabe des neiges (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet et Sainte-Marie, 2017), mais on en sait encore peu sur les facteurs qui influencent l'éclosion des larves (voir section 4.1.2.1). Distinguer la part relative de ces deux processus dans le changement phénologique nous permettrait de mieux comprendre et prévoir les impacts des changements climatiques sur l'abondance du crabe des neiges.

Une considération importante pour cette étude est la fiabilité des estimations de l'abondance des cohortes d'âge 0^+ à 2^+ (chapitre 1). Une préoccupation potentielle est la forte corrélation entre les indices d'abondance des cohortes d'âge 0^+ et 1^+ sans délai. Cette similitude pourrait résulter (1) de différences annuelles dans l'efficacité de capture du chalut pour les instars composant ces cohortes et/ou (2) du mélange d'individus entre deux classes d'âge consécutives en raison d'un taux de croissance réduit ou accéléré. Des différences annuelles d'efficacité de capture n'expliquent probablement pas nos observations, car ils devraient générer des variations aléatoires d'une année à l'autre, ce qui est incompatible avec les oscillations cycliques observées dans l'abondance de la cohorte d'âge 0^+ . Un mélange d'individus entre les classes d'âge 0^+ et 1^+ , en raison d'une croissance différentielle, au sein ou entre les années, est une explication plus plausible. En effet, les premiers stades benthiques du crabe des neiges dans la Baie Sainte-Marguerite sont séparés en deux sous-populations, dont une généralement petite distribuée au-dessus de la couche intermédiaire froide et une plus grande répartie sous la couche intermédiaire froide

(Dionne *et al.*, 2003), qui peuvent muer à des taux différents dû à des régimes de température différents. Cette caractéristique est amplifiée par la variabilité interannuelle de la température de l'eau près de la surface et sur le fond qui peut changer la durée du développement larvaire (Yamamoto *et al.*, 2014; Ouellet et Sainte-Marie, 2017), l'établissement sur le fond et la fréquence des mues des premiers stades benthiques.

Les améliorations des performances de calculs combinées à l'accumulation de données empiriques ont conduit les scientifiques à élaborer des modèles de plus en plus complexes pour améliorer notre compréhension des mécanismes responsables des variations d'abondance des populations animales (Sutherland et Norris, 2002; Woodworth *et al.*, 2017). L'ensemble de ces travaux a mené certains chercheurs à conclure que la compréhension des dynamiques de populations requiert l'utilisation de données complexes et d'une connaissance approfondie du système étudié (Benton *et al.*, 2006; Abadi *et al.*, 2010). Bien que le modèle utilisé dans le chapitre 3 apporte des informations clés sur les mécanismes à l'origine des variations temporelles d'abondances des populations du crabe des neiges, celui-ci pourrait être amélioré de différentes façons. Sans être exhaustif, voici quelques pistes de réflexion.

Comme pour tout modèle de simulations de population, des simplifications de processus naturels complexes ont été faites pour construire nos modèles. En premier lieu, nous n'avons pas tenu compte de la limitation du sperme lors de l'estimation des taux de fécondité des femelles des stades 9, 11 et 13. La fécondation chez le crabe des neiges est interne et les femelles multipares peuvent utiliser des « nouveaux » spermatozoïdes transférés par le mâle lors de l'accouplement ou du sperme entreposé dans leurs spermathèques depuis l'épisode de reproduction précédent pour féconder les œufs (Sainte-Marie, 1993). Étant donné que les fluctuations d'abondance provoquent des oscillations du sexe-ratio, la quantité de sperme allouée par les mâles

aux femelles peut être diminuée dans les années où le sexe-ratio est biaisé en faveur des femelles (Sainte-Marie *et al.*, 2002; Sainte-Marie *et al.*, 2008). En outre, la pêche dirigée uniquement vers les grands mâles peut exacerber les oscillations naturelles du sexe-ratio, augmentant potentiellement la probabilité et l'intensité de la limitation du sperme lorsque le sexe-ratio est naturellement biaisé envers les femelles, réduisant ainsi leur fécondité (Sainte-Marie *et al.*, 2008). Deuxièmement, plusieurs aspects du comportement cannibalistique du crabe des neiges n'ont pas été pris en compte dans le modèle de population, et ceux-ci pourraient avoir une incidence sur la dynamique de population du crabe des neiges. Par exemple, nous n'avons pas incorporé la saisonnalité du cannibalisme démontrée par Lovrich et Sainte-Marie (1997). De plus, un cannibalisme partiel entraînant une perte des membres (par ex., pattes) ou un évitement du cannibalisme en se dissimulant peut conduire à une baisse de la condition des crabes, à une réduction du taux de croissance et à un retard de mortalité dû à un manque de nourriture (Dutil *et al.*, 1997; Sainte-Marie et Lafrance, 2002). De tels effets indirects pourraient contribuer davantage à accroître l'impact du cannibalisme sur la dynamique de population du crabe des neiges.

4.4 Perspectives de recherche

Les résultats de cette thèse ont fourni des preuves de l'existence d'un synchronisme entre les populations du crabe des neiges dans le GSL, ce qui suggère une forte connectivité entre les populations par dispersion larvaire. En ce qui concerne les travaux futurs, il pourrait être intéressant d'approfondir nos connaissances sur les patrons de connectivité larvaire et leurs implications dans la dynamique de population du crabe des neiges. Cependant, l'évaluation de la connectivité larvaire entre des populations géographiquement éloignées est très difficile (Pineda *et al.*, 2007), car elle doit tenir compte à la fois des processus physiques de l'environnement et des caractéristiques biologiques des larves. Les processus physiques, c.-à-d. le transport

hydrodynamique, soumettent les larves à des contraintes d'advection et de diffusion. Les caractéristiques biologiques des larves, quant à elles, correspondent notamment à la durée de la phase larvaire, au comportement des larves et à la probabilité de survie qui est entre autres fonction de la disponibilité de nourriture et de la prédation. Une variété d'approches a été développée pour étudier les patrons de dispersion larvaire et de connectivité entre les populations en milieu marin, telles que la génétique (Puebla *et al.*, 2008) et les modèles de transport numériques (Wren *et al.*, 2016).

Bien que seul le recrutement des premiers stades de vie du crabe des neiges ait été mesuré dans le cadre de cette étude, certains auteurs ont suggéré que la force (abondance) des cohortes est définitivement fixée aux stades de développement intermédiaires (c.-à-d., instars VII à VIII, 25-50 mm LC), se propageant ensuite aux grandes tailles (par ex., Caddy *et al.*, 2005). Cela est également implicite dans toutes les études concluant que les processus de contrôle ascendant agissant tôt dans la vie du crabe des neiges déterminent l'abondance des mâles de taille commerciale. Une prochaine étape consistera à tester cette hypothèse et à évaluer l'importance du recrutement des premiers stades de vie et des conditions environnementales qui influencent la survie et la croissance dans les fluctuations d'abondance des stades adultes et des débarquements de la pêche commerciale.

Dans le chapitre 3, nous avons développé un modèle de population qui visait spécifiquement à évaluer le rôle du cannibalisme et de la variabilité environnementale sur la dynamique cyclique du crabe des neiges. Nos résultats ont montré qu'une combinaison de processus densité-dépendants (c.-à-d., le cannibalisme) et stochastiques (c.-à-d., variabilité densité-indépendante du recrutement) était nécessaire pour produire une dynamique de population cohérente avec les observations empiriques de la population du crabe des neiges du nord-ouest du GSL. La prochaine étape serait d'utiliser le modèle de population pour évaluer et prédire les

conséquences de divers scénarios climatiques et d'exploitation (pêche commerciale) sur les populations du crabe des neiges.

En tant qu'espèce sténotherme adaptée aux eaux froides, le réchauffement actuel causé par les changements climatiques continuera d'affecter négativement l'abondance du crabe des neiges, en particulier dans les zones où le crabe des neiges se trouve dans la limite sud ou la plus chaude de leur répartition. De plus, comme le crabe des neiges est d'une grande importance économique pour l'est du Canada, son évolution en réponse aux changements climatiques devrait être surveillée de près. L'élaboration de divers scénarios plausibles de réchauffement climatique et d'exploitation pourra certainement aider à prévoir et à anticiper les effets des changements climatiques et de la pêche commerciale sur les populations de crabe des neiges et ainsi être utile pour prendre des décisions éclairées de conservation et de gestion. Plusieurs travaux démontrent que les effets d'un réchauffement sur la phase benthique du crabe des neiges seraient multiples et, dans une certaine mesure, opposés. D'un côté, un réchauffement de la température de l'eau sur le fond pourrait augmenter la fécondité des femelles (Sainte-Marie *et al.*, 2008). En effet, celles-ci effectueraient leur mue terminale à une taille plus grande (Burmeister et Sainte-Marie, 2010; Dawe *et al.*, 2012b), produiraient un plus grand nombre d'œufs à chaque portée (Sainte-Marie, 1993) et se reproduiraient annuellement plutôt qu'une fois tous les deux ans (Moriyasu et Lanteigne, 1998; Sainte-Marie *et al.*, 2008). Les mâles effectueraient aussi leur mue terminale à une taille plus grande, de sorte qu'une proportion plus élevée d'entre eux atteindrait la taille légale de capture (Burmeister et Sainte-Marie, 2010; Dawe *et al.*, 2012b). D'un autre côté, un réchauffement du climat pourrait aussi avoir des répercussions négatives sur les populations du crabe des neiges, la plus importante étant une contraction de l'étendue des fonds baignés par des eaux froides (Chassé *et al.*, 2015). Cela concentrerait les crabes sur un plus petit territoire et augmenterait potentiellement la mortalité naturelle en intensifiant le

cannibalisme et la compétition intraspécifique pour les ressources (Parada *et al.*, 2007), et en réduisant la condition physiologique des crabes juvéniles (Gravel, 2002). En testant divers scénarios d'exploitation dans un contexte de changements climatiques, notre modèle de population pourrait servir à déterminer si les effets négatifs domineraient les effets positifs dans le cas d'un réchauffement soutenu des températures de l'eau.

APPENDICE A

SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER II

A.1 Tableaux

Table A.1 List of surveys, sampling period and number of stations sampled in the southern Gulf of St. Lawrence.

| Survey | Sampling period | | No. of stations sampled |
|--------|-----------------|---------|-------------------------|
| | Start | End | |
| 1982 | June 7 | June 14 | 63 |
| 1983 | June 23 | July 2 | 64 |
| 1984 | June 21 | June 29 | 65 |
| 1985 | June 22 | July 1 | 64 |
| 1986 | June 19 | June 27 | 55 |
| 1987 | June 17 | June 25 | 63 |
| 1988 | June 17 | June 24 | 61 |
| 1989 | June 20 | June 26 | 63 |
| 1990 | June 16 | June 22 | 62 |
| 1991 | June 17 | June 26 | 63 |
| 1992 | June 16 | June 24 | 64 |
| 1993 | June 15 | June 23 | 60 |
| 1994 | June 14 | June 21 | 63 |
| 1996 | June 18 | June 24 | 65 |
| 1998 | June 13 | June 19 | 64 |
| 1999 | June 19 | June 25 | 53 |
| 2000 | June 18 | June 26 | 62 |
| 2001 | June 11 | June 21 | 61 |
| 2002 | June 16 | June 22 | 65 |
| 2003 | June 16 | June 23 | 65 |
| 2004 | June 15 | June 22 | 62 |
| 2005 | June 16 | June 22 | 60 |
| 2006 | June 28 | July 10 | 63 |
| 2007 | June 22 | June 29 | 65 |
| 2008 | June 20 | June 29 | 46 |
| 2009 | June 13 | June 21 | 64 |
| 2010 | June 10 | June 19 | 65 |
| 2011 | June 11 | June 19 | 66 |
| 2012 | June 11 | June 19 | 66 |

Table A.2 Comparison of candidate generalized additive models for larval phenology indices of snow crab and toad crabs. AICc is the Akaike Information Criterion for small sample size, and ΔAICc shows the difference between the model AICc and the lowest AICc for the model set. Models are sorted by increasing ΔAICc values; the bigger the ΔAICc , the less plausible the model. f represents a smooth spline function. % Dev is the deviance explained by the model. The best candidate model is shown in bold (date: median sampling date, ICE: timing of ice retreat, CIL: CIL temperature index, ST: surface water temperature).

| Candidate models | % Dev | AICc | ΔAICc |
|--|-------------|---------------|---------------------|
| <i>Snow crab</i> | | | |
| 1 date + $f(\text{ICE}) + f(\text{ST})$ | 76.3 | -29.03 | 0 |
| 2 date + $f(\text{CIL}) + f(\text{ICE}) + f(\text{ST})$ | 80.5 | -26.60 | 2.43 |
| 3 date + $f(\text{CIL}) + f(\text{ST})$ | 75.2 | -25.65 | 3.38 |
| 4 date + $f(\text{ST})$ | 64.1 | -22.45 | 6.58 |
| 5 date + $f(\text{ICE})$ | 48.2 | -19.09 | 9.94 |
| 6 date + $f(\text{CIL}) + f(\text{ICE})$ | 50.1 | -17.08 | 11.95 |
| 7 date + $f(\text{CIL})$ | 33.9 | -12.92 | 16.11 |
| <i>Toad crabs</i> | | | |
| 1 date + $f(\text{CIL}) + f(\text{ST})$ | 79.0 | -31.86 | 0 |
| 2 date + $f(\text{ICE}) + f(\text{ST})$ | 79.4 | -31.47 | 0.39 |
| 3 date + $f(\text{CIL}) + f(\text{ICE}) + f(\text{ST})$ | 85.9 | -31.35 | 0.51 |
| 4 date + $f(\text{ICE})$ | 66.6 | -26.26 | 5.60 |
| 5 date + $f(\text{ST})$ | 66.3 | -25.63 | 6.23 |
| 6 date + $f(\text{CIL}) + f(\text{ICE})$ | 68.0 | -25.47 | 6.39 |
| 7 date + $f(\text{CIL})$ | 62.3 | -24.78 | 7.08 |

Table A.3 Comparison of candidate generalized additive models for larval abundance indices of snow crab, toad crabs and rock crab. In the case of snow crab, we tested 3 alternative hypotheses to explain variations in larval abundance: driven by environment only, driven by larval production only, and driven by additive effects of environment and larval production. AICc is the Akaike Information Criterion for small sample size, and Δ AICc shows the difference between the model AICc and the lowest AICc for the model set; the bigger the Δ AICc, the less plausible the model. f is represents smooth spline function. % Dev is the deviance explained by the model. The best candidate model is shown in bold (ICE: timing of ice retreat, ST: surface water temperature, LP: larval production index, phenology: phenology index).

| Candidate models | % Dev | AICc | Δ AICc | |
|---|---|-------------|---------------|-------------|
| <i>Snow crab</i> | | | | |
| Environmental effects | | | | |
| 1 | $f(\text{ICE}) + f(\text{ST}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 58.0 | 240.37 | 36.05 |
| 2 | $f(\text{ST}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 0.03 | 248.37 | 44.05 |
| 3 | $f(\text{ICE}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 26.6 | 272.74 | 68.42 |
| Larval production | | | | |
| 4 | $f(\text{LP}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 32.4 | 207.80 | 3.48 |
| Environmental effects and larval production | | | | |
| 5 | $f(\text{ICE}) + f(\text{ST}) + f(\text{LP}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 73.6 | 204.32 | 0 |
| 6 | $f(\text{ICE}) + f(\text{LP}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 47.4 | 206.58 | 2.26 |
| 7 | $f(\text{ST}) + f(\text{LP}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 37.0 | 208.85 | 4.53 |
| <i>Toad crabs</i> | | | | |
| 1 | $f(\text{ST}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 24.5 | 216.98 | 0 |
| 2 | $f(\text{ICE}) + f(\text{ST}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 29.3 | 220.41 | 3.43 |
| 3 | $f(\text{ICE}) + \text{offset}(\text{phenology})$ | 0.01 | 238.50 | 21.52 |
| <i>Rock crab</i> | | | | |
| 1 | $f(\text{ICE}) + f(\text{ST})$ | 28.2 | 232.61 | 0 |
| 2 | $f(\text{ST})$ | 18.8 | 232.85 | 0.24 |
| 3 | $f(\text{ICE})$ | 20.9 | 240.60 | 7.99 |

Table A.4 Generalized additive models describing the larval phenology of snow crab and toad crabs with day of start of the spring bloom instead of timing of sea ice retreat for the period 1998-2012. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; Date: median sampling date; BS: bloom start; ST: surface temperature.

| Parametric terms | | | | | Non-parametric (smoothed) terms | | | | N | % Dev |
|-------------------|----------|-------|--------|---------|---------------------------------|-------|------------------|---------|----|-------|
| Variable | Estimate | SE | z | p | Variable | edf | Chi ² | p | | |
| <i>Snow crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 17.638 | 4.398 | 4.010 | <0.0001 | BS | 1 | 5.968 | 0.015 | 13 | 90.8 |
| Date | -0.103 | 0.026 | -3.978 | <0.0001 | ST | 1 | 30.47 | <0.0001 | | |
| <i>Toad crabs</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 26.35 | 6.738 | 3.910 | <0.0001 | BS | 1.649 | 8.789 | 0.007 | 13 | 84.2 |
| Date | -0.152 | 0.040 | -3.846 | 0.0001 | ST | 1 | 7.618 | 0.006 | | |

Table A.5 Generalized additive models describing the larval phenology of snow crab and toad crabs for the period 1998-2012 (for comparison with model presented in Table A.4). Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; Date: median sampling date; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature.

| Parametric terms | | | | | Non-parametric (smoothed) terms | | | | N | % Dev |
|-------------------|----------|-------|--------|-------|---------------------------------|-------|------------------|---------|----|-------|
| Variable | Estimate | SE | z | p | Variable | edf | Chi ² | p | | |
| <i>Snow crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 9.887 | 4.880 | 2.026 | 0.043 | ICE | 1.105 | 5.668 | 0.032 | 15 | 83.9 |
| Date | -0.057 | 0.029 | -1.979 | 0.048 | ST | 1 | 22.60 | <0.0001 | | |
| <i>Toad crabs</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 18.43 | 6.449 | 2.858 | 0.004 | ICE | 1.105 | 6.137 | 0.015 | 15 | 77.7 |
| Date | -0.105 | 0.038 | -2.789 | 0.005 | ST | 1 | 8.534 | 0.003 | | |

Table A.6 Generalized additive model describing the abundance of snow crab larvae with magnitude of the spring bloom instead of timing of sea ice retreat for the period 1998-2012. Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. The phenology index was included as an offset within the model. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; BM: bloom magnitude; ST: surface temperature; LP: index of larval production.

| Parametric terms | | | | | Non-parametric (smoothed) terms | | | | <i>N</i> | % Dev |
|------------------|----------|-------|----------|----------|---------------------------------|-------|----------|----------|----------|-------|
| Variable | Estimate | SE | <i>t</i> | <i>p</i> | Variable | edf | <i>F</i> | <i>p</i> | | |
| <i>Snow crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 2.747 | 0.149 | 18.39 | <0.0001 | BM | 1.888 | 4.204 | 0.044 | 15 | 77.2 |
| | | | | | ST | 1.896 | 6.447 | 0.021 | | |
| | | | | | LP | 1 | 5.018 | 0.051 | | |

Table A.7 Generalized additive models describing the abundance of snow crab larvae for the period 1998-2012 (for comparison with model presented in Table A.6). Estimated coefficients are shown for parametric terms and estimated degrees of freedom are shown for non-parametric (smoothed) terms. The phenology index was included as an offset within the model. SE: standard error; edf: effective degree of freedom; % Dev: deviance explained by the model; ICE: timing of ice retreat; ST: surface temperature; LP: index of larval production.

| Parametric terms | | | | | Non-parametric (smoothed) terms | | | | <i>N</i> | % Dev |
|------------------|----------|-------|----------|----------|---------------------------------|-------|----------|----------|----------|-------|
| Variable | Estimate | SE | <i>t</i> | <i>p</i> | Variable | edf | <i>F</i> | <i>p</i> | | |
| <i>Snow crab</i> | | | | | | | | | | |
| Intercept | 2.851 | 0.098 | 29.18 | <0.0001 | ICE | 2.950 | 4.647 | 0.038 | 15 | 87.2 |
| | | | | | ST | 2.297 | 6.351 | 0.020 | | |
| | | | | | LP | 1.419 | 0.702 | 0.607 | | |

A.2 Figures

Figure A.1 Interpolation grid used in kriging. The grid is divided in cells of 3.4x4.2 km each.

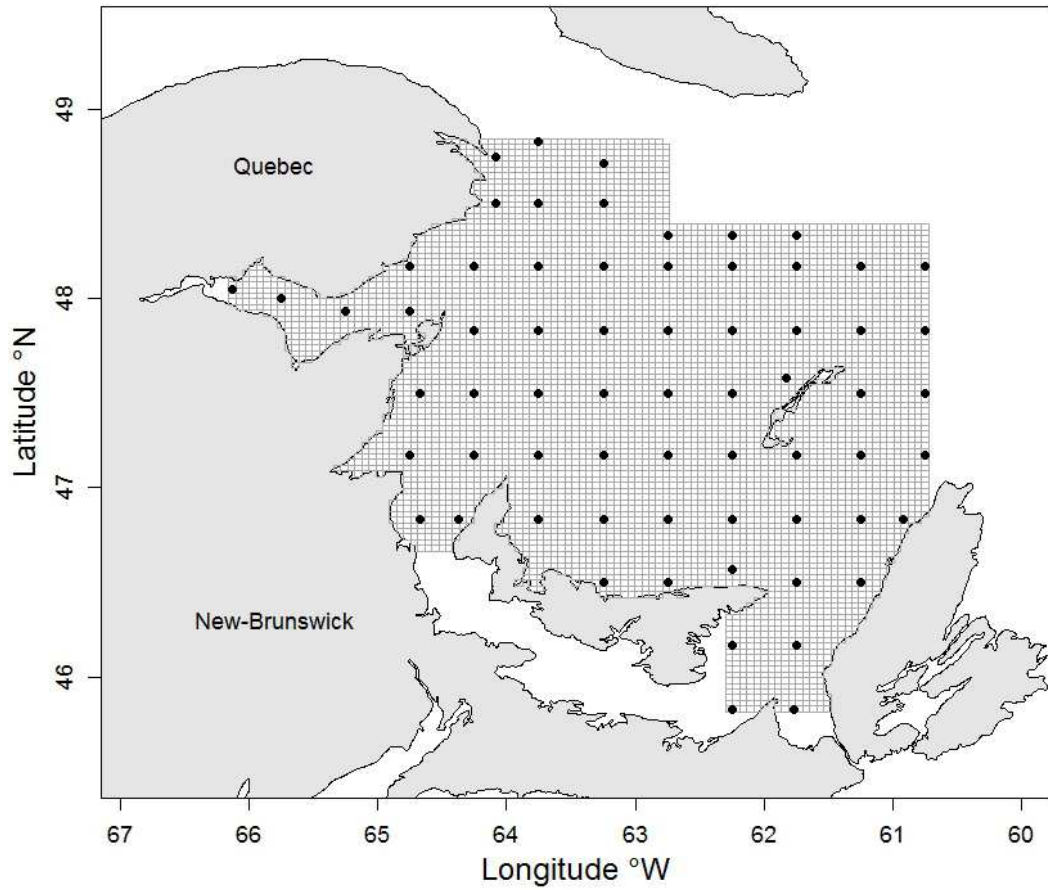


Figure A.2 Relationships between the start (A) and magnitude (B) of the spring bloom and the timing of ice retreat in the southern Gulf of St. Lawrence from 1998 to 2015. Data on spring bloom characteristics were taken from Devine *et al.* (2017).

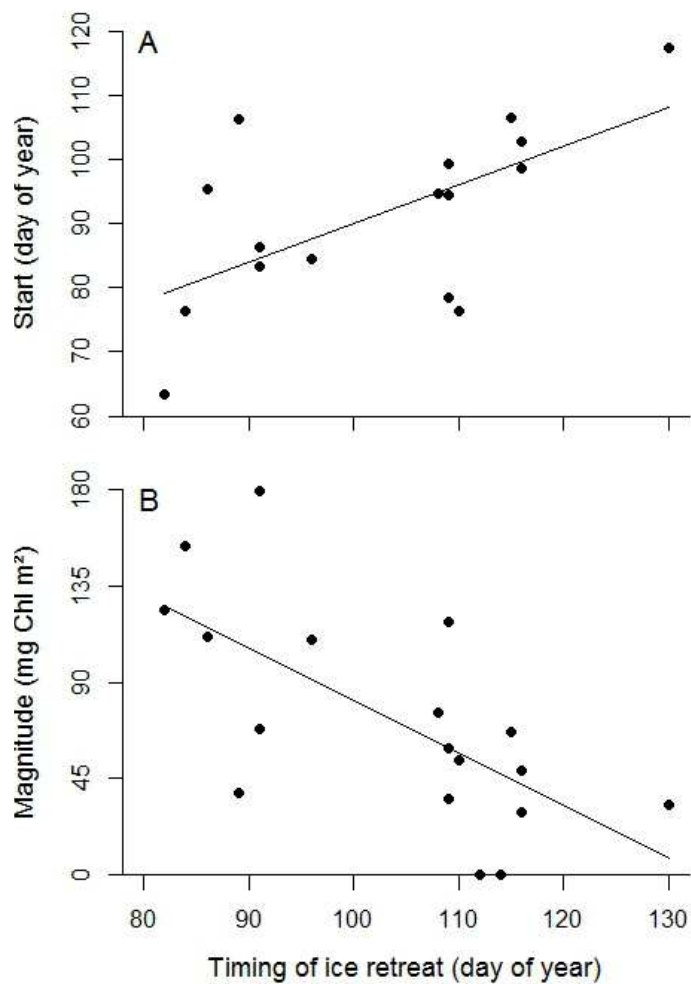


Figure A.3 Larval abundance indices of snow crab (A) and toad crabs (B). Raw abundance indices (full line, black circles) and abundance indices adjusted for the effect of phenology, i.e. residuals from regression of abundance index on phenology index (dashed line, white circles), are shown. Indices were standardized to facilitate comparison.

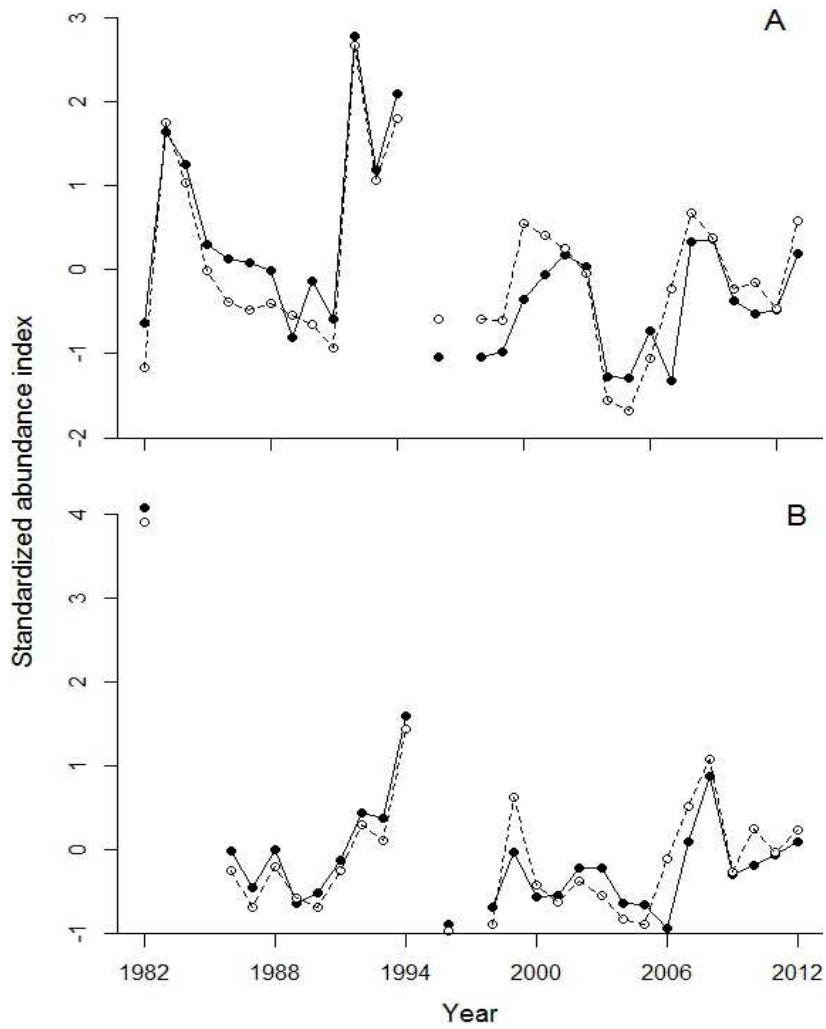


Figure A.4 Generalized additive model results showing the partial effects of the day of start of the spring bloom and surface water temperature on the larval phenology index of snow crab (A, B) and toad crabs (C, D). Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown.

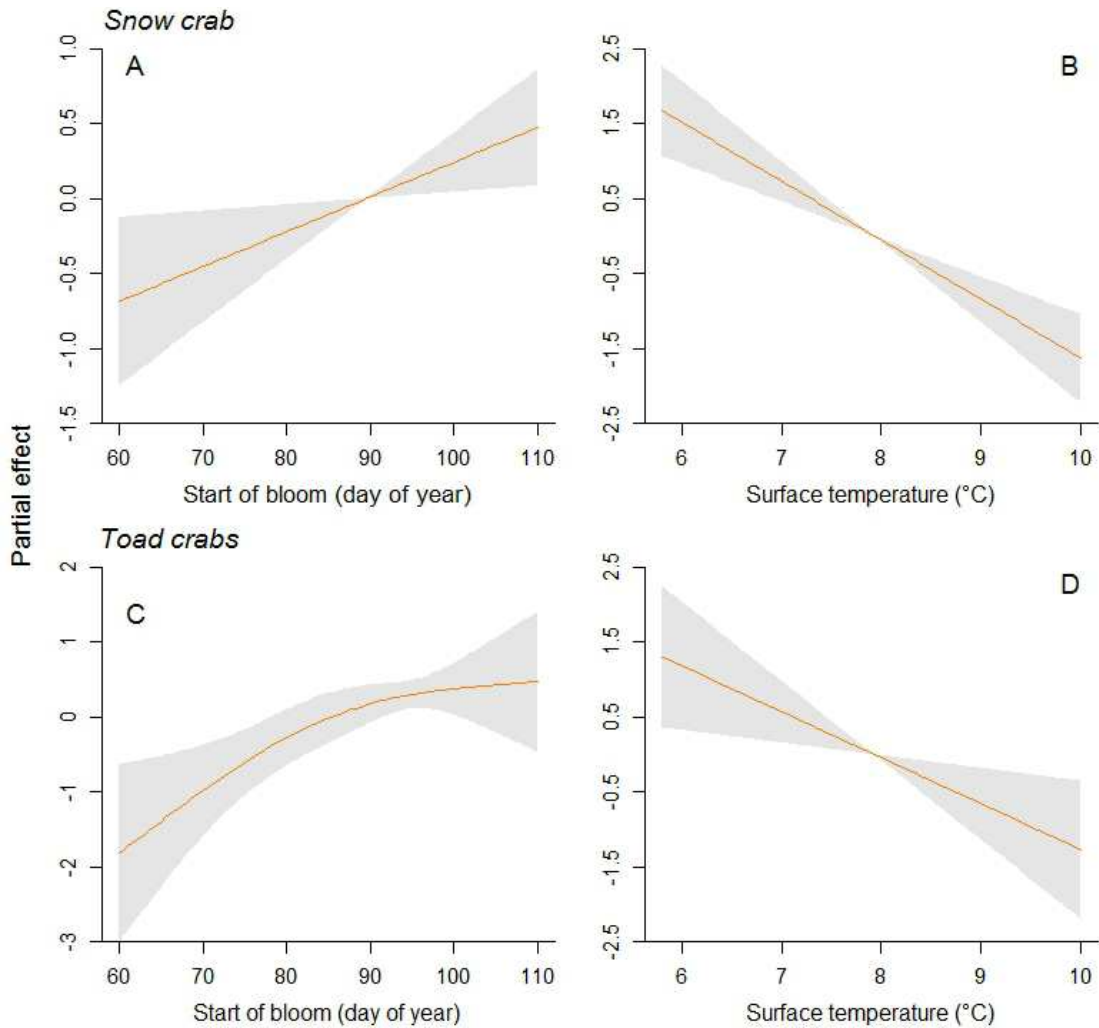
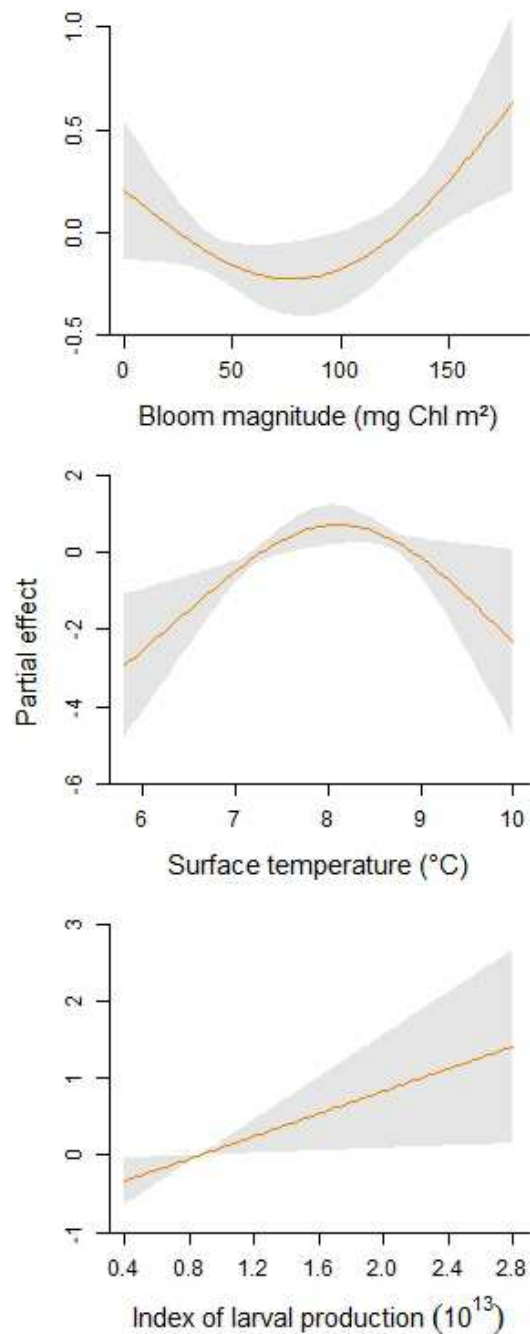


Figure A.5 Generalized additive model results showing the partial effects of the magnitude of the spring bloom, surface water temperature and larval production on the abundance index of snow crab larvae. Fitted lines (solid line) and 95% confidence intervals (grey shaded areas) are shown.



APPENDICE B

SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER III

Figure B.1 Range of carapace width of each stage considered in the model. Dashed lines represent adult stages. Mean carapace width (w_i) of each stage are indicated above size classes.

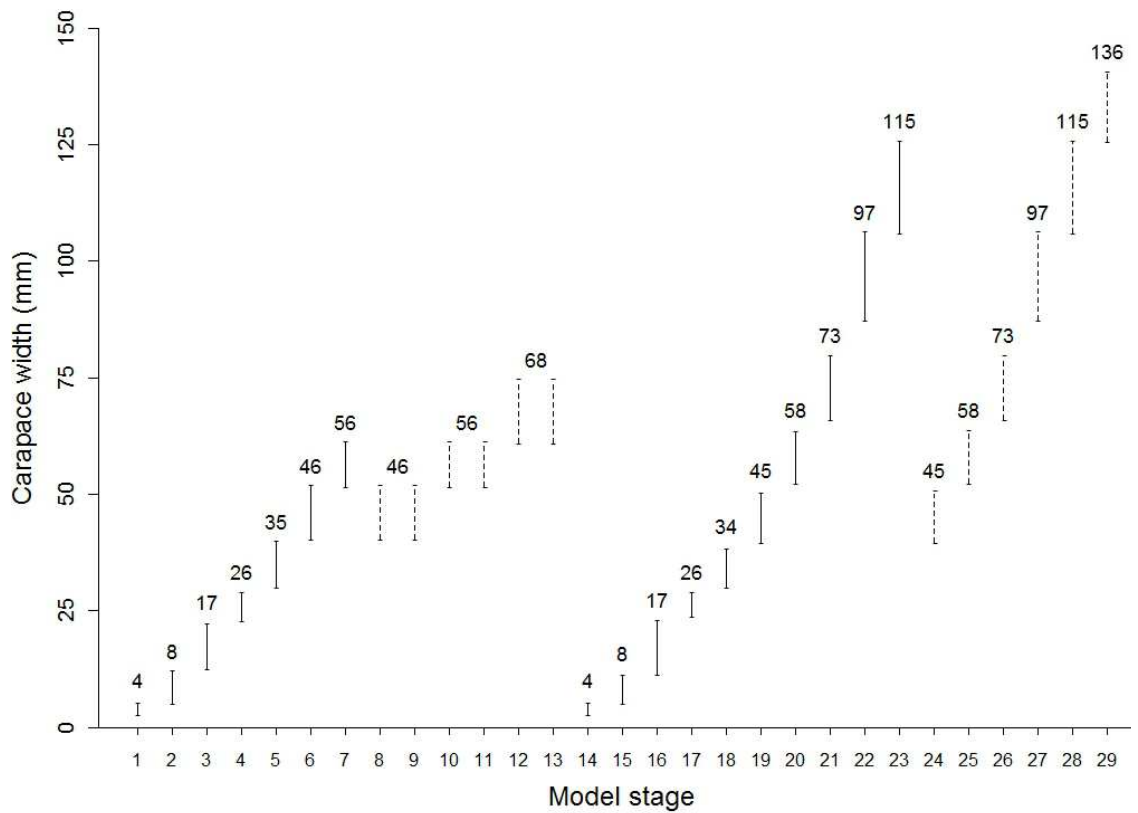
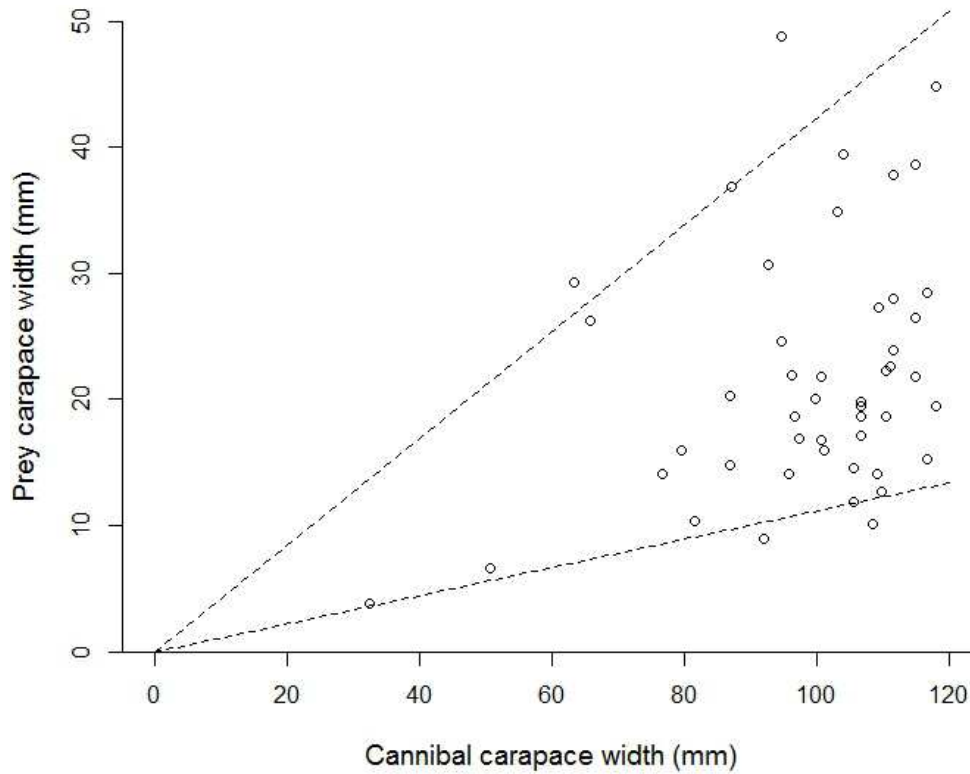


Figure B.3 Prey carapace width plotted against cannibal carapace width based on stomach contents of wild caught male snow crabs from the estuary and northwest Gulf of St. Lawrence (source: Lovrich et Sainte-Marie, 1997). Dotted lines indicate the assumed upper and lower limit of prey carapace width for a given cannibal carapace width.



RÉFÉRENCES

- Abadi, F., Gimenez, O., Arlettaz, R. et Schaub, M. (2010). An assessment of integrated population models: bias, accuracy, and violation of the assumption of independence. *Ecology*, *91*(1), 7-14. doi: 10.1890/08-2235.1.
- Ahdesmaki, M., Fokianos, K. et Strimmer, K. (2012). GeneCycle: identification of periodically expressed genes. R package version 1.1.2. URL <https://CRAN.R-project.org/package=GeneCycle>.
- Alunno-Bruscia, M. et Sainte-Marie, B. (1998). Abdomen allometry, ovary development, and growth of female snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae), in the northwestern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *55*(2), 459-477. doi: 10.1139/cjfas-55-2-459.
- Alvsvåg, J., Agnalt, A.-L. et Jorstad, K. E. (2009). Evidence for a permanent establishment of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Barents Sea. *Biological Invasions*, *11*(3), 587-595. doi: 10.1007/s10530-008-9273-7.
- Anger, K. (1983). Temperature and the larval development of *Hyas araneus* L. (Decapoda : Majidae); extrapolation of laboratory data to field conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *69*(3), 203-215. doi: 10.1016/0022-0981(83)90070-9.
- Anger, K. (1984). Development and growth in larval and juvenile *Hyas coarctatus* (Decapoda, Majidae) reared in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*, *19*, 115-123.
- Anger, K. (2001). *The biology of decapod crustacean larvae, Volume 14*. Lisse, The Netherlands Swets and Zeitlinger.
- Ao, S. (2010). *Applied time series analysis and innovative computing. Lecture Notes in Electrical Engineering, Volume 59* : Springer Netherlands.

- Appelqvist, C. et Havenhand, J. N. (2016). A phenological shift in the time of recruitment of the shipworm, *Teredo navalis* L., mirrors marine climate change. *Ecology and Evolution*, 6(12), 3862-3870. doi: 10.1002/ece3.2126.
- Armstrong, D. A., McDonald, P. S., Kruse, G. H., Hines, A. H. et Orensanz, J. M. (2010). A crab for all seasons: the confluence of fisheries and climate as drivers of crab abundance and distribution. Dans G. H. Kruse, G. L. Eckert, R. J. Foy, R. N. Lipcius, B. Sainte-Marie, D. L. Stram, et D. Woodby (dir.): *Biology and management of exploited crab populations under climate change*. University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-10-01.
- Asch, R. G. (2015). Climate change and decadal shifts in the phenology of larval fishes in the California Current ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(30), E4065-E4074. doi: 10.1073/pnas.1421946112.
- Bale, J. S., *et al.* (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x.
- Barraquand, F., *et al.* (2017). Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles. *Ecology Letters*, 20(8), 1074-1092. doi: 10.1111/ele.12789.
- Barton, B. T. et Ives, A. R. (2014). Species interactions and a chain of indirect effects driven by reduced precipitation. *Ecology*, 95(2), 486-494. doi: 10.1890/13-0044.1.
- Beaugrand, G. (2015). Theoretical basis for predicting climate-induced abrupt shifts in the oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130264. doi: 10.1098/rstb.2013.0264.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S. et Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426(6967), 661-664. doi: 10.1038/nature02164.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. et Ibanez, F. (2008). Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters*, 11(11), 1157-1168. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01218.x.
- Begon, M., Townsend, C. R. H., John, L., Colin, R. T. et John, L. H. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (4^e éd.). Oxford, UK: Wiley-Blackwell.

- Benjamini, Y. et Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 57(1), 289-300.
- Benton, T. G., Plaistow, S. J. et Coulson, T. N. (2006). Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1591), 1173-1181. doi: 10.1098/rspb.2006.3495.
- Bergström, B. I. (2000). The biology of *Pandalus*. *Advances in Marine Biology*, 38, 55-245. doi: 10.1016/s0065-2881(00)38003-8.
- Berryman, A. A. (1996). What causes population cycles of forest Lepidoptera? *Trends in Ecology & Evolution*, 11(1), 28-32. doi: 10.1016/0169-5347(96)81066-4.
- Berryman, A. A. (2002). *Population cycles: the case for trophic interactions*. New York: Oxford University Press
- Bigford, T. E. (1979). *Synopsis of biological data on the rock crab, Cancer irroratus Say*. Seattle: National Marine Fisheries Service.
- Bjørnstad, O. N., Fromentin, J. M., Stenseth, N. C. et Gjosaeter, J. (1999). Cycles and trends in cod populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(9), 5066-5071.
- Bjørnstad, O. N. et Grenfell, B. T. (2001). Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293(5530), 638-643. doi: 10.1126/science.1062226.
- Bjørnstad, O. N., Nisbet, R. M. et Fromentin, J. M. (2004). Trends and cohort resonant effects in age-structured populations. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), 1157-1167.
- Boström-Einarsson, L., Bonin, M. C., Munday, P. L. et Jones, G. P. (2013). Strong intraspecific competition and habitat selectivity influence abundance of a coral-dwelling damselfish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 448, 85-92. doi: 10.1016/j.jembe.2013.06.017.
- Botsford, L. W., Holland, M. D., Field, J. C. et Hastings, A. (2014). Cohort resonance: a significant component of fluctuations in recruitment, egg production, and catch of fished populations. *ICES Journal of Marine Science*, 71(8), 2158-2170. doi: 10.1093/icesjms/fsu063.

- Bouchard, M., Régnière, J. et Therrien, P. (2017). Bottom-up factors contribute to large-scale synchrony in spruce budworm populations. *Canadian Journal of Forest Research*. doi: 10.1139/cjfr-2017-0051.
- Boudreau, S. A., Anderson, S. C. et Worm, B. (2011). Top-down interactions and temperature control of snow crab abundance in the northwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 429, 169-183. doi: 10.3354/meps09081.
- Bouman, H. A., *et al.* (2003). Temperature as indicator of optical properties and community structure of marine phytoplankton: implications for remote sensing. *Marine Ecology Progress Series*, 258, 19-30. doi: 10.3354/meps258019.
- Bourdages, H., *et al.* (2010). Preliminary results from the groudfish and shrimp multidisciplinary survey in August 2010 in the northern Gulf of St. Lawrence. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2010/107.
- Bourdages, H., *et al.* (2017). Résultats préliminaires du relevé multidisciplinaire de poissons de fond et de crevette d'août 2016 dans l'estuaire et le nord du golfe du Saint-Laurent. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2017/002.
- Branson, D. H. (2008). Influence of a large late summer precipitation event on food limitation and grasshopper population dynamics in a northern Great Plains grassland. *Environmental Entomology*, 37(3), 686-695.
- Brêthes, J. C. F., Coulombe, F., Lafleur, P. E. et Bouchard, R. (1987). Habitat and spatial distribution of early benthic stages of the snow crab *Chionoecetes opilio* O. Fabricius off the north shore of the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Crustacean Biology*, 7(4), 667-681.
- Briggs, C. J., Sait, S. M., Begon, M., Thompson, D. J. et Godfray, H. C. J. (2000). What causes generation cycles in populations of stored-product moths? *Journal of Animal Ecology*, 69(2), 352-366. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00398.x.
- Broitman, B. R., *et al.* (2008). Spatial and temporal patterns of invertebrate recruitment along the West Coast of the United States. *Ecological Monographs*, 78(3), 403-421. doi: 10.1890/06-1805.1.
- Buhay, J. E. (2011). "Population Dynamics of Crustaceans": Introduction to the Symposium. *Integrative and Comparative Biology*, 51(4), 577-579. doi: 10.1093/icb/icr100.

- Burgos, J., Ernst, B., Armstrong, D. et Orensanz, J. M. (2013). Fluctuations in range and abundance of snow crab (*Chionoecetes opilio*) from the eastern Bering Sea: what role for pacific cod (*Gadus macrocephalus*) predation? *Bulletin of Marine Science*, 89(1), 57-81. doi: 10.5343/bms.2011.1137.
- Burmeister, A. et Sainte-Marie, B. (2010). Pattern and causes of a temperature-dependent gradient of size at terminal moult in snow crab (*Chionoecetes opilio*) along West Greenland. *Polar Biology*, 33(6), 775-788. doi: 10.1007/s00300-009-0755-6.
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*: Springer, New York.
- Burrows, M. T., et al. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-655. doi: 10.1126/science.1210288.
- Butler IV, M. J. et Kintzing, M. D. (2016). An exception to the rule: top-down control of a coral reef macroinvertebrate community by a tropical spiny lobster. *Bulletin of Marine Science*, 92(1), 137-152. doi: 10.5343/bms.2015.1045.
- Caddy, J. F., Wade, E., Surette, T., Hebert, M. et Moriyasu, M. (2005). Using an empirical traffic light procedure for monitoring and forecasting in the Gulf of St. Lawrence fishery for the snow crab, *Chionoecetes opilio*. *Fisheries Research*, 76(1), 123-145. doi: 10.1016/j.fishres.2005.06.003.
- Cadigan, N. G., Wade, E. et Nielsen, A. (2017). A spatiotemporal model for snow crab (*Chionoecetes opilio*) stock size in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(11), 1-13. doi: 10.1139/cjfas-2016-0260.
- Cahuin, S. M., Cubillos, L. A., Niquen, M. et Escribano, R. (2009). Climatic regimes and the recruitment rate of anchoveta, *Engraulis ringens*, off Peru. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 84(4), 591-597. doi: 10.1016/j.ecss.2009.07.027.
- Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P. et Menge, B. A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 477-500. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.477.
- Carson, R. T., Granger, C., Jackson, J. et Schlenker, W. (2009). Fisheries management under cyclical population dynamics. *Environmental and Resource Economics*, 42(3), 379-410. doi: 10.1007/s10640-008-9254-4.

- Castonguay, M., Plourde, S., Robert, D., Runge, J. A. et Fortier, L. (2008). Copepod production drives recruitment in a marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(8), 1528-1531. doi: doi:10.1139/F08-126.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation* (2^e éd.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Chabot, D., Guénette, S. et Stortini, C. (2013). A review of the physiological susceptibility of commercial species of fish and crustaceans of the northwest Atlantic to changes in water temperature, dissolved oxygen, pH and salinity. Dans N. L. Shackell, B. J. W. Greenan, P. Pepin, D. Chabot, et A. Warburton (dir.): *Climate change impacts, vulnerabilities and opportunities (IVO). Analysis of the Marine Atlantic Basin*. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 3012.
- Chabot, D., Rondeau, A., Sainte-Marie, B., Savard, L., Surette, T. et Archambault, P. (2007). Distribution of benthic invertebrates in the Estuary and Gulf of St. Lawrence. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2007/018.
- Chabot, D., Sainte-Marie, B., Briand, K. et Hanson, J. M. (2008). Atlantic cod and snow crab predator-prey size relationship in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 363, 227-240. doi: 10.3354/meps07384.
- Chambers, R. C. et Trippel, E. (1997). *Early life history and recruitment in fish populations* (21). London: Springer Netherlands.
- Chassé, J., Galbraith, P. S., Lambert, N., Moriyasu, M., Wade, E., Marcil, J. et Pettipas, R. G. (2015). Environmental conditions in the southern Gulf of St. Lawrence relevant to snow crab. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2015/009.
- Chitty, D. (1967). The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 2, 51-78.
- Christiansen, M. E. (1982). A review of the distribution of Crustacea Decapoda Brachyura in the Northeast Atlantic. *Quaderni del Laboratorio di Tecnologia della Pesca*, 3, 347-354.
- Claessen, D. et de Roos, A. M. (2003). Bistability in a size-structured population model of cannibalistic fish—a continuation study. *Theoretical Population Biology*, 64(1), 49-65. doi: 10.1016/S0040-5809(03)00042-X.

- Claessen, D., de Roos, A. M. et Persson, L. (2004). Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271(1537), 333-340. doi: 10.1098/rspb.2003.2555.
- Claessen, D., Roos, A. M. d. et Persson, L. (2000). Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. *The American Naturalist*, 155(2), 219-237.
- Colton, A. R., Wilberg, M. J., Coles, V. J. et Miller, T. J. (2014). An evaluation of the synchronization in the dynamics of blue crab (*Callinectes sapidus*) populations in the western Atlantic. *Fisheries Oceanography*, 23(2), 132-146. doi: 10.1111/fog.12048.
- Comeau, M., Conan, G. Y., Maynou, F., Robichaud, G., Therriault, J. C. et Starr, M. (1998). Growth, spatial distribution, and abundance of benthic stages of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in Bonne Bay, Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(1), 262–279. doi: 10.1139/cjfas-55-1-262.
- Conan, G. Y., Starr, M., Comeau, M., Therriault, J.-C., Maynou, F. X. et Robichaud, G. (1996). Life history strategies, recruitment fluctuations, and management of the Bonne Bay Fjord Atlantic snow crab (*Chionoecetes opilio*). Dans B. Baxter (dir.): High latitude crabs: biology, management, and economics. University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-96-02.
- Cooper, L. W., Janout, M. A., Frey, K. E., Pirtle-Levy, R., Guarinello, M. L., Grebmeier, J. M. et Lovvorn, J. R. (2012). The relationship between sea ice break-up, water mass variation, chlorophyll biomass, and sedimentation in the northern Bering Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 65-70, 141-162. doi: 10.1016/j.dsr2.2012.02.002.
- Coulson, T., Rohani, P. et Pascual, M. (2004). Skeletons, noise and population growth: the end of an old debate? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 359-364. doi: 10.1016/j.tree.2004.05.008.
- Creel, S. et Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(4), 194-201. doi: 10.1016/j.tree.2007.12.004.
- Cury, P., Shannon, L. et Shin, Y.-J. (2003). The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. Dans M. Sinclair et G. Valdimarsson (dir.): Responsible

fisheries in the marine ecosystem. Wallingford, UK: FAO & CABI Publishing.

- Cushing, D. H. (1969). The regularity of the spawning season of some fishes. *ICES Journal of Marine Science*, 33(1), 81-92. doi: 10.1093/icesjms/33.1.81.
- Cushing, D. H., Blaxter, J. H. S. et Southward, A. J. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26, 249-293. doi: 10.1016/s0065-2881(08)60202-3.
- Davidson, K. G. et Chin, E. A. (1991). A comparison of the taxonomic characteristics and duration of the laboratory reared larvae of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), and toad crabs (*Hyas* sp.) from Atlantic Canada. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 1762.
- Dawe, E. G. et Colbourne, E. B. (2002). Distribution and demography of snow crab (*Chionoecetes opilio*) males on the Newfoundland and Labrador Shelf. Dans A. J. Paul, *et al.* (dir.): Crabs in cold water regions: biology, management, and economics. University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-02-01.
- Dawe, E. G., Koen-Alonso, M., Chabot, D., Stansbury, D. et Mullett, D. (2012a). Trophic interactions between key predatory fishes and crustaceans: comparison of two Northwest Atlantic systems during a period of ecosystem change. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 233-248. doi: 10.3354/meps10136.
- Dawe, E. G., Mullett, D. R., Moriyasu, M. et Wade, E. (2012b). 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*, 469, 279-296. doi: 10.3354/meps09793.
- Dawe, E. G., Parsons, D. G. et Colbourne, E. (2008). Relationships of sea ice extent and bottom water temperature with abundance of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Newfoundland-Labrador Shelf. ICES CM Document 2008/B:02.
- Devine, L., Scarratt, M., Plourde, S., Galbraith, P. S., Michaud, S. et Lehoux, C. (2017). Chemical and biological oceanographic conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence during 2015. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2017/034.

- DFO (2013). Assessment of the rock crab (*Cancer irroratus*) fishery in the southern Gulf of St. Lawrence for 2006 to 2011. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2013/030.
- Dionne, M., Sainte-Marie, B., Bourget, E. et Gilbert, D. (2003). Distribution and habitat selection of early benthic stages of snow crab *Chionoecetes opilio*. *Marine Ecology Progress Series*, 259, 117-128. doi: 10.3354/meps259117.
- Divine, L. M., Bluhm, B. A., Mueter, F. J. et Iken, K. (2017). Diet analysis of Alaska Arctic snow crabs (*Chionoecetes opilio*) using stomach contents and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes. *Deep Sea Research II*, 135, 124-136. doi: 10.1016/j.dsr2.2015.11.009.
- Doney, S. C., et al. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4(1), 11-37. doi: 10.1146/annurev-marine-041911-111611.
- Drouineau, H., Sainte-Marie, B. et Duplisea, D. (2013). Estimating natural mortality and egg production of snow crab *Chionoecetes opilio* adult females. *Aquatic Biology*, 18(3), 261-270. doi: 10.3354/ab00513.
- Durant, J. M., Hjermann, D. O., Ottersen, G. et Stenseth, N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33(3), 271-283. doi: 10.3354/cr033271.
- Dutil, J.-D., Munro, J. et Péloquin, M. (1997). Laboratory study of the influence of prey size on vulnerability to cannibalism in snow crab (*Chionoecetes opilio* O. Fabricius, 1780). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 212(1), 81-94. doi: 10.1016/s0022-0981(96)02736-0.
- Dutil, J. D., Dion, C., Gamache, L., Larocque, R. et Ouellet, J. F. (2010). Ration and temperature effects on the condition of male adolescent molter and skip molter snow crab. *Journal of Shellfish Research*, 29(4), 1025-1033. doi: 10.2983/035.029.0404.
- Edwards, M. et Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430(7002), 881-884. doi: 10.1038/nature02808.
- Elton, C. S. (1924). Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Journal of Experimental Biology*, 2, 119-163.

- Émond, K., Sainte-Marie, B., Galbraith, P. S. et Bêty, J. (2015). Top-down vs. bottom-up drivers of recruitment in a key marine invertebrate: investigating early life stages of snow crab. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5), 1336-1348. doi: 10.1093/icesjms/fsu240.
- Ernst, B., Armstrong, D. A., Burgos, J. et Orensanz, J. M. (2012). Life history schedule and periodic recruitment of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(3), 532-550. doi: 10.1139/f2011-173.
- FAO (2017). Species fact sheets: *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788). Récupéré le 16 août 2017 de www.fao.org/fishery/species/2644/en.
- Fisher, J. L. (2006). Seasonal timing and duration of brachyuran larvae in a high-latitude fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 323, 213-222.
- Fonseca, D. B., Sainte-Marie, B. et Hazel, F. (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*, 137(4), 1029-1043. doi: 10.1577/t07-079.1.
- Foyle, T. P., Odor, R. K. et Elner, R. W. (1989). Energetically defining the thermal limits of the snow crab. *Journal of Experimental Biology*, 145, 371-393.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S. et Leggett, W. C. (2005). Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, 308(5728), 1621-1623. doi: 10.1126/science.1113075.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C. et Wanless, S. (2006). From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1259-1268. doi: DOI 10.1111/j.1365-2656.2006.01148.x.
- Galbraith, P. S., *et al.* (2016). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2015. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2016/056.
- Galbraith, P. S., *et al.* (2012a). Physical oceanographic conditions in the Gulf of St. Lawrence in 2011. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2012/023.
- Galbraith, P. S., Larouche, P., Chassé, J. et Petrie, B. (2012b). Sea-surface temperature in relation to air temperature in the Gulf of St. Lawrence:

- interdecadal variability and long term trends. *Deep-Sea Research II*, 77-80, 10-20. doi: 10.1016/j.dsr2.2012.04.001.
- Gallego, A., North, E. W. et Houde, E. D. (2012). Understanding and quantifying mortality in pelagic, early life stages of marine organisms – Old challenges and new perspectives. *Journal of Marine Systems*, 93(0), 1-3. doi: 10.1016/j.jmarsys.2011.10.012.
- Gauthier, G., Berteaux, D., Krebs, C. J. et Reid, D. (2009). Arctic lemmings are not only food limited – a comment on Oksanen et al. . *Evolutionary Ecology Research*, 11, 483-484.
- Gayanilo, F., Sparre, P. et Pauly, D. (2005). FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT II). Revised version. User's guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries).
- Gilbert, D. et Pettigrew, B. (1997). Interannual variability (1948-1994) of the CIL core temperature in the Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(S1), 57-67. doi: doi:10.1139/f96-160.
- Ginzburg, L. R. et Taneyhill, D. E. (1994). Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 63(1), 79-92. doi: 10.2307/5585.
- Gosselin, L. A. et Qian, P. Y. (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146(1-3), 265-282.
- Grady, S. P. et Valiela, I. (2006). Stage-structured matrix modeling and suggestions for management of Atlantic horseshoe crab, *Limulus polyphemus*, populations on Cape Cod, Massachusetts. *Estuaries and Coasts*, 29(4), 685-698.
- Gravel, K. (2002). *Bilan énergétique des juvéniles du crabe des neiges, Chionoecetes opilio, à différentes températures* (Mémoire de maîtrise). Université du Québec à Rimouski.
- Greenville, A. C., Wardle, G. M., Tamayo, B. et Dickman, C. R. (2014). Bottom-up and top-down processes interact to modify intraguild interactions in resource-pulse environments. *Oecologia*, 175(4), 1349-1358. doi: 10.1007/s00442-014-2977-8.
- Grégoire, F., Girard, L. et Boudreau, M. (2014). Results of the Atlantic Zone Monitoring Program-Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) surveys

conducted in the southern Gulf of St. Lawrence in 2012 and 2013. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2014/075.

- Grégoire, F., Lévesque, C., Beaulieu, J.-L. et Gendron, M.-H. (2008). Results of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) egg survey conducted in the southern Gulf of St. Lawrence in 2007. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research document 2008/081.
- Grömping, U. (2006). Relative importance for linear regression in R: the package relaimpo. R package version 2.2-2. *Journal of Statistical Software*, 17, 1-27.
- Gurnell, J., Wauters, L. A., Lurz, P. W. W. et Tosi, G. (2004). Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 26-35. doi: 10.1111/j.1365-2656.2004.00791.x.
- Halpern, B. S., Cottenie, K. et Broitman, B. R. (2006). Strong top-down control in southern california kelp forest ecosystems. *Science*, 312(5777), 1230-1232. doi: 10.1126/science.1128613.
- Hanley, T. C. et La Pierre, K. J. (2015). *Trophic ecology: bottom-up and top-down interactions across aquatic and terrestrial systems* (Ecological monographs). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hare, S. R. et Mantua, N. J. (2000). Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress In Oceanography*, 47(2-4), 103-145. doi: 10.1016/s0079-6611(00)00033-1.
- Hastings, A. et Costantino, R. F. (1987). Cannibalistic egg-larva interactions in *Tribolium*: an explanation for the oscillations in population numbers. *The American Naturalist*, 130(1), 36-52.
- Hays, G. C., Richardson, A. J. et Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(6), 337-344. doi: 10.1016/j.tree.2005.03.004.
- Hébert, M., Benhalima, K., Miron, G. et Moriyasu, M. (2002). Moulting and growth of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda, Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence. *Crustaceana*, 75, 671-702.
- Hébert, M., Wade, E., Biron, M., DeGrâce, P., Landry, J.-F. et Moriyasu, M. (2011). The 2010 assessment of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) stock in the

- southern Gulf of St. Lawrence (Areas 12, 19, 12E and 12F). DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2011/082.
- Hébert, M., Wade, E., DeGrâce, P. et Moriyasu, M. (2015). The 2014 assessment of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) stock in the southern Gulf of St. Lawrence (Areas 12, 19, 12E and 12F). DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2015/083.
- Higgins, K., Hastings, A., Sarvela, J. N. et Botsford, L. W. (1997). Stochastic dynamics and deterministic skeletons: population behavior of dungeness crab. *Science*, 276(5317), 1431-1435.
- Hixon, M. A. et Johnson, D. W. (2009). Density dependence and independence. Dans R. Jansson (dir.): *Encyclopedia of Life Sciences*. Chichester, United Kingdom: Wiley-Blackwell.
- Hixon, M. A., Pacala, S. W. et Sandin, S. A. (2002). Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology*, 83(6), 1490-1508. doi: 10.2307/3071969.
- Horswill, C., Ratcliffe, N., Green, J. A., Phillips, R. A., Trathan, P. N. et Matthiopoulos, J. (2016). Unravelling the relative roles of top-down and bottom-up forces driving population change in an oceanic predator. *Ecology*, 97(8), 1919-1928. doi: 10.1002/ecy.1452.
- Houde, E. D. (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41, 53-70.
- Hunt, H. L. et Scheibling, R. E. (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 269-301.
- Hunt Jr., G. L., Stabeno, P., Walters, G., Sinclair, E., Brodeur, R. D., Napp, J. M. et Bond, N. A. (2002). Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem. *Deep Sea Research II*, 49(26), 5821-5853. doi: 10.1016/s0967-0645(02)00321-1.
- ICES (2011). Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG), 28 April-4 May, Hamburg, Germany.
- Inchausti, P. et Ginzburg, L. R. (2009). Maternal effects mechanism of population cycling: a formidable competitor to the traditional predator-prey view.

Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 364(1520), 1117-1124. doi: 10.1098/rstb.2008.0292.

- Incze, L. S., Armstrong, D. A. et Smith, S. L. (1987). Abundance of larval tanner crabs (*Chionoecetes* spp) in relation to adult females and regional oceanography of the southeastern Bering Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(6), 1143-1156. doi: 10.1139/f87-137.
- Incze, L. S. et Paul, A. J. (1983). Grazing and predation as related to energy needs of stage I zoeae of the tanner crab *Chionoecetes bairdi* (Brachyura, Majidae). *Biological Bulletin*, 165(1), 197-208. doi: 10.2307/1541364.
- IPCC (2014). Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (R.K. Pachauri et L.A. Meyer, dir.). Geneva, Switzerland.
- Jochum, M., Schneider, F. D., Crowe, T. P., Brose, U. et O'Gorman, E. J. (2012). Climate-induced changes in bottom-up and top-down processes independently alter a marine ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2962-2970. doi: 10.1098/rstb.2012.0237.
- Johns, D. M. (1981). Physiological studies on *Cancer irroratus* larvae. I. Effects of temperature and salinity on survival, development rate and size. *Marine Ecology Progress Series*, 5, 75-83.
- Jørgensen, L. L. et Spiridonov, V. (2013). Effect from the king- and snow crab on Barents Sea benthos. Results and conclusions from the Norwegian-Russian Workshop in Tromsø 2010. Fiskeri og Havet nr. 8/2013. Institute of Marine Research, Bergen, Norway.
- Kagata, H. et Ohgushi, T. (2006). Bottom-up trophic cascades and material transfer in terrestrial food webs. *Ecological Research*, 21(1), 26-34. doi: 10.1007/s11284-005-0124-z.
- Kendall, B. E., Prendergast, J. et Bjørnstad, O. N. (1998). The macroecology of population dynamics: taxonomic and biogeographic patterns in population cycles. *Ecology Letters*, 1(3), 160-164. doi: 10.1046/j.1461-0248.1998.00037.x.
- Klvana, I., Berteaux, D. et Cazelles, B. (2004). Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *American Naturalist*, 164(3), 283-297.

- Koeller, P., *et al.* (2009). Basin-scale coherence in phenology of shrimps and phytoplankton in the North Atlantic Ocean. *Science*, 324(5928), 791-793. doi: 10.1126/science.1170987.
- Kogane, T., Hamasaki, K. et Nogami, K. (2005). Effect of temperature on survival and developmental period of larval snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura : Majidae) reared in the laboratory. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 71(2), 161-164. doi: 10.2331/suisan.71.161.
- Kolts, J. M., Lovvorn, J. R., North, C. A., Grebmeier, J. M. et Cooper, L. W. (2013). Effects of body size, gender, and prey availability on diets of snow crabs in the northern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 483, 209-220. doi: 10.1029/2008JC005175.
- Korpimäki, E., Brown, P. R., Jacob, J. et Pech, R. P. (2004). The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *BioScience*, 54(12), 1071-1079.
- Korpimäki, E., Oksanen, L., Oksanen, T., Klemola, T., Norrdahl, K. A. I. et Banks, P. B. (2005). Vole cycles and predation in temperate and boreal zones of Europe. *Journal of Animal Ecology*, 74(6), 1150-1159. doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.01015.x.
- Köster, F. W. et Möllmann, C. (2000). Trophodynamic control by clupeid predators on recruitment success in Baltic cod? *ICES Journal of Marine Science*, 57(2), 310-323. doi: 10.1006/jmsc.1999.0528.
- Krebs, C. J., Boonstra, R., Boutin, S. et Sinclair, A. R. E. (2001). What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *BioScience*, 51(1), 25-35. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0025:wtdtyco]2.0.co;2.
- Krkošek, M., Hilborn, R., Peterman, R. M. et Quinn, T. P. (2011). Cycles, stochasticity and density dependence in pink salmon population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1714), 2060-2068. doi: 10.1098/rspb.2010.2335.
- Kruse, G. H., Tyler, A. V., Sainte-Marie, B. et Pengilly, D. (2007). A workshop on mechanisms affecting year-class strength formation in snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea. *Alaska Fishery Research Bulletin*, 12(2), 270-277.
- Kuhn, P. S. et Choi, J. S. (2011). Influence of temperature on embryo developmental cycles and mortality of female *Chionoecetes opilio* (snow crab) on the Scotian

- Shelf, Canada. *Fisheries Research*, 107(1-3), 245-252. doi: 10.1016/j.fishres.2010.11.006.
- Kuhn, P. S., Graham, S. et Choi, J. S. (2011). Influence of senescent algae, temperature, tides, currents, and embryo detachment on *Chionoecetes Opilio* (snow crab) larval release. *Journal of Crustacean Biology*, 31(1), 100-105. doi: Doi 10.1651/10-3326.1.
- Lantry, B. F. et Stewart, D. J. (2000). Population dynamics of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in Lakes Ontario and Erie: a modeling analysis of cannibalism effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(8), 1594-1606. doi: doi:10.1139/f00-092.
- Laundré, J. W., et al. (2014). The landscape of fear: the missing link to understand top-down and bottom-up controls of prey abundance? *Ecology*, 95(5), 1141-1152. doi: 10.1890/13-1083.1.
- Le Fouest, V., Zakardjian, B., Saucier, F. J. et Starr, M. (2005). Seasonal versus synoptic variability in planktonic production in a high-latitude marginal sea: the Gulf of St. Lawrence (Canada). *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 110(C9), 337-351. doi: 10.1029/2004jc002423.
- Leahy, S. M., Russ, G. R. et Abesamis, R. A. (2016). Primacy of bottom-up effects on a butterflyfish assemblage. *Marine and Freshwater Research*, 67(8), 1175-1185. doi: 10.1071/MF15012.
- Liebhold, A., Koenig, W. D. et Bjørnstad, O. N. (2004). Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 467-490. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132516.
- Lilly, G. R., Parsons, L. S. et Kulka, D. W. (2000). Was the increase in shrimp biomass on the northeast Newfoundland Shelf a consequence of a release in predation pressure from cod? *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 27, 45-61.
- Lindley, J. A. et Kirby, R. R. (2010). Climate-induced changes in the North Sea Decapoda over the last 60 years. *Climate Research*, 42(3), 257-264. doi: 10.3354/cr00917.
- Lockwood, D. R. et Lockwood, J. A. (2008). Grasshopper population ecology: catastrophe, criticality, and critique. *Ecology and Society*, 13(1), 34.

- Long, Z., Perrie, W., Chassé, J., Brickman, D., Guo, L., Drozdowski, A. et Hu, H. (2015). Impacts of climate change in the Gulf of St. Lawrence. *Atmosphere-Ocean*, 1-15. doi: 10.1080/07055900.2015.1029869.
- Lotka, A. J. (1924). *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins Company.
- Louca, S. et Doebeli, M. (2015). Detecting cyclicity in ecological time series. *Ecology*, 96(6), 1724-1732. doi: 10.1890/14-0126.1.
- Lovrich, G. A. et Sainte-Marie, B. (1997). Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211(2), 225-245. doi: 10.1016/S0022-0981(96)02715-3.
- Lovrich, G. A., Sainte-Marie, B. et Smith, B. D. (1995). Depth distribution and seasonal movements of *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae) in Baie Sainte-Marguerite, Gulf of Saint Lawrence. *Canadian Journal of Zoology*, 73(9), 1712-1726. doi: 10.1139/z95-203.
- MacLulich, D. A. (1937). *Fluctuations in the numbers of varying hare (Lepus americanus)* (Biological series no. 43). Toronto: The University of Toronto press.
- Marcello, L. A., Mueter, F. J., Dawe, E. G. et Moriyasu, M. (2012). Effects of temperature and gadid predation on snow crab recruitment: comparisons between the Bering Sea and Atlantic Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 249-261. doi: 10.3354/meps09766.
- Martínez-Padilla, J., Redpath, S. M., Zeineddine, M. et Mougeot, F. (2014). Insights into population ecology from long-term studies of red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 85-98. doi: 10.1111/1365-2656.12098.
- Massey, F. P. et Hartley, S. E. (2006). Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2299-2304. doi: 10.1098/rspb.2006.3586.
- Massey, F. P., Smith, M. J., Lambin, X. et Hartley, S. E. (2008). Are silica defences in grasses driving vole population cycles? *Biology Letters*, 4(4), 419-422. doi: 10.1098/rsbl.2008.0106.

- Mayrand, E., Dutil, J.-D. et Guderley, H. (2000). Changes in muscle of postmoult snow crabs *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) fed different rations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243(1), 95-113. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00115-X.
- Meyer-Harms, B. et Harms, J. (1993). Detection of phytoplankton pigments by HPLC in *Hyas araneus* larvae (crustacea, decapoda): comparison of field and laboratory samples. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31(2), 153-161. doi: 10.1016/0077-7579(93)90005-D.
- Moksnes, P. O. (2004). Self-regulating mechanisms in cannibalistic populations of juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Ecology*, 85(5), 1343-1354.
- Moksnes, P. O., Lipcius, R. N., Pihl, L. et van Montfrans, J. (1997). Cannibal-prey dynamics in young juveniles and postlarvae of the blue crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 215(2), 157-187. doi: 10.1016/S0022-0981(97)00052-X.
- Moore, P. J., Thompson, R. C. et Hawkins, S. J. (2011). Phenological changes in intertidal con-specific gastropods in response to climate warming. *Global Change Biology*, 17(2), 709-719. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02270.x.
- Moriyasu, M. et Lanteigne, C. (1998). Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea : Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 76(11), 2040-2048.
- Mueter, F. J., Dawe, E. G. et Palsson, O. K. (2012). Subarctic fish and crustacean populations – climate effects and trophic dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 191-193. doi: 10.3354/meps10154.
- Mullowney, D. R. J., Dawe, E. G., Colbourne, E. B. et Rose, G. A. (2014). A review of factors contributing to the decline of Newfoundland and Labrador snow crab (*Chionoecetes opilio*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(2), 639-657. doi: 10.1007/s11160-014-9349-7.
- Munch, S. B., Snover, M. L., Watters, G. M. et Mangel, M. (2005). A unified treatment of top-down and bottom-up control of reproduction in populations. *Ecology Letters*, 8(7), 691-695. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00766.x.
- Myers, J. H. et Cory, J. S. (2013). Population cycles in forest lepidoptera revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 565-592. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135858.

- Myers, R. A. (2008). Recruitment: understanding density-dependence in fish populations: Handbook of Fish Biology and Fisheries. Blackwell Publishing Ltd.
- Myers, R. A., Mertz, G., Bridson, J. M. et Bradford, M. J. (1998). Simple dynamics underlie sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) cycles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(10), 2355-2364. doi: doi:10.1139/f98-059.
- Nakamura, K., Hasan, N., Abbas, I., Godfray, H. C. J. et Bonsall, M. B. (2004). Generation cycles in Indonesian lady beetle populations may occur as a result of cannibalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(Suppl. 6), S501-S504. doi: 10.1098/rsbl.2004.0231.
- O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P. et Weiss, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(4), 1266-1271. doi: 10.1073/pnas.0603422104.
- Oeberst, R., Klenz, B., Gröhsler, T., Dickey-Collas, M., Nash, R. D. M. et Zimmermann, C. (2009). When is year-class strength determined in western Baltic herring? *ICES Journal of Marine Science*, 66(8), 1667-1672. doi: 10.1093/icesjms/fsp143.
- Orensanz, J. M., Ernst, B. et Armstrong, D. A. (2007). Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura : Majidae) from the eastern Bering Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 576-591.
- Orensanz, J. M., Ernst, B., Armstrong, D. A., Stabeno, P. et Livingston, P. (2004). Contraction of the geographic range of distribution of snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the eastern Bering Sea: an environmental ratchet? *CalCOFI Report*, 45, 65-79.
- Ouellet, P., et al. (2011). Ocean surface characteristics influence recruitment variability of populations of northern shrimp (*Pandalus borealis*) in the Northwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 68(4), 737-744. doi: 10.1093/icesjms/fsq174.
- Ouellet, P. et Sainte-Marie, B. (2017). Vertical distribution of snow crab (*Chionoecetes opilio*) pelagic stages in the Gulf of St. Lawrence and effect of temperature on development and survival. *ICES Journal of Marine Science*. doi: 10.1093/icesjms/fsx169.

- Parada, C., Armstrong, D. A., Ernst, B., Hinckley, S. et Orensanz, J. M. (2010). Spatial dynamics of snow crab (*Chionoecetes Opilio*) in the Eastern Bering Sea: putting together the pieces of the puzzle. *Bulletin of Marine Science*, 86(2), 413-437.
- Parada, C., Hinckley, S., Ernst, B., Orensanz, J. M., Armstrong, D. A., Curchitser, E. et Hermann, A. J. (2007). Settlement patterns of snow crab associated with warm and cold years in the eastern Bering Sea. ICES CM Document 2007/B:12.
- Parmesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9), 1860-1872. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x.
- Pechenik, J. A. (1999). On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 269-297.
- Persson, L., et al. (2003). Gigantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(7), 4035-4039. doi: 10.1073/pnas.0636404100.
- Petersen, S. (1995). The embryonic development of *Hyas araneus* L (Decapoda, Majidae): Effects of temperature. *Sarsia*, 80(3), 193-198.
- Pineda, J., Hare, J. A. et Sponaugle, S. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22-39.
- Pineda, J., Reynolds, N. et Starczak, V. (2009). Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology*, 51(1), 17-32. doi: DOI 10.1007/s10144-008-0118-0.
- Pohle, G. W. (1991). Larval development of Canadian Atlantic oregoniid crabs (Brachyura: Majidae), with emphasis on *Hyas coarctatus alutaceus* Brandt, 1851, and a comparison with Atlantic and Pacific conspecifics. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 2717-2737.
- Pokallus, J. W. et Pauli, J. N. (2015). Population dynamics of a northern-adapted mammal: disentangling the influence of predation and climate change. *Ecological Applications*, 25(6), 1546-1556. doi: 10.1890/14-2214.1.

- Polis, G. A. (1999). Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*, 86(1), 3-15. doi: 10.2307/3546565.
- Pörtner, H.-O. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *The Journal of Experimental Biology*, 213(6), 881-893. doi: 10.1242/jeb.037523.
- Pörtner, H. O. et Peck, M. A. (2011). Effects of climate change. Dans A. P. Farrell (dir.): *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment*. San Diego: Academic Press.
- Przeslawski, R., Byrne, M. et Mellin, C. (2015). A review and meta-analysis of the effects of multiple abiotic stressors on marine embryos and larvae. *Global Change Biology*, 21(6), 2122-2140. doi: 10.1111/gcb.12833.
- Puebla, O., Sevigny, J. M., Sainte-Marie, B., Brethes, J. C., Burmeister, A., Dawe, E. G. et Moriyasu, M. (2008). Population genetic structure of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) at the Northwest Atlantic scale. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(3), 425-436. doi: 10.1139/F07-163.
- Quijón, P. A. et Snelgrove, P. V. R. (2005a). Differential regulatory roles of crustacean predators in a sub-arctic, soft-sediment system. *Marine Ecology Progress Series*, 285, 137-149. doi: 10.3354/meps285137.
- Quijón, P. A. et Snelgrove, P. V. R. (2005b). Predation regulation of sedimentary faunal structure: potential effects of a fishery-induced switch in predators in a Newfoundland sub-Arctic fjord. *Oecologia*, 144(1), 125-136. doi: 10.1007/s00442-005-0017-4.
- Quinn, G. P. et Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- R Development Core Team. (2012). R: a language and environment for statistical computing (version 2.15.3). R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL www.R-project.org.
- R Development Core Team. (2016). R: a language and environment for statistical computing (version 3.3.1). R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL www.R-project.org.
- Richards, R. A. (2012). Phenological shifts in hatch timing of northern shrimp *Pandalus borealis*. *Marine Ecology Progress Series*, 456, 149-158.

- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C. et Pinnegar, J. K. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 66(7), 1570-1583. doi: 10.1093/icesjms/fsp056.
- Robichaud, D. A., Elner, R. W. et Bailey, R. F. J. (1991). Differential selection of crab *Chionoecetes opilio* and *Hyas* spp. as prey by sympatric cod *Gadus morhua* and thorny skate *Raja radiata*. *Fishery Bulletin*, 89(4), 669-680.
- Robichaud, D. A. et Frail, C. (2006). Development of the Jonah crab, *Cancer borealis*, and rock crab, *Cancer irroratus*, fisheries in the Bay of Fundy (LFAs 35-38) and off southwest Nova Scotia (LFA 34): exploratory to commercial status (1995-2004) Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2775.
- Roff, J. C., Davidson, K. G., Pohle, G. et Dadswell, M. J. (1984). A guide to the marine flora and fauna of the Bay of Fundy and Scotian Shelf: larval Decapoda:Brachyura. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 1322.
- Ross, B. E., Hooten, M. B., DeVink, J.-M. et Koons, D. N. (2015). Combined effects of climate, predation, and density dependence on Greater and Lesser Scaup population dynamics. *Ecological Applications*, 25(6), 1606-1617. doi: 10.1890/14-0582.1.
- Royama, T. (1992). *Analytical Population Dynamics* (Population and Community Biology Series 10). London, UK: Chapman & Hall.
- Royama, T., MacKinnon, W. E., Kettela, E. G., Carter, N. E. et Hartling, L. K. (2005). Analysis of spruce budworm outbreak cycles in New Brunswick, Canada, since 1952. *Ecology*, 86(5), 1212-1224.
- Rudolf, V. H. W. et Armstrong, J. (2008). Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia*, 157(4), 675-686. doi: 10.1007/s00442-008-1107-x.
- Ruf, T. (1999). The Lomb-Scargle periodogram in biological rhythm research: analysis of incomplete and unequally spaced time-series. *Biological Rhythm Research*, 30(2), 178-201.
- Ruppert, E. E., Fox, R. S. et Barnes, R. D. (2004). *Invertebrate zoology: a functional evolutionary approach* (7 éd.): Thomson-Brooks/Cole.

- Ryabov, A. B., de Roos, A. M., Meyer, B., Kawaguchi, S. et Blasius, B. (2017). Competition-induced starvation drives large-scale population cycles in Antarctic krill. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0177. doi: 10.1038/s41559-017-0177.
- Sabeau, C. E. (2007). *A comparison of the fecundity, maturity, abundance, and geographic distribution of two species of toad crabs, Hyas araneus and H. coarctatus alutaceus (Crustacea, Brachyura, Majidae) in the southern Gulf of St. Lawrence* (Mémoire de maîtrise). Mount Allison University.
- Sainte-Marie, B. (1993). Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the Northwest Gulf of Saint Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(10), 2147-2156. doi: 10.1139/f93-240.
- Sainte-Marie, B. et Carrière, C. (1995). Fertilization of the second clutch of eggs of snow crab, *Chionoecetes opilio*, from females mated once or twice after their molt to maturity. *Fishery Bulletin*, 93(4), 759-764.
- Sainte-Marie, B., et al. (2005). Criteria and proposition for the definition of snow crab (*Chionoecetes opilio*) production units in the Estuary and northern Gulf of St. Lawrence. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2005/059.
- Sainte-Marie, B., Gosselin, T., Sevigny, J. M. et Urbani, N. (2008). The snow crab mating system: opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment. *Bulletin of Marine Science*, 83(1), 131-161.
- Sainte-Marie, B. et Hazel, F. (1992). Moulting and mating of snow crabs, *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in shallow water of the northwestern Gulf of Saint Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(7), 1282-1293. doi: 10.1139/f92-144.
- Sainte-Marie, B. et Lafrance, M. (2002). Growth and survival of recently settled snow crab *Chionoecetes opilio* in relation to intra- and intercohort competition and cannibalism: a laboratory study. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 191-203. doi: 10.3354/meps244191.
- Sainte-Marie, B., Raymond, S. et Brethes, J. C. (1995). Growth and maturation of benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(5), 903-924. doi: 10.1139/f95-091.

- Sainte-Marie, B., Sevigny, J. M. et Carpentier, M. (2002). Interannual variability of sperm reserves and fecundity of primiparous females of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in relation to sex ratio. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(12), 1932-1940. doi: 10.1139/F02-162.
- Sainte-Marie, B., Sévigny, J. M., Smith, B. D. et Lovrich, G. A. (1996). Recruitment variability in snow crab (*Chionoecetes opilio*): pattern, possible causes, and implications for fishery management. Dans B. Baxter (dir.): High latitude crabs: biology, management, and economics. University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-96-02.
- Sambrotto, R. N., Burdloff, D. et McKee, K. (2016). Spatial and year-to-year patterns in new and primary productivity in sea ice melt regions of the eastern Bering Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 134, 86-99. doi: 10.1016/j.dsr2.2015.07.011.
- Santander Meteorology Group. (2012). fume: FUME package. R package version 1.0. URL <http://CRAN.R-project.org/package=fume>.
- Sastry, A. N. (1977). The larval development of the rock crab, *Cancer Irroratus* Say, 1817, under laboratory conditions (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 32(2), 155-168. doi: 10.1163/156854077X00548.
- Scarratt, D. J. et Lowe, R. (1972). Biology of rock crab (*Cancer irroratus*) in Northumberland Strait. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29(2), 161-166. doi: doi:10.1139/f72-026.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. et Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591-596. doi: 10.1038/35098000.
- Schwarz, L. K., Goebel, M. E., Costa, D. P. et Kilpatrick, A. M. (2013). Top-down and bottom-up influences on demographic rates of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*. *Journal of Animal Ecology*, 82(4), 903-911. doi: 10.1111/1365-2656.12059.
- Shanks, A. L. et Roegner, G. C. (2007). Recruitment limitation in dungeness crab populations is driven by variation in atmospheric forcing. *Ecology*, 88(7), 1726-1737.
- Shelton, A. O. et Mangel, M. (2011). Fluctuations of fish populations and the magnifying effects of fishing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(17), 7075-7080. doi: 10.1073/pnas.1100334108.

- Siddeek, M. S., Sainte-Marie, B., Boutillier, J. et Bishop, G. (2004). Comparison of reference points estimated using a size-based method for two high-latitude crab species in the United States and Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(8), 1404-1430. doi: 10.1139/f04-137.
- Siddig, A. A. H., Ellison, A. M., Ochs, A., Villar-Leeman, C. et Lau, M. K. (2016). How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in Ecological Indicators. *Ecological Indicators*, 60, 223-230. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.06.036.
- Somero, G. N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 912-920. doi: 10.1242/jeb.037473.
- Somerton, D. A. (1982a). Effects of sea ice on the distribution and population fluctuations of *C. opilio* in the eastern Bering Sea. Dans B. Metleff (dir.): Proceedings of the International Symposium on the genus *Chionoecetes*. University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, Alaska: Alaska Sea Grant College Program Report AK-SG-82-10.
- Somerton, D. A. (1982b). *Estimating the frequency of molting in adult male C. bairdi in the Eastern Bering Sea*. Paper presented at the Proceedings of the International Symposium on the genus *Chionoecetes*, Program Report AK-SG-82-10.
- Sommer, U. et Lengfellner, K. (2008). Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. *Global Change Biology*, 14(6), 1199-1208. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01571.x.
- Squires, H. J. (1990). Decapod Crustacea of the Atlantic Coast of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 221, 1-532.
- Squires, H. J. et Dawe, E. G. (2003). Stomach contents of snow crab (*Chionoecetes opilio*, Decapoda, Brachyura) from the northeast Newfoundland Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 32, 27-38.
- Starr, M., Himmelman, J. H. et Therriault, J.-C. (1990). Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 247(4946), 1071-1074. doi: 10.1126/science.247.4946.1071.
- Starr, M., Therriault, J. C., Conan, G. Y., Comeau, M. et Robichaud, G. (1994). Larval release in a sub-euphotic zone invertebrate triggered by sinking

- phytoplankton particles. *Journal of Plankton Research*, 16(9), 1137-1147. doi: 10.1093/plankt/16.9.1137.
- Stevens, B. G. (2003). Timing of aggregation and larval release by Tanner crabs, *Chionoecetes bairdi*, in relation to tidal current patterns. *Fisheries Research*, 65(1-3), 201-216. doi: 10.1016/j.fishres.2003.09.015.
- Strauss, T., Kulkarni, D., Preuss, T. G. et Hammers-Wirtz, M. (2016). The secret lives of cannibals: modelling density-dependent processes that regulate population dynamics in *Chaoborus crystallinus*. *Ecological Modelling*, 321, 84-97. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.11.004.
- Sutherland, W. J. et Norris, K. (2002). Behavioural models of population growth rates: implications for conservation and prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1425), 1273-1284. doi: 10.1098/rstb.2002.1127.
- Szuwalski, C. et Punt, A. E. (2012). Identifying research priorities for management under uncertainty: The estimation ability of the stock assessment method used for eastern Bering Sea snow crab (*Chionoecetes opilio*). *Fisheries Research*, 134-136, 82-94. doi: 10.1016/j.fishres.2012.08.007.
- Szuwalski, C. et Punt, A. E. (2013). Regime shifts and recruitment dynamics of snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the eastern Bering Sea. *Fisheries Oceanography*, 22(5), 345-354. doi: 10.1111/fog.12026.
- Taylor, S. L. et MacLean, D. A. (2009). Legacy of insect defoliators: increased wind-related mortality two decades after a spruce budworm outbreak. *Forest Science*, 55(3), 256-267.
- Thackeray, S. J., et al. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304-3313. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis* (Monographs in population biology 35). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Turchin, P. et Batzli, G. O. (2001). Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*, 82(6), 1521-1534. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1521:AOFATP]2.0.CO;2.

- Turchin, P. et Hanski, I. (2001). Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters*, 4(3), 267-276. doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00204.x.
- Turchin, P., Oksanen, L., Ekerholm, P., Oksanen, T. et Henttonen, H. (2000). Are lemmings prey or predators? *Nature*, 405(6786), 562-565.
- Turchin, P., Taylor, A. D. et Reeve, J. D. (1999). Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science*, 285(5430), 1068-1071.
- Vittinghoff, E., Glidden, D. V., Shiboski, S. C. et McCulloch, C. E. (2005). *Regression methods in biostatistics: linear, logistic, survival, and repeated measures models*. Statistics for biology and health, Springer.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558-560.
- Wahle, R. A. (2003). Revealing stock-recruitment relationships in lobsters and crabs: is experimental ecology the key? *Fisheries Research*, 65(1-3), 3-32. doi: 10.1016/j.fishres.2003.09.004.
- Waiwood, K. et Elner, R. W. (1982). *Cod predation of snow crab, Chionoecetes opilio, in the Gulf of St. Lawrence*. Paper presented at the Proceedings of the International Symposium on the genus *Chionoecetes*, Program Report AK-SG-82-10.
- Walther, G. R., et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Webb, J. B., Eckert, G. L., Shirley, T. C. et Tamone, S. L. (2007). Changes in embryonic development and hatching in *Chionoecetes opilio* (snow crab) with variation in incubation temperature. *Biology Bulletin*, 213(1), 67-75.
- Welker, M. T., Pierce, C. L. et Wahl, D. H. (1994). Growth and survival of larval fishes: roles of competition and zooplankton abundance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123(5), 703-717. doi: 10.1577/1548-8659(1994)123<0703:GASOLF>2.3.CO;2.
- Western Australian Museum (2017). The blue swimmer crab. Récupéré le 25 août 2017 de <http://museum.wa.gov.au/explore/articles/blue-swimmer-crab>.

- White, J. W., Botsford, L. W., Hastings, A. et Holland, M. D. (2014a). Stochastic models reveal conditions for cyclic dominance in sockeye salmon populations. *Ecological Monographs*, 84(1), 69-90. doi: 10.1890/12-1796.1.
- White, J. W., Morgan, S. G. et Fisher, J. L. (2014b). Planktonic larval mortality rates are lower than widely expected. *Ecology*, 95(12), 3344-3353. doi: 10.1890/13-2248.1.
- White, T. C. R. (2008). The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, 83(3), 227-248. doi: 10.1111/j.1469-185X.2008.00041.x.
- Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A. et Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biology*, 6(12). doi: 10.1371/journal.pbio.0060325.
- Winder, M. et Schindler, D. E. (2004). Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, 85(8), 2100-2106.
- Windle, M. J. S., Rose, G. A., Devillers, R. et Fortin, M. J. (2012). Spatio-temporal variations in invertebrate-cod-environment relationships on the Newfoundland-Labrador Shelf, 1995–2009. *Marine Ecology Progress Series*, 469, 263-278. doi: 10.3354/meps10026.
- Winger, P. D. et Walsh, P. J. (2011). Selectivity, efficiency, and underwater observations of modified trap designs for the snow crab (*Chionoecetes opilio*) fishery in Newfoundland and Labrador. *Fisheries Research*, 109(1), 107-113. doi: 10.1016/j.fishres.2011.01.025.
- Wittwer, T., O'Hara, R. B., Caplat, P., Hickler, T. et Smith, H. G. (2015). Long-term population dynamics of a migrant bird suggests interaction of climate change and competition with resident species. *Oikos*, 124(9), 1151-1159. doi: 10.1111/oik.01559.
- Wood, S. N. (2006). *Generalized additive models: an introduction with R*. Boca Raton, Florida: Chapman & Hall/CRC.
- Woodward, G., Speirs, D. et Hildrew, A. (2005). *Quantification and resolution of a complex, size-structured food web*. Advances in Ecological Research Vol. 36.
- Woodworth, B. K., Wheelwright, N. T., Newman, A. E., Schaub, M. et Norris, D. R. (2017). Winter temperatures limit population growth rate of a migratory songbird. *Nature Communications*, 8, 14812. doi: 10.1038/ncomms14812.

- Worm, B. et Myers, R. A. (2003). Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology*, 84(1), 162-173. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0162:MAOCSI]2.0.CO;2.
- Wren, J. L. K., Kobayashi, D. R., Jia, Y. et Toonen, R. J. (2016). Modeled population connectivity across the Hawaiian Archipelago. *PLoS ONE*, 11(12), e0167626. doi: 10.1371/journal.pone.0167626.
- Wu, Y. S., Peterson, I. K., Tang, C. C. L., Platt, T., Sathyendranath, S. et Fuentes-Yaco, C. (2007). The impact of sea ice on the initiation of the spring bloom on the Newfoundland and Labrador Shelves. *Journal of Plankton Research*, 29(6), 509-514. doi: 10.1093/plankt/fbm035.
- Yamamoto, T., Jinbo, T. et Hamasaki, K. (2017). Intrinsic optimum temperature for the development of decapod crustacean larvae based on a thermodynamic model. *Journal of Crustacean Biology*, 37(3), 272-277. doi: 10.1093/jcbiol/rux016.
- Yamamoto, T., Yamada, T., Fujimoto, H. et Hamasaki, K. (2014). Effects of temperature on snow crab (*Chionoecetes opilio*) larval survival and development under laboratory conditions. *Journal of Shellfish Research*, 33(1), 19-24. doi: 10.2983/035.033.0103.
- Yamamoto, T., Yamada, T., Kinoshita, T., Ueda, Y., Fujimoto, H., Yamasaki, A. et Hamasaki, K. (2015). Effects of temperature on growth of juvenile snow crabs, *Chionoecetes opilio*, in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*, 35(2), 140-148. doi: 10.1163/1937240X-00002309.
- Zheng, J. et Kruse, G. H. (2003). Stock-recruitment relationships for three major Alaskan crab stocks. *Fisheries Research*, 65(1-3), 103-121. doi: 10.1016/j.fishres.2003.09.010.
- Zheng, J. et Kruse, G. H. (2006). Recruitment variation of eastern Bering Sea crabs: climate-forcing or top-down effects? *Progress In Oceanography*, 68(2-4), 184-204. doi: 10.1016/j.pocean.2006.02.002.
- Zisserson, B. et Cook, A. (2017). Impact of bottom water temperature change on the southernmost snow crab fishery in the Atlantic Ocean. *Fisheries Research*, 195, 12-18. doi: 10.1016/j.fishres.2017.06.009.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. et Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3-14. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.