

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**COMPORTEMENT DE REPRODUCTION, FÉCONDITÉ ET
EFFETS MATERNELS SUR LA TAILLE DE LA
PROGÉNITURE CHEZ LA CREVETTE DE ROCHE
(*SCLEROCRANGON BOREAS*)**

Mémoire présenté

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

PAR

© CYNTHIA GUAY

Juin 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Yvan Lambert, président du jury, professeur associé UQAR

Bernard Sainte-Marie, directeur de recherche, professeur associé UQAR

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

Jean-Marie Sévigny, membre du comité de thèse, professeur associé UQAR

Patrick Ouellet, examinateur externe, Institut Maurice-Lamontagne, MPO

Dépôt initial le 11 février 2011

Dépôt final le 20 juin 2011

REMERCIEMENTS

Je tiens, tout d'abord, à remercier le Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), ainsi que l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER). Les bourses d'études qu'ils m'ont octroyées au cours de ma maîtrise m'ont permis de me consacrer à temps plein à la bonne réussite de mon projet.

Je remercie particulièrement mon directeur de recherche, Bernard Sainte-Marie, de l'Institut Maurice-Lamontagne, de m'avoir offert ce projet de recherche, de m'avoir aidé à mener toutes mes expériences à terme et de m'avoir soutenue financièrement par l'entremise de sa subvention à la Découverte du CRSNG et de ses fonds d'opération de Pêches et Océans Canada. Sa grande expérience, sa patience, sa détermination et son travail acharné ont facilité la réussite de ma maîtrise et m'ont permis de progresser dans mes connaissances scientifiques. Je le remercie également pour sa grande disponibilité, sa compréhension et son support moral dans les épreuves que j'ai dû traverser au cours de mon projet.

Je remercie également Patrick Ouellet et Jean-Marie Sévigny de l'Institut Maurice-Lamontagne de m'avoir prêté leur laboratoire et leur matériels respectifs, ainsi que d'avoir pris le temps de m'initier à certaines méthodes de laboratoire qui m'étaient, jusque là, inconnues. Je suis reconnaissante à Jean-Claude Brêthes de l'Institut des sciences de la mer à Rimouski et à Jean-Marie Sévigny d'avoir fait partie de mon comité de maîtrise, et de m'avoir prêté conseil, ce qui m'a permis de remettre un mémoire de meilleure qualité.

Je tiens également à remercier les étudiantes d'été Caroline Vanier et Florence Boucher-Boisclair et la stagiaire Sara Marmen qui ont contribué au succès de mon projet par leur aide au laboratoire, à la récolte de crevettes sur le terrain, au suivi de mes crevettes en bassin, ainsi qu'au bon fonctionnement de mes expériences.

Un grand merci à Éric Parent pour sa patience et son soutien au laboratoire de génétique de l'Institut Maurice-Lamontagne; son expérience dans le domaine a permis d'ouvrir mon projet à de nouvelles possibilités et l'acquisition de connaissances a été énorme. Je me dois aussi de remercier grandement Hélène Dionne, technicienne à l'Institut Maurice-Lamontagne, pour son grand souci du travail bien fait, ses conseils très judicieux tant au niveau technique que personnel et son support à toutes les étapes de mon projet. Sans son aide importante, mon projet n'aurait pu se réaliser aussi efficacement et aurait certainement été moins gratifiant. Un merci spécial à Diane Bélanger pour son aide à la mise en page de ce mémoire.

Je désire également remercier une biologiste de l'Institut Maurice-Lamontagne, Louise Savard, pour son support constant et ses conseils précieux. Cette spécialiste des crevettes a pris de son temps, à plusieurs reprises, pour m'écouter, me changer les idées et me donner des suggestions et des pistes de solution pour mes recherches et la présentation de mon affiche scientifique au colloque du Réseau Aquaculture Québec en novembre 2009, à Rimouski.

Finalement, je remercie mon père, mon frère et mes ami(e)s pour leurs encouragements soutenus, leur confiance en ma capacité de réussir et leur omniprésence dans les moments même les plus difficiles. Ils ont permis, chacun à leur façon, la réussite de cette grande étape pour moi. Sans eux, l'épreuve aurait été plus difficile financièrement et moralement.

RÉSUMÉ

La crevette de roche, *Sclerocrangon boreas*, est une espèce marine à distribution circumpolaire dans l'hémisphère nord. Elle jouerait un rôle trophique important dans les chaînes alimentaires menant jusqu'aux grands mammifères marins et elle est une espèce candidate à l'aquaculture. Ce travail vise à combler des lacunes importantes sur les connaissances du système d'accouplement, de la fécondité et des effets maternels chez cette espèce. Nous avons évalué deux hypothèses générales : (i) le système d'accouplement est de type « quête pure » et (ii) le développement larvaire abrégé s'accompagne d'un approvisionnement maternel élevé qui se fait au dépens de la fécondité (nombre de rejetons). Pour vérifier ces hypothèses, nous avons réalisé des expériences sur le comportement et analysé les portées de femelles sauvages en provenance de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Nos expériences comportementales ont confirmé que le système d'accouplement est du type « quête pure » et qu'il est peu propice à l'exercice d'un choix de partenaire et aux accouplements multiples, ce qui rend les femelles vulnérables à la condition reproductrice de leur partenaire « de fortune ». L'insémination et la fécondation seraient internes. Nous avons observé qu'il peut y avoir des pertes d'œufs ou présence d'œufs anormaux (par leur coloration et leur forme) après la ponte, autant au laboratoire qu'en nature, suggérant la possibilité de limitation du sperme. Nous avons démontré que la phase larvaire abrégée et non-dispersive chez *S. boreas* est associée à une faible fécondité des femelles en raison de la production de gros œufs riches en lipides, qui éclosent en des rejetons de grande taille. La taille des ovocytes secondaires, des œufs récemment pondus, des larves et des juvéniles est corrélée positivement à celle de la femelle, démontrant des effets maternels de taille soutenus à tous les stades de développement de la progéniture. Les changements dans la qualité et la quantité de lipides au cours de l'embryogénèse et de la larvogénèse indiquent que le développement lécithotrophique se poursuit jusqu'au premier stade juvénile. L'étonnante cooccurrence d'un petit nombre d'œufs peu développés parmi plusieurs larves et juvéniles dans certaines portées soulève la possibilité que les soins maternels chez *S. boreas* incluent l'approvisionnement d'œufs nourriciers ou d'œufs adoptés d'autres femelles afin de nourrir les juvéniles, ce qui serait unique parmi les caridées. En général, la crevette de roche présente davantage d'analogies écologiques avec les écrevisses, notamment dans sa reproduction, qu'avec les autres espèces de crevettes marines.

Mots clés : crangonidés, caridée marine, écologie, système d'accouplement, comportement d'accouplement, effets maternels, soins maternels, fécondité, lipides

ABSTRACT

The rock shrimp, *Sclerocrangon boreas*, is a marine species with a circumpolar distribution in the northern hemisphere. This shrimp may play an important role in trophic food chains leading up to large marine mammals, and is a candidate species for aquaculture. This work aims to fill major gaps in knowledge of the mating system, fecundity and maternal effects in this species. We evaluated two main hypotheses: (i) the mating system is of the “pure search” type and (ii) abbreviated larval development is associated with high maternal provisioning at the cost of reduced fecundity (number of offspring). To test these hypotheses, we conducted behavioral experiments and examined the broods of wild females from the St. Lawrence Gulf and Estuary. Behavioural experiments confirmed that the mating system is of the pure search type and that it is inauspicious to mate choice and multiple mating, rendering the females vulnerable to the reproductive condition of their partner by chance. Insemination and fertilization are probably internal. We observed that females may lose eggs or carry abnormal eggs (by their color and shape) after spawning, both in the laboratory and the field, suggesting the possibility of sperm limitation. The abbreviated and non-dispersive larval phase of *S. boreas* is associated with low female fecundity due to the production of large and lipid-rich eggs that hatch into very large offspring. Moreover, the size of oöcytes, recently extruded eggs, larvae and juveniles is correlated to female size, demonstrating sustained maternal effects throughout progeny development. The changes in quality and quantity of lipids through embryogenesis and larvogenesis indicate that lecithotrophic development continues until the first juvenile stage. The surprising co-occurrence of some early embryological stages among many larvae and juveniles in some clutches raises the possibility that maternal care in *S. boreas* includes, uniquely among carideans, the provisioning of trophic eggs or eggs reclaimed from other females for juvenile feeding. In general, the rock shrimp has more ecological analogies with crayfish, especially in terms of reproduction, than with other marine shrimps.

Keywords: Crangonidae, marine caridean, ecology, mating system, mating behavior, maternal effects, maternal care, fecundity, lipids

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	VII
RÉSUMÉ	XI
ABSTRACT	XIII
TABLE DES MATIÈRES	XV
LISTE DES TABLEAUX	XIX
LISTE DES FIGURES	XXI
LISTE DES ANNEXES	XXV
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1. STRATÉGIE DU MÂLE POUR LA QUÊTE D'UNE PARTENAIRE ET COMPORTEMENT D'ACCOUPEMENT CHEZ LA CREVETTE DE ROCHE SCLEROCRANGON BOREAS	9
1.1 RÉSUMÉ.....	9
1.2 INTRODUCTION	11
1.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES	14
1.3.1 Récolte des échantillons et analyses de laboratoire	14
1.3.2 Analyse des données.....	18
1.4 RÉSULTATS.....	19
1.4.1 Calendrier des mues et changement de taille à la mue	19
1.4.2 Comportement de quête et d'accouplement	21
1.4.3 La ponte	25
1.5 DISCUSSION	26
1.5.1 Croissance des femelles et distribution temporelle de leur réceptivité.....	26
1.5.2 Quête des femelles, compétition entre mâles et association pré-copulatoire	28
1.5.3 Accouplement.....	30
1.5.4 Ponte	32
1.6 CONCLUSION	33

CHAPITRE 2. FORTS EFFETS MATERNELS ET HÉTÉROGÉNÉITÉ EXTRÊME DES STADES DE DÉVELOPPEMENT DE LA PROGÉNITURE CHEZ LA CREVETTE CARIDÉE	
<i>SCLEROCRANGON BOREAS</i>	37
2.1 RÉSUMÉ.....	37
2.2 STRONG MATERNAL EFFECTS AND EXTREME HETEROGENEITY OF PROGENY DEVELOPMENT IN THE CARIDEAN SHRIMP <i>SCLEROCRANGON BOREAS</i>	39
2.3 ABSTRACT.....	39
2.4 INTRODUCTION	40
2.5 MATERIALS AND METHODS.....	43
2.5.1 Field Collections and Laboratory Analyses	43
2.5.2 Data Analysis	47
2.6 RESULTS.....	49
2.6.1 Female size.....	49
2.6.2 Clutch composition.....	49
2.6.3 Fecundity.....	53
2.6.4 Progeny and eyespot size	54
2.6.5 Lipid composition.....	60
2.7 DISCUSSION.....	62
2.7.1 Maternal effects seen in progeny development and lipid composition.....	62
2.7.2 Maternal effects seen in clutch composition	66
2.7.3 Maternal offspring size effects	68
2.8 CONCLUSION	70
2.9 APPENDIX A	73
CONCLUSION GÉNÉRALE	77
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	85

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1. Combinations of progeny developmental stages in clutches carried by *Sclerocrangon boreas* females in Baie Sainte-Marguerite during May 2009. Clutches of single or consecutive developmental stages are classified as homogeneous and those with a mix of non-consecutive developmental stages are classified as heterogeneous. Percentage occurrence of progeny combinations is calculated relative to number of females (*n*) within clutch type (% by clutch type) and overall (% by all). Numbers in parentheses represent the number of females with white eggs within a given combination. 51
- Table 2. Combinations of progeny developmental stages in clutches carried by *Sclerocrangon boreas* females at Bic Island during October 2009. Number (*n*) of females and percentage occurrence (%) of progeny combinations calculated relative to total number of females (30) are shown. Numbers in parentheses represent the number of females with white eggs within a given combination. 52
- Table 3. *Sclerocrangon boreas*. Maternal cephalothorax length (CL, mm) and progeny individual wet mass (mg), dry mass (mg) and lipid content (mg) by lipid class or overall (total lipid content) at Bic Island in October 2009 and May 2010. Mean values with their standard error (SE) are shown when multiple mothers (broods) were sampled (number of mothers, *n*, in parentheses). Progeny stages include white eggs (We), A eggs (Ae), B eggs (Be), C eggs (Ce), first larval stage (L1), second larval stage (L2) and juveniles (Juv). The lipid classes are triacylglycerol (TAG), sterol, phosphatidylethanolamine (PE), phosphatidylcholine (PC), diacylglycerol (DAG) and free fatty acids (FFA). 61

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Nombre de mues à maturité par demi-mois chez des femelles de *Sclerocrangon boreas* maintenues au laboratoire à une température variant sur l'année de 0,4 à 14,7°C. La courbe dessinée correspond à un spline de lissage (d1 = 10). 20
- Figure 2. *Sclerocrangon boreas*. Relation entre la longueur de céphalothorax (LC, en mm) des femelles avant (prémue) et après (postmue) une mue régulière (○) ou une mue de maturation (●). Les femelles demeurent morphologiquement immatures après une mue régulière ; elles acquièrent une robe nuptiale (visible par un abdomen élargi et la présence de soies sur les endopodes des pléopodes) après une mue de maturation. Seules les femelles à LC > 20 mm, susceptibles de devenir matures, sont présentées. La ligne pleine représente l'isométrie (LC prémue = LC postmue). 20
- Figure 3. *Sclerocrangon boreas*. Principales étapes de la quête et de l'accouplement, ainsi que leur fréquence et leur durée (moyenne et erreur-type), observées au cours de 10 expériences en aquarium dont les enregistrements vidéo ont été analysés de façon détaillée. Les expériences, d'une durée de 48 h, mettaient en jeu deux mâles et une femelle récemment muée à maturité. 22
- Figure 4. Fréquence d'accouplement de 12 femelles *Sclerocrangon boreas*, avec au minimum un accouplement réussi, observée dans les expériences dont les enregistrements vidéos ont été analysés de façon détaillée ou sommaire. Les expériences, d'une durée de 48 heures, mettaient en jeu deux mâles et une femelle récemment muée à maturité. 24
- Figure 5. Durée des accouplements chez *Sclerocrangon boreas* en fonction de la taille du mâle. Les mâles sont classés en catégories de taille relative : le ratio de la LC femelle à la LC mâle est de 1,7 pour les « petits » mâles et de 1,5 pour les « grands » mâles. ... 25

Figure 6. *Sclerocrangon boreas*. Scatterplots of clutch fecundity (E, number of eggs) on female cephalothorax length (CL, mm) at Baie Sainte-Marguerite (BSM) in May 2009 (full line) and Bic Island (BIC) in October 2009 (short-dash line), and of ovarian fecundity (O, number of secondary oöcytes) on pre-mature (CL) at BSM in May 2009 (▲, long-dash line). Designation of females as carrying stage A (●, BSM; ○, BIC), stage B (■, BSM; □, BIC) or white eggs (×, BSM) is based on developmental stage that predominated in clutch. Regression equations are $E = -90.362 + 15.135 \times CL$, $r^2 = 0.226$, $F_{1,62} = 18.113$, $P < 0.001$ for BSM; $E = -121.207 + 12.564 \times CL$, $r^2 = 0.239$, $F_{1,24} = 6.916$, $P = 0.015$ for BIC; and $O = -22.708 + 17.848 \times CL$, $r^2 = 0.195$, $F_{1,23} = 5.555$, $P = 0.027$ 54

Figure 7. *Sclerocrangon boreas*. Mean diameter (D, mm) of (a) stage A, B, C and white eggs, and (b) total length (TL, mm) of stage 2 larvae (▲) and juveniles (◇) on female cephalothorax length at Baie Sainte-Marguerite (BSM) in May 2009. Regression equations are $D = 3.5417 - 23.133/CL$, $r^2 = 0.297$, $F_{1,93} = 38.48$, $P < 0.001$ for stage A and B eggs together, $TL = 11.512 - 70.913/CL$, $r^2 = 0.335$, $F_{1,35} = 17.62$, $P < 0.001$ for stage 2 larvae and $TL = 13.567 - 94.320/CL$, $r^2 = 0.367$, $F_{1,38} = 22.08$, $P < 0.001$ for juveniles. Two outliers (circled) in the scatterplots of larvae TL were excluded from regression analysis. 56

Figure 8. *Sclerocrangon boreas*. Scatterplots of mean diameter (D, mm) of stage A, B, C and white eggs against female cephalothorax length at Bic Island in October 2009... 57

Figure 9. *Sclerocrangon boreas*. Scatterplots of mean eyespot height on mean egg diameter in homogeneous clutches (stage B egg: ○, BIC; □, BSM; stage C egg: ×, BIC; Δ, BSM) or heterogeneous clutches (stage B egg: ■, BSM; stage C egg: ▲, BSM) clutches at Baie Sainte-Marguerite (BSM) in May 2009 and at Bic Island (BIC) in October 2009. Designation of clutches as homogeneous or heterogeneous is based on presence of single or consecutive progeny developmental stages or of a mix of non-consecutive progeny developmental stages, respectively. 59

Figure 10. *Sclerocrangon boreas*. Mean percent contribution of lipid classes to total lipids for each progeny developmental stage (We = white eggs, number of females $n = 1$; Ae = stage A eggs, $n = 3$; Be = stage B eggs, $n = 8$; Ce = stage C eggs, $n = 6$; L1 = stage 1 larva, $n = 1$; L2 = stage 2 larva, $n = 4$; juv = juvenile, $n = 1$) measured on females from Bic Island collected in May 2010. The lipid classes are triacylglycerol (TAG, coarse hatching), diacylglycerol (DAG, black dotted fill), free fatty acids (FFA, white dotted fill), sterol (light gray), phosphatidylcholine (PC, dark gray) and phosphatidylethanolamine (PE, fine hatching)..... 62

LISTE DES ANNEXES

Appendix A. *Sclerocrangon boreas* from Baie Sainte-Marguerite. Results of ANCOVA testing for effects of preservation agent (100% ethanol or 4% formaldehyde) on egg diameter of stage A and B eggs, total length of larvae and juveniles (TL) and eyespot height of stage B eggs. We first tested for differences in slope by checking for a significant interaction between the covariate (female cephalothorax length: CL or 1/CL) and the factor (ethanol or formaldehyde) and when there was none, we tested for differences in y-intercept. The factor for converting formaldehyde-preserved measurements to ethanol-equivalent measurements is presented where appropriate. All stage C eggs were preserved in formaldehyde and since there were no differences between stage B and C eggs in diameter, we applied the same conversion factor as for stage B eggs.....73

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les ressources marines sauvages ou cultivées représentent une part importante des retombées économiques au Québec. Par exemple, en 2008, le crabe des neiges, le homard d'amérique et la crevette nordique avaient une valeur totale au débarquement de 115,2M\$ (MAPAQ, 2010). Plusieurs autres espèces marines présentes au Québec auraient aussi un potentiel économique intéressant. Parmi les crustacés décapodes, l'une d'entre elles est la crevette de roche *Sclerocrangon boreas* (famille Crangonidés) (Bernier et Poirier, 1981; Lemieux *et al.*, 2002).

Sclerocrangon boreas est une espèce benthique pouvant atteindre une longueur totale d'environ 15 cm (Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009). Elle est retrouvée dans les sédiments grossiers à fins, de la zone intertidale jusqu'à 450 m de profondeur, et ce principalement dans les régions boréales et boréo-arctiques (Birkely et Gulliksen, 2003a; voir les références dans Sainte-Marie *et al.*, 2006). La crevette de roche a une distribution en taches, c'est-à-dire inégale, et sa densité moyenne est faible (Ingram, 1979; Bernier et Poirier, 1981; Hanson et Lanteigne, 1999). Elle a un comportement fouisseur (Birkely et Gulliksen, 2003b) et préfère les salinités comprises entre 26 et 33‰ et des températures de moins de 4°C. En milieu naturel, elle peut être retrouvée à des températures aussi froides que -1,8°C et aussi chaudes que 14,3°C (MacGinitie, 1955; Butler 1980; Birkely et Gulliksen, 2003a) et à des salinités aussi faibles que 14,3 à 20,5‰ (Butler 1980). Cette espèce est omnivore et très opportuniste : elle peut adapter sa stratégie d'alimentation et le type de proies consommées selon le type de substrat. Les femelles se nourrissent essentiellement d'organismes présents dans le sédiment, notamment des polychètes, alors que les mâles consomment principalement des organismes épibenthiques dont des amphipodes agiles (Birkely et Gulliksen, 2003b). La crevette de roche est gonochorique,

mais les femelles atteignent une taille beaucoup plus grande que les mâles (Birkely et Gulliksen, 2003a; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009). Dans le golfe du Saint-Laurent, les femelles se reproduisent aux deux ans au début de leur vie reproductrice et possiblement annuellement plus tard (Sainte-Marie *et al.*, 2006; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009). L'espèce a une stratégie de type K, ce qui n'est pas une caractéristique commune parmi les crevettes côtières (Ingram, 1979; Klekowski et Węslawski, 1991; Birkely et Gulliksen, 2003a). Les femelles pondent un petit nombre (quelques centaines) de gros œufs (1,3 à 2,8 mm de diamètre) qui seraient incubés sous l'abdomen de la femelle de 9 à 12 mois (Makarov, 1968; Ingram, 1979; Klekowski et Węslawski, 1991; Birkely et Gulliksen, 2003a). À l'éclosion, les larves restent généralement sous la femelle où elles passent par deux stades larvaires avant la métamorphose en crevette juvénile (Makarov, 1968; Ingram, 1979). *Sclerocrangon boreas* a une phase larvaire qui n'est pas dispersive et un mode de développement presque direct, puisque la durée totale des deux stades larvaires varie de 3 à 5 jours (Makarov, 1968).

La distribution éparse et la faible densité de *S. boreas* en milieu naturel laissent croire que les rendements d'une pêche ne seraient pas suffisants pour une exploitation rentable (Bernier et Poirier, 1981; Hanson et Lanteigne, 1999; Sainte-Marie *et al.*, 2006). Selon Birkely et Gulliksen (2003a), la crevette de roche serait d'une grande importance écologique, en tant que proie, en permettant le transfert d'énergie des niveaux trophiques inférieurs jusqu'aux poissons et aux mammifères marins. Cette espèce est recherchée par les prédateurs et est succulente pour les humains, d'où l'intérêt de développer son potentiel commercial par l'aquaculture (Bernier et Poirier, 1981; Miglavs, 1992; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009). Lemieux *et al.* (2002) accordent à la crevette de roche le troisième rang pour son potentiel aquacole parmi 23 espèces de crustacés décapodes du Québec, notant que certains traits reproducteurs (par ex : taille des œufs et des larves) dont ils n'ont pas tenu compte dans leur évaluation, puisqu'ils sont peu documentés, pourraient rehausser le classement de cette espèce par rapport aux deux premières. Les connaissances

concernant le système d'accouplement (mode de rencontre et de choix du partenaire, polyandrie, polygynie) et la qualité des géniteurs (effets maternels et possiblement paternels sur la croissance et la survie de la progéniture) de la crevette de roche sont limitées ou nulles, comme c'est aussi le cas pour les autres membres du genre *Sclerocrangon* (Sainte-Marie *et al.*, 2006; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009).

Correa et Thiel (2003) ont fait une synthèse des systèmes d'accouplement et de la reproduction chez les crevettes (sous-ordre Caridea). Ces crustacés présentent une très grande diversité de systèmes d'accouplement, mais dans la majorité des cas : (i) la réceptivité des femelles à l'accouplement suit une mue de maturation, (ii) les mâles adoptent une stratégie de « quête pure » pour détecter les femelles (« pure search ») par laquelle leur succès reproducteur dépendrait seulement de leur habileté à trouver et à inséminer le plus grand nombre possible de femelles réceptives, et (iii) les spermatophores sont transférés sous l'abdomen de la femelle, comme chez les écrevisses (Kato et Miyashita, 2003). Chez les espèces avec un système d'accouplement de type « quête pure », les mâles ne compétitionnent généralement pas entre eux pour l'obtention d'un partenaire sexuel et le comportement de garde du partenaire est peu ou pas développé (Bauer et Abdalla, 2001 ; Correa et Thiel, 2003). Dans le cas spécifique de la crevette de roche, des observations très préliminaires (Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009), que nous tenterons d'étayer dans la présente étude, indiquent que les femelles sont réceptives immédiatement après la mue, que les mâles recherchent activement les femelles et que les femelles réceptives peuvent s'accoupler avec plus d'un mâle. Les accouplements multiples de femelles sont bien documentés chez d'autres espèces de crevettes. Chez *Rhynchocinetes typus*, par exemple, ce comportement viserait d'abord à minimiser les coûts associés au harcèlement par les mâles (polyandrie de complaisance ou « convenience polyandry », Thiel et Hinojosa, 2003). D'autre part, les grandes femelles de la crevette de roche pourraient être ciblées particulièrement par les mâles étant donné leur plus grande fécondité et la possibilité que leur progéniture soit plus viable parce que de plus grande

taille, ce qui conférerait aux mâles une valeur adaptative accrue. Malgré qu'une femelle puisse s'accoupler avec plusieurs mâles, elle pourrait ne féconder ses œufs qu'avec le sperme d'un seul. Cela serait possible par la manipulation et l'enlèvement, par les femelles ou les mâles, du spermatophore avant la fécondation (Villanelli et Gherardi, 1998; Thiel et Hinojosa, 2003). La sélection en faveur d'un mâle est attendue quand les éjaculats diffèrent en qualité ou en quantité de spermatozoïdes et l'intensité de cette sélection pourrait être proportionnée à l'investissement de la femelle dans ses œufs (Aquiloni et Gherardi, 2008). Compte tenu du petit nombre et de la grande taille de leurs œufs, il est donc plausible de s'attendre à un patron de paternité unique chez les femelles crevette de roche; patron qui serait renforcé par la faible densité des partenaires potentiels.

Le travail d'Ingram (1979) démontre et celui de Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie (2009) suggère que le nombre et la taille des œufs augmentent avec la taille de la femelle chez la crevette de roche. La corrélation entre la taille de la femelle et la taille du juvénile émergent n'est cependant pas encore vérifiée. Il est vraisemblable qu'il y ait une corrélation positive entre ces deux variables et que la croissance et la survie soient plus élevées chez les grands juvéniles que chez les petits, tel que démontré chez plusieurs autres espèces d'invertébrés (Marshall et Keough, 2008; Marshall *et al.*, 2008). Il y aurait donc une forte valeur adaptative associée à la taille de la femelle en raison d'une fécondité plus grande et d'une viabilité plus élevée de sa progéniture.

Figler *et al.* (2001) ont émis l'hypothèse que l'existence chez l'écrevisse *Procambarus clarkii* de soins maternels prolongés après l'éclosion des œufs sous l'abdomen de la femelle est liée à l'investissement maternel très élevé dans chaque œuf. Ce comportement aurait comme but premier de protéger les juvéniles contre l'infanticide et le cannibalisme qui ont souvent été observés chez cette écrevisse (Figler *et al.*, 2001). Chez d'autres espèces d'invertébrés à soins maternels prolongés, les besoins alimentaires des

juvéniles émergents pourraient être temporairement comblés par des œufs nourriciers, des œufs adoptés d'autres femelles ou de la prédation partielle sur le corps de la mère (Perry et Roitberg, 2006; Marshall et Keough, 2008; Marshall *et al.*, 2008).

L'objectif général de ce projet était de développer les connaissances sur le système d'accouplement et les effets maternels chez la crevette de roche. Ces informations seront essentielles à des fins aquacoles, mais auront aussi une valeur scientifique fondamentale intrinsèque puisque cette espèce est particulière parmi les crustacés marins décapodes par l'étendue des soins maternels qu'elle offre. Mon objectif général a été atteint en testant cinq hypothèses :

- H1** : Les mâles recherchent activement des femelles réceptives (c.-à-d. récemment muées) ;
- H2** : La compétition sexuelle entre mâles est de faible intensité ;
- H3** : Les femelles peuvent s'accoupler avec plus d'un mâle et la fréquence d'accouplements multiples croît avec la taille de la femelle ;
- H4** : La fécondité des femelles est corrélée à leur taille ;
- H5** : La taille de la progéniture à tous les stades de développement est corrélée à celle de la femelle.

Ces hypothèses ont été vérifiées sur le terrain ou expérimentalement au laboratoire humide de l'Institut Maurice-Lamontagne. Trois échantillonnages sur le terrain ont été effectués au chalut à perche (mai 2009, octobre 2009 et mai 2010) sur deux sites différents : la baie Sainte-Marguerite (située dans le nord-ouest du golfe du Saint-Laurent, près de Sept-Îles) et les îles du Bic (situées dans le sud-est de l'estuaire maritime du Saint-Laurent, près de Rimouski). Ces échantillonnages avaient différents buts, dont la récolte (i)

de crevettes vivantes pour les expériences d'accouplement et les analyses de la composition en lipides et (ii) de femelles porteuses de progénitures, conservées dans l'éthanol 100% ou le formol 4%, pour l'évaluation des effets maternels.

Le premier chapitre traite de l'ensemble des comportements de reproduction de femelles récemment muées en présence de deux mâles dans une expérience répétée en aquarium. Nous avons d'abord déterminé l'étendue et le changement de taille à la mue de maturité des femelles. Puis, nous avons quantifié les différents comportements de quête du partenaire par les mâles ainsi que les modalités d'accouplement afin de tester les hypothèses évoquées plus haut. Finalement, nous avons caractérisé les accouplements comme potentiellement réussis ou non, puis nous avons validé la viabilité des œufs par des observations microscopiques. Le deuxième chapitre traite des effets maternels. Dans le but de vérifier les hypothèses mentionnées plus haut, nous avons déterminé le stade de développement de la progéniture portée par les femelles pour évaluer l'hétérogénéité du développement de la progéniture et mesuré la taille des femelles porteuses ainsi que de leur progéniture afin de quantifier les effets maternels de taille. De plus, le développement de la progéniture a été davantage caractérisé en utilisant la hauteur des taches oculaires comme indicateur possiblement plus précis du stade ontogénique. Finalement, la composition lipidique de la progéniture a été analysée, ainsi que sa variation qualitative (classes de lipides) et quantitative entre les stades de développement ontogéniques. Ces informations seront essentielles afin de comprendre l'écologie, le potentiel aquacole et les trajectoires évolutives de la crevette de roche (Marshall et Keough, 2008; Marshall *et al.*, 2010).

CHAPITRE 1.
STRATÉGIE DU MÂLE POUR LA QUÊTE D'UNE PARTENAIRE ET
COMPORTEMENT D'ACCOUPLEMENT CHEZ LA CREVETTE DE ROCHE
SCLEROCRANGON BOREAS

1.1 RÉSUMÉ

Des expériences de laboratoire mettant en jeu une femelle récemment muée (< 48h) et deux mâles de la crevette de roche, *Sclerocrangon boreas*, ont été réalisées afin de développer les connaissances sur le système d'accouplement de cette espèce. Au préalable, nous avons constaté que le changement moyen de longueur de céphalothorax (LC) à la mue est négatif pour les femelles muant à maturité (-2,6% de la LC prémue), mais positif pour les femelles effectuant une mue régulière (+3,7% de la LC prémue). Nos expériences ont démontré que : (i) les mâles recherchent activement des femelles récemment muées (c.-à-d. réceptives), (ii) la compétition sexuelle entre mâles est de faible intensité, (iii) l'association physique entre mâle et femelle précédant l'insémination est de courte durée (moyenne de 23,7 minutes), (iv) l'insémination ne dure que quelques secondes et (v) les partenaires se séparent immédiatement après l'insémination, sans garde postcopulatoire. De plus, le comportement des mâles ne varie pas en fonction de la taille de la femelle. L'insémination et la fécondation semblent être internes, puisqu'aucun spermatophore n'a été observé sous l'abdomen des femelles immédiatement après l'accouplement. Nous avons observé qu'il peut y avoir des pertes d'œufs ou présence d'œufs anormaux (par leur coloration et leur forme) après la ponte, suggérant la possibilité de limitation du sperme. L'ensemble de ces observations est conforme avec un système d'accouplement de type « quête pure », peu propice à l'exercice d'un choix de partenaire et aux accouplements

multiples, ce qui rend les femelles vulnérables à la condition reproductrice de leur partenaire « de fortune ».

1.2 INTRODUCTION

Les systèmes d'accouplement, y compris les mécanismes spécifiques de formation des couples, et les stratégies de reproduction sont dépendants des caractéristiques d'une espèce (contraintes phylogénétiques), des facteurs écologiques et environnementaux, des ressources nécessaires à la reproduction, de la distribution spatiale des partenaires potentiels et de leurs attributs physiques (Shuster et Wade, 2003). Chez les crustacés décapodes, la variation intra- et inter-espèces du comportement de choix des partenaires (mode de rencontre, polyandrie, polygynie) et de garde pré- ou post-copulatoire, de l'agressivité, de la taille des pinces (armes), du dimorphisme sexuel et des effets maternels et paternels sur la qualité et la survie de la progéniture impliquent une sélection sexuelle qui influencera l'évolution vers un système d'accouplement d'un type donné (Christy, 1987 ; Bauer et Abdalla, 2001 ; Correa et Thiel, 2003). Les comportements de reproduction opérant dans la sélection sexuelle (mode de rencontre d'un partenaire réceptif, sélection du partenaire selon sa qualité, etc.) sont déterminés tant par les femelles que par les mâles (Bauer et Abdalla, 2001 ; Correa et Thiel, 2003).

Correa et Thiel (2003) ont fait une synthèse des systèmes d'accouplement et de la reproduction chez les crevettes (sous-ordre Caridea). Selon ces auteurs, les caridés présentent une grande diversité de systèmes d'accouplement, mais dans la majorité des cas : (i) la réceptivité des femelles à l'accouplement suit une mue de maturation ; (ii) les femelles réceptives ne semblent pas émettre de phéromones sexuelles perceptibles à distance, quoiqu'elles puissent émettre des phéromones de contact ; (iii) les mâles adoptent une stratégie de « quête pure » (« pure search ») pour rencontrer les femelles réceptives, ce qui implique que leur succès reproducteur serait proportionnel à leur habileté à trouver et à inséminer le plus grand nombre possible de femelles réceptives ; et (iv) les spermatozoaires sont transférés et déposés sous l'abdomen de la femelle et la fécondation serait externe.

Chez les caridés, la ponte surviendrait généralement rapidement après l'accouplement et la réceptivité des femelles cesserait tout de suite après cette ponte (Bauer, 1976 ; Correa et Thiel, 2003). Les systèmes d'accouplement des crevettes de la famille Crangonidae ont été peu étudiés, à l'exception de celui de la crevette grise *Crangon crangon* qui représente une espèce commercialement et écologiquement importante le long des côtes de l'Europe du nord (Campos et Van der Veer, 2008). Malgré tout, les membres de cette famille pourraient se démarquer des autres caridés par l'existence de phéromones efficaces à distance et d'un transfert du sperme à l'intérieur de la femelle accompagné d'une fécondation interne (Boddeke *et al.*, 1991).

La crevette de roche, *Sclerocrangon boreas* (Phipps, 1774), appartient à la famille des Crangonidae. Cette crevette marine de grande taille est retrouvée dans les sédiments fins à grossiers de la zone intertidale jusqu'à 450 m de profondeur, dans les régions boréales et arctiques tout autour du globe (Birkely et Gulliksen, 2003a ; voir les références dans Sainte-Marie *et al.*, 2006). Cette espèce est gonochorique, mais il y a un fort dimorphisme sexuel de taille en faveur des femelles (Birkely et Gulliksen, 2003a ; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009) : les mâles dépassent rarement 20 mm de longueur de carapace (LC) équivalent à 80,5 mm de longueur totale (LT) alors que les femelles peuvent atteindre 31 mm de LC ou 117 mm de LT, voire plus (Sainte-Marie *et al.*, 2006). Dans le golfe du Saint-Laurent, les femelles se reproduisent aux deux ans au début de leur vie reproductive et possiblement annuellement vers la fin de celle-ci (Sainte-Marie *et al.*, 2006 ; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009). Le développement larvaire de la crevette de roche est abrégé à une durée de seulement quelques jours et les larves demeureraient sous la femelle jusqu'avant leur métamorphose en juvéniles (Makarov, 1968 ; Ingram, 1979) et même après (chapitre 2). La distribution spatiale de la crevette de roche est en taches et la densité de population est généralement faible (Ingram, 1979 ; Butler, 1980 ; Hanson et Lanteigne, 1999). Dans la baie Sainte-Marguerite (nord-ouest du golfe du Saint-Laurent), la densité moyenne était d'environ 3,5 individus par 1000 m² pour

les mâles ≥ 13 mm de LC, 2,5 individus par 1000 m² pour les femelles ≥ 20 mm de LC et 1,0 individu par 1000 m² pour les femelles porteuses d'une progéniture (Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009).

Le travail préliminaire de Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie (2009) sur le comportement reproducteur de *S. boreas* avance quelques hypothèses sur le système d'accouplement de cette espèce. S'appuyant sur l'observation de trois femelles potentiellement pré-matures en présence de deux mâles pendant une période d'environ 3,5 semaines, ces auteurs ont avancé que (i) les femelles sont réceptives immédiatement après la mue, (ii) les mâles recherchent activement les femelles, (iii) il y a peu d'agressivité entre les mâles, (iv) les femelles réceptives peuvent s'accoupler avec plus d'un mâle (polyandrie) et (v) il n'y a pas de garde pré- ou post-copulatoire. Ces particularités pourraient être indicatrices d'un système d'accouplement de type « quête pure » dans lequel les mâles rôdent au sein d'une population diffuse à la recherche d'occasions d'accouplement qui ne sont précédées ni suivies par aucune forme de cour ou de garde (Bauer et Abdalla, 2001 ; Correa et Thiel, 2003). Ce type de stratégie favoriserait les petits mâles et il expliquerait à la fois le dimorphisme sexuel de taille en faveur des femelles et le haut taux de mortalité des grands mâles qui semble caractériser plusieurs espèces de crangonidés (Krygier et Horton, 1975 ; Bluhm et Brey, 2001 ; Hufnagl *et al.*, 2010) et *S. boreas* en particulier (Birkely et Gulliksen, 2003a ; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009). Les grands mâles seraient plus vulnérables aux prédateurs du fait qu'ils sont moins agiles et plus visibles et ils auraient aussi des coûts métaboliques de base et locomoteurs plus élevés que les petits mâles (Correa et Thiel, 2003 ; Bauer, 2004 ; Baeza 2007). Dans un tel système d'accouplement, les associations entre mâles et femelles seraient le fruit de rencontres fortuites et il n'y aurait pas ou peu de sélection du partenaire, en fonction par exemple de la taille qui est un indicateur de fécondité potentielle (Ingram, 1979 ; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009).

Dans cette étude de laboratoire, nous développons les connaissances sur le système d'accouplement et la reproduction de *S. boreas* en observant les comportements de reproduction de femelles récemment muées en présence de deux mâles. Nous avons d'abord déterminé le changement de taille à la mue de maturité des femelles. Nous avons ensuite testé trois hypothèses relativement aux comportements d'accouplement : (i) les mâles recherchent activement des femelles réceptives (c.-à-d. récemment muées), (ii) la compétition sexuelle entre mâles est de faible intensité et (iii) les femelles peuvent s'accoupler avec plus d'un mâle. Finalement, nous avons caractérisé les accouplements comme potentiellement réussis ou non, puis nous avons validé par des observations de la viabilité des œufs. Les connaissances sur le système d'accouplement sont essentielles afin d'évaluer pleinement le potentiel aquacole de l'espèce, que certains prétendent être élevé (Miglavs, 1992 ; Lemieux *et al.*, 2002).

1.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.3.1 Récolte des échantillons et analyses de laboratoire

Les mâles et femelles de *S. boreas* ont été échantillonnés dans deux régions du golfe et de l'estuaire du Saint-Laurent : baie Sainte-Marguerite (BSM ; ca. 50°06'N, 66°35'W) du 14 au 19 mai 2009 et les îles du Bic (BIC ; ca. 48°24'N, 68°50'W) du 15 au 16 octobre 2009. Un chalut à perche de 3 m d'ouverture horizontale avec un filet de 17 mm de maille étirée a été utilisé. Chaque trait de chalut a été effectué à une vitesse de 1,5 à 2,0 nœuds, pour une durée de 2 à 5 min à une profondeur variant de 15 à 35 m. Le chalut est muni de lourdes chaînes qui creusent dans les sédiments afin de déloger les animaux enfouis superficiellement. Les échantillonnages ont été effectués de jour, alors que les crevettes sont sur ou dans les sédiments. Le contenu des traits de chalut a été trié rapidement et les

individus de *S. boreas* ont été mesurés en longueur de céphalothorax (LC ; mesure en ligne droite à partir de la marge postérieure du creux de l'orbite de l'œil jusqu'à la marge postérieure du céphalothorax). Les crevettes de roche de taille supérieure à environ 12 mm de LC ont été placées dans des bassins d'eau de mer à bord du navire en attente d'un transfert quotidien à l'Institut Maurice-Lamontagne (IML).

Les *S. boreas* rapportés vivants à l'IML ont été triés par sexe et les mâles < 13 mm de LC et les femelles < 20 mm de LC ont été écartés des expériences, puisque nous avons considéré qu'il était peu probable qu'ils soient ou qu'ils deviennent matures sexuellement lors de leur mue suivante. Le sexe a été déterminé par la présence chez le mâle ou l'absence chez la femelle d'un appendice masculin sur l'endopode du deuxième pléopode. La longueur de céphalothorax a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse ($\pm 0,01$ mm). Les mâles et les femelles ont été séparés dans des bassins différents : les mâles ont été partagés entre deux grands bassins rectangulaires (volume d'environ 2 336 l), alors que les femelles ont été gardées dans des bassins de type « kreisel » (volume d'environ 60 l) par groupes de 5 ou 6 individus afin d'assurer un meilleur suivi des mues. Les divers bassins utilisés pour la stabulation des crevettes étaient approvisionnés en eau de mer courante à raison d'environ 5 à 7 l·min⁻¹ pour les bassins rectangulaires et 1,5 à 2 l·min⁻¹ pour les bassins de type « kreisel ». La salinité et la température ont varié selon les conditions naturelles respectivement de 23,6 à 31,1‰ (moyenne = $27,6 \pm 0,01$ ‰) et de 0,4 à 14,7°C (moyenne = $3,4 \pm 0,03$ °C), soit les fourchettes de salinité et de température rencontrées normalement par l'espèce (MacGinitie, 1955 ; Klekowski et Węśławski, 1991 ; Bukin, 1992 ; Birkely et Gulliksen, 2003a). Les *S. boreas* étaient nourris aux 2–3 jours avec un hachis de capelan (*Mallotus villosus*) et de crevette nordique (*Pandalus borealis*). La photopériode dans les lieux de stabulation et d'expérimentation suivait le cycle naturel (48°N, 68°W).

Les femelles étaient vérifiées deux fois par jour, le matin et le soir, pour détecter d'éventuelles mues et les femelles récemment muées et devenues matures étaient prises en charge dans les 24 à 48 heures suivant leur détection. Seule une minorité des femelles de > 20 mm de LC conservées en bassin ont mué à maturité. Celles-ci sont reconnaissables par la présence de soies sur les pléopodes, une largeur d'abdomen (LA, mesurée au milieu du deuxième pléonite) qui excède la LC (Sainte-Marie *et al.*, 2006) et des ovaires vert foncé visibles par transparence au travers de l'exosquelette du céphalothorax.

Les expériences d'accouplement ont été réalisées dans quatre aquariums (46 cm de longueur × 46 cm de largeur × 41 cm de hauteur) dont les fonds étaient recouverts d'une couche de sable blanc d'une épaisseur d'environ 3 cm. Chaque aquarium était alimenté en eau de mer courante dont la salinité et la température ont varié de façon naturelle respectivement de 25,1 à 29,4‰ (moyenne = $27,4 \pm 0,05\%$) et de 2,5 à 13,6°C (moyenne = $3,0 \pm 0,03^\circ\text{C}$). Une caméra de surveillance haute résolution (Pelco DSP color, Californie, États-Unis ; 1 image par seconde) était fixée au-dessus de chacun de trois aquariums et une quatrième caméra mobile permettait de surveiller latéralement. Une femelle récemment muée et mature était placée dans un aquarium, puis deux mâles choisis au hasard parmi deux classes de tailles (13,2 à 16,6 mm pour les « petits » et 15,1 à 17,7 mm pour les « grands ») étaient ajoutés. Comme il y a rarement eu deux femelles réceptives simultanément, deux enregistrements avec angles de vues complémentaires étaient généralement disponibles pour chaque expérience. Un éclairage rouge permettait la surveillance de nuit de sorte que nous disposions d'enregistrements continus pour la durée des expériences. L'enregistrement vidéo, effectué à l'aide du programme iGuard DVR system (Taipei, Taiwan), était débuté dès la mise à l'eau de la femelle et était arrêté 48 heures plus tard. Le quatrième aquarium a servi occasionnellement à des observations directes du comportement d'accouplement des femelles et des mâles, après quoi la femelle était sacrifiée afin de l'inspecter pour localiser le sperme transféré par le mâle.

Après l'expérience, les mâles étaient mesurés en LC et étiquetés avec une marque en plastique fixée au céphalothorax avec de la colle polyacrylamide. Aucun mâle n'a été utilisé plus d'une fois. Les femelles étaient également mesurées en LC et en LA, étiquetées et placées dans un bassin indépendant de celui des mâles. De plus, la LC de l'exuvie de chaque femelle était également notée afin de déterminer le changement de taille à la mue. Nous avons aussi mesuré le changement de taille à la mue pour les femelles effectuant une mue régulière.

Au total, 38 enregistrements vidéo d'accouplements ont été réalisés, mais en raison de certains problèmes d'éclairage, seulement 17 enregistrements ont été retenus pour l'étude. Parmi ces enregistrements, 10 ont été choisis aléatoirement pour une analyse détaillée et les 7 enregistrements restants ont été analysés sommairement. Les analyses ont été effectuées sur iGuard Player (Taipei, Taiwan) et visaient en mode détaillé les informations suivantes :

- 1) la date et l'heure de début (ajout de la femelle dans l'aquarium) et de fin (retrait des mâles de l'aquarium) de l'expérience ;
- 2) le mode de rapprochement d'un mâle et de la femelle, la réaction de la femelle à l'égard d'un prétendant (fuite, résistance ou docilité) et la réponse de ce prétendant (harcèlement, poursuite) lorsque la femelle ne se montrait pas docile ;
- 3) la durée de la période d'approche, soit le temps écoulé entre le moment où le mâle semble percevoir la femelle et le moment où commence l'association physique entre ces partenaires (préhension de la femelle par le mâle) ;
- 4) le nombre de tentatives d'accouplement ou d'accouplements réussis par chacun des mâles ;
- 5) l'heure de début et la durée d'un accouplement réussi ;

6) le nombre et la nature des interactions entre mâles.

Pour ce qui est des analyses sommaires, seuls le nombre d'accouplements réussis et l'identité des mâles impliqués ont été notés. Après un examen préliminaire de quelques enregistrements, nous avons caractérisé un accouplement comme étant potentiellement réussi lorsque le mâle collait sa jonction abdomen-céphalothorax à celui de la femelle pour une durée supérieure à 1 seconde, la réussite étant confirmée par une ponte d'œufs d'apparence normale et ultérieurement par un développement embryonnaire soutenu.

1.3.2 Analyse des données

Les valeurs moyennes sont présentées avec leur erreur-type. Le changement relatif de taille à la mue des femelles a été calculé comme suit : $[(LC \text{ postmue} - LC \text{ prémue}) / LC \text{ prémue}] \times 100$. Les ratios moyens de tailles entre mâle et femelle ont été calculés comme suit : $LC \text{ femelle} / LC \text{ « grand » mâle}$ ou $LC \text{ « petit » mâle}$. Des tests de t ont été utilisés afin de déterminer si : (i) le changement relatif de taille des femelles après une mue de maturité ou une mue régulière différait de 0 et s'il y'avait une différence entre « grands » et « petits » mâles dans (ii) la durée d'approche et de préhension de la femelle lors d'accouplements réussis ; (iii) le nombre d'accouplements réussis ; et (iv) la durée moyenne des accouplements réussis. La normalité de la distribution et l'homogénéité de la variance ont été vérifiées par les tests de Kolmogorov-Smirnov et de Levene, respectivement, et les données ont été transformées au besoin. La fréquence d'accouplements réussis par les « petits » et les « grands » mâles a été comparée par le test du χ^2 . Enfin, nous avons exploré, par des corrélations de Pearson, les relations possibles entre la durée de certains comportements mâles et la taille de la femelle réceptive.

1.4 RÉSULTATS

1.4.1 Calendrier des mues et changement de taille à la mue

Dans la présente étude, nous avons observé que les femelles *S. boreas* mueaient à maturité principalement du début de février à la fin d'avril et qu'il y avait peu ou pas de mues de maturité du début de juillet jusqu'à la mi-novembre (Fig. 1). En dépit du pic de mues de maturité observé du milieu de l'hiver jusqu'à la fin du printemps, la distribution temporelle de la réceptivité des femelles était plutôt étendue dans le temps. Les mues semblaient davantage s'effectuer de soir ou de nuit et très rarement de jour. Le changement absolu de LC à la mue des femelles était en moyenne de $-0,7 \pm 0,1$ mm lorsqu'elles atteignaient la maturité (Fig. 2), soit une réduction relative moyenne de $-2,6 \pm 0,6\%$ différant significativement de zéro ($t = -4,65$, $dl = 44$, $P < 0,001$). En comparaison, les femelles effectuant une mue régulière ont gagné en moyenne $+0,8 \pm 0,1$ mm (Fig. 2) pour un accroissement relatif moyen de $+3,7 \pm 0,2\%$ différant aussi significativement de zéro ($t = 14,97$, $dl = 97$, $P < 0,001$). Dans les expériences retenues pour analyse, la LC postmue des 17 femelles variait de 21,9 à 29,2 mm (moyenne = $24,8 \pm 0,4$ mm) et la LC des 34 mâles variait de 13,2 à 17,7 mm (moyenne = $14,8 \pm 0,2$ mm pour les « petits » et $16,4 \pm 0,2$ mm pour les « grands »). Le ratio de la LC de la femelle sur la LC des mâles était en moyenne de $1,7 \pm 0,03$ pour les « petits » mâles et de $1,5 \pm 0,03$ pour les « grands » mâles.

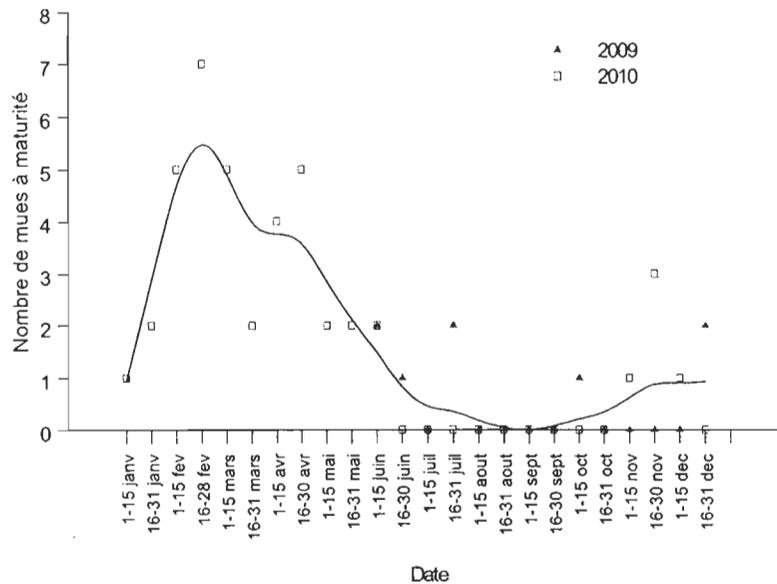


Figure 1. Nombre de mues à maturité par demi-mois chez des femelles de *Sclerocrangon boreas* maintenues au laboratoire à une température variant sur l'année de 0,4 à 14,7°C. La courbe dessinée correspond à un spline de lissage (d1 = 10).

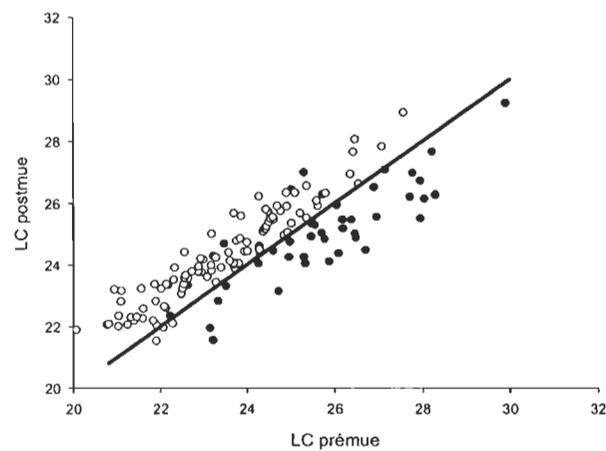


Figure 2. *Sclerocrangon boreas*. Relation entre la longueur de céphalothorax (LC, en mm) des femelles avant (prémue) et après (postmue) une mue régulière (○) ou une mue de maturation (●). Les femelles demeurent morphologiquement immatures après une mue régulière ; elles acquièrent une robe nuptiale (visible par un abdomen élargi et la présence de soies sur les endopodes des pléopodes) après une mue de maturation. Seules les femelles à LC > 20 mm, susceptibles de devenir matures, sont présentées. La ligne pleine représente l'isométrie (LC pré-mue = LC postmue).

1.4.2 Comportement de quête et d'accouplement

Un total de 17 enregistrements vidéo ont été analysés, dont 10 de façon très détaillée, et bien qu'il y ait des différences de fréquences et de durées dans les comportements de chaque crevette, une séquence générale de comportements émerge de ces analyses. Un assez long moment après la mise à l'eau, le mâle réagit à la présence de la femelle en agitant ses antennules vers l'avant par petits coups saccadés. Ensuite, il marche sur de petites distances, se rapprochant de plus en plus de la femelle, jusqu'à se trouver à quelques centimètres d'elle où il peut demeurer immobile plusieurs minutes. La femelle fuit ou le mâle s'approche encore plus jusqu'à être tout près puis, d'un bond, il agrippe la femelle à l'aide de sa première paire de péréopodes (subchéliformes). Dans la plupart des cas, le mâle saisit la femelle par la partie postérieure de son abdomen et remonte jusqu'à la jonction abdomen-céphalothorax. L'association physique entre les deux partenaires (préhension de la femelle par le mâle) est de durée variable et parfois la femelle se déplace sur le substrat, mais le mâle reste toujours accroché à elle.

Pour l'accouplement comme tel, le mâle tourne la femelle sur le côté à l'aide de sa première et de sa deuxième paire (chéliformes) de péréopodes et se positionne perpendiculairement à la femelle environ à la jonction abdomen-céphalothorax, de façon à ce que les régions ventrales des deux partenaires soient à proximité. À l'aide de sa première et de sa troisième paire de péréopodes, ainsi que de ses antennules, le mâle touche la région génitale de la femelle, au niveau du gonopore. Pendant ce temps, il donne, à plusieurs reprises, des petits coups à l'abdomen de la femelle à l'aide de sa quatrième paire de péréopodes. Il peut effectuer ces deux actions plusieurs minutes sans résistance ou presque de la part de la femelle. Puis, le mâle effectue apparemment une seule flexion abdominale de durée variable mais courte relativement aux autres comportements : c'est la période présumée de transfert du sperme à la femelle. La femelle met fin à l'association

physique avec le mâle tout de suite après ce transfert par une première flexion abdominale rapide et puissante la propulsant brusquement vers l'arrière, suivie d'une nage à reculons soutenue pendant quelques secondes qui provoque, dans tous les cas, la séparation des partenaires. Il n'y a donc pas de garde post-copulatoire. À la suite de la séparation des partenaires, la femelle tente de s'isoler des mâles et s'enfouit dans le sédiment, parfois pour le reste de l'expérience à moins que les mâles ne la pourchassent. La Fig. 3 présente les durées moyennes des périodes de réaction du mâle, d'approche de la femelle, d'association physique et de transfert de sperme (= accouplement) dans les enregistrements vidéos analysés de façon détaillée.

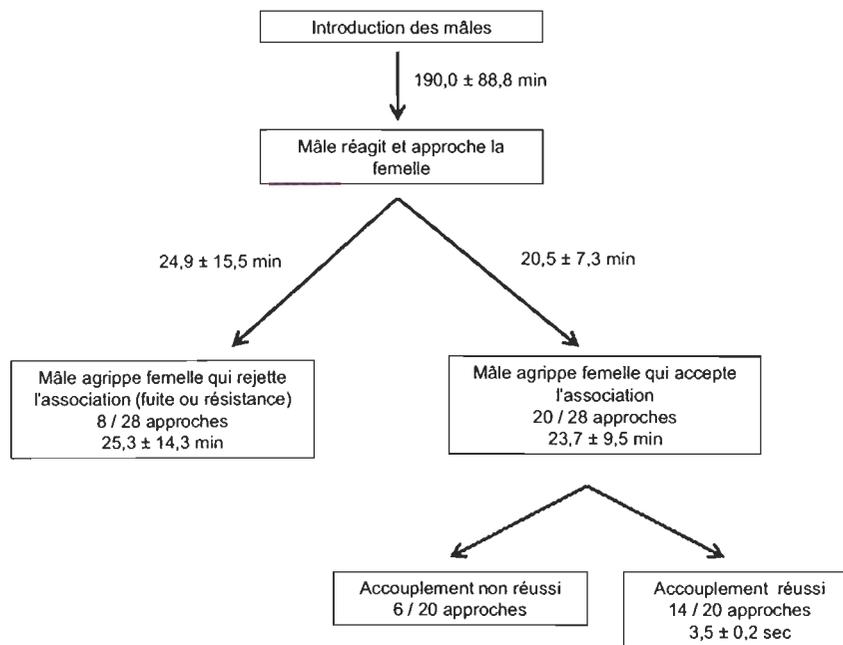


Figure 3. *Sclerocrangon boreas*. Principales étapes de la quête et de l'accouplement, ainsi que leur fréquence et leur durée (moyenne et erreur-type), observées au cours de 10 expériences en aquarium dont les enregistrements vidéo ont été analysés de façon détaillée. Les expériences, d'une durée de 48 h, mettaient en jeu deux mâles et une femelle récemment muée à maturité.

De façon générale, le niveau d'agressivité des mâles l'un envers l'autre ou à l'endroit de la femelle a été peu élevé pendant les expériences. Bien que les contacts entre mâles soient très fréquents et que parfois les mâles demeurent à proximité l'un de l'autre pendant plusieurs heures, les batailles sont rares ($N = 2$). Outre la période d'association physique au cours de laquelle le mâle maintient sa prise sur la femelle, nous avons observé dans un seul cas un autre comportement mâle qui pouvait s'apparenter à de la garde pré-copulatoire. Un « petit » mâle a agrippé la femelle, l'a soulevée au-dessus de son céphalothorax et a marché sur quelques centimètres dans le but apparent d'éloigner la femelle de l'autre mâle. L'agressivité des mâles envers la femelle est faible, excepté dans trois enregistrements vidéos où les mâles agrippent et bougent la femelle beaucoup plus qu'à l'habitude avant de l'accoupler. Des accouplements multiples ont eu lieu dans deux de ces cas et plusieurs tentatives d'accouplement ont été observées dans l'autre cas.

Basé sur l'ensemble des enregistrements vidéos analysés de façon détaillée ou sommaire, seules 12 des 17 femelles ont eu un ou plusieurs accouplements potentiellement réussis. Huit de ces 12 femelles ne se sont accouplées qu'une seule fois, deux se sont accouplées deux fois, une trois fois et une quatre fois (Fig. 4) pour un total de 19 accouplements potentiellement réussis. Des tentatives d'accouplement ont été observées chez 4 des 5 femelles qui n'ont apparemment pas réussi un accouplement. Aucune information recueillie ne permet d'expliquer les accouplements non réussis de ces 5 femelles. Le nombre d'accouplements potentiellement réussis par mâle est de un ou deux.

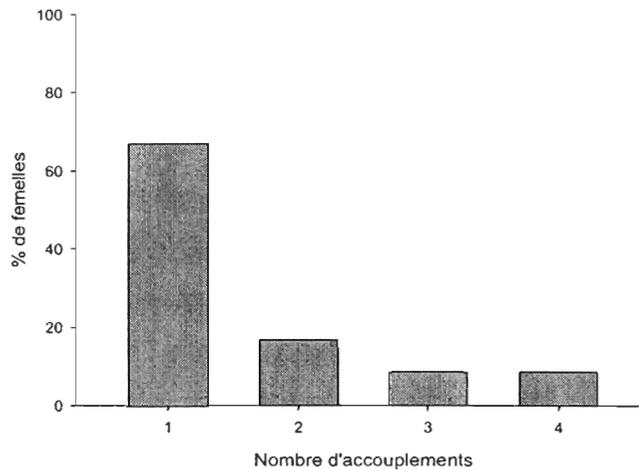


Figure 4. Fréquence d'accouplement de 12 femelles *Sclerocrangon boreas*, avec au minimum un accouplement réussi, observée dans les expériences dont les enregistrements vidéos ont été analysés de façon détaillée ou sommaire. Les expériences, d'une durée de 48 heures, mettaient en jeu deux mâles et une femelle récemment muée à maturité.

La durée des comportements de quête et d'accouplement et le succès d'accouplement, déterminés à partir des enregistrements vidéo analysés de façon détaillée, ne diffèrent pas entre les « grands » et les « petits » mâles. Pour les accouplements réussis, le temps d'approche est de $23,7 \pm 15,2$ min pour les « grands » mâles et de $21,4 \pm 9,6$ min pour les « petits » mâles ($t = 0,104$, $dl = 12$, $P = 0,919$) alors que l'association physique dure $23,7 \pm 13,0$ min pour les « grands » mâles contre $23,8 \pm 14,7$ min pour les « petits » mâles ($t = -0,006$, $dl = 12$, $P = 0,995$). Parmi les 14 accouplements potentiellement réussis, 64,3% ont été effectués par des « grands » mâles et 35,7% par des « petits » mâles et la différence de fréquence n'est pas significative ($\chi^2 = 1,14$, $P = 0,285$). La durée moyenne du transfert de sperme lors d'un accouplement potentiellement réussi est de $3,8 \pm 0,3$ s pour les « grands » mâles et de $3,0 \pm 0,3$ s pour les « petits » mâles (Fig. 5), ce qui ne représente pas une différence significative de temps ($t = 1,76$, $dl = 12$, $P = 0,104$). Considérant seulement les accouplements réussis, le temps consacré par les mâles aux comportements de quête et d'accouplement était indépendant de la taille de la femelle autant pour l'approche ($r = 0,147$, $N = 14$, $P = 0,616$), l'association physique ($r = 0,123$, $N = 14$, $P = 0,675$) et la durée du transfert de sperme ($r = 0,083$, $N = 14$, $P = 0,779$).

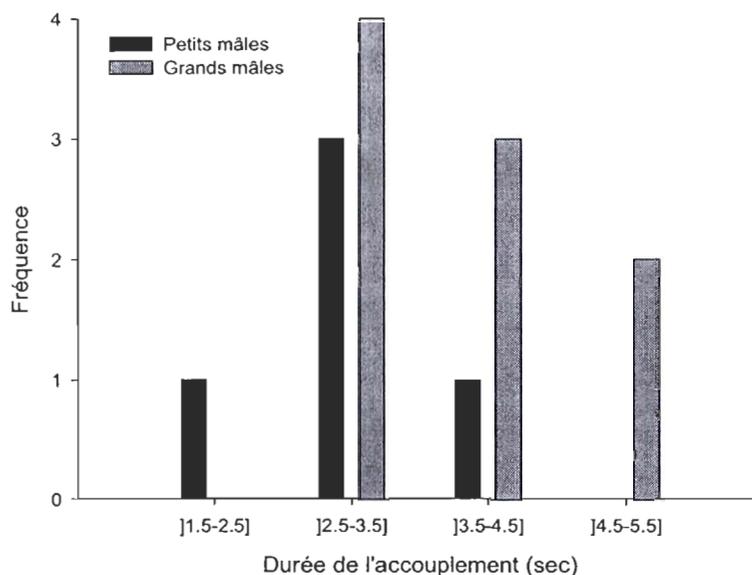


Figure 5. Durée des accouplements chez *Sclerocrangon boreas* en fonction de la taille du mâle. Les mâles sont classés en catégories de taille relative : le ratio de la LC femelle à la LC mâle est de 1,7 pour les « petits » mâles et de 1,5 pour les « grands » mâles.

Des observations effectuées sur certaines femelles excédentaires tout de suite après un accouplement en apparence réussi n'ont pas permis de détecter un spermatophore à la surface ventrale de leur corps. Cela peut suggérer que le sperme est déposé à l'intérieur de la femelle.

1.4.3 La ponte

Il n'est pas possible d'observer la ponte des œufs au cours de la période d'expérimentation, car les caméras ne présentaient pas un positionnement idéal et la sortie des œufs est cachée par les pléopodes et les pleurites. Cependant, dans plusieurs cas suite à un accouplement potentiellement réussi, nous avons observé un comportement particulier

de la part des femelles qui arquent leur abdomen (s'extrayant au préalable du sédiment, si elles étaient enfouies), se soulevant du substrat à l'aide de leur telson et de leur péréopodes tout en déployant leurs pléopodes. Ce comportement décrit aussi par Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie (2009) pourrait représenter le moment de la ponte.

Les femelles ont pondu uniquement lorsqu'il y avait eu un accouplement potentiellement réussi. Parmi les 12 femelles répondant à ce critère, une seule n'a pas pondu au terme de l'expérience de 48 heures et celle-ci avait été inséminée pendant 1,5 s par un mâle de 15,6 mm de LC. Nous avons reconnu visuellement deux types d'œufs après les pontes : les œufs normaux sont de couleur verdâtre et de forme sphérique régulière, alors que les œufs anormaux ont une couleur turquoise ou grise avec parfois des taches blanchâtres et sont de forme irrégulière. Sur les 11 femelles ayant pondu, huit (72,7%) n'ont perdu aucun œuf dans les 48 heures de l'expérience et l'apparence de leurs œufs était normale, deux (18,2%) ont perdu quelques œufs (une femelle avait des œufs normaux et l'autre des œufs anormaux) et une a perdu tous ses œufs. Aucune information recueillie ne permet d'expliquer les pertes ou la condition anormale des œufs.

1.5 DISCUSSION

1.5.1 Croissance des femelles et distribution temporelle de leur réceptivité

Notre étude montre que les femelles de *S. boreas* ont en moyenne une croissance négative de la LC à la mue de maturité, alors que la croissance est en moyenne positive pour une mue régulière. Sainte-Marie *et al.* (2006) avaient aussi trouvé que la LC des femelles augmentait plus lors d'une mue régulière que lors d'une mue de maturité. Dans ce

dernier cas, la valeur était légèrement positive ($+1,4 \pm 0,6\%$) mais le nombre d'observations était beaucoup plus faible ($N = 8$) que dans notre étude ($N = 45$). La croissance négative de la LC s'accompagne probablement aussi d'une réduction de la longueur totale (LT) de la crevette, puisqu'il y a une très forte corrélation entre ces deux variables chez les femelles (Sainte-Marie *et al.*, 2006). La réduction en longueur à la mue de maturité se fait au profit d'un élargissement marqué de l'abdomen pour accueillir les œufs et est précédée par la maturation (vitellogénèse) des ovocytes. En conséquence, les femelles pré-matures ou matures et œuvées sont à LC égale nettement plus massives que les femelles immatures (Sainte-Marie *et al.*, 2006).

Les femelles de *S. boreas* ont un cycle de reproduction bisannuel à tout le moins au début de leur vie reproductive, alternant une année de croissance somatique et une année de croissance gonadique (Sainte-Marie *et al.*, 2006; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009), comme quelques autres espèces de caridés présentes dans les eaux polaires de surface (Gorny *et al.*, 1992; Gorny et George, 1997). Cette caractéristique a été attribuée à l'incapacité des caridés à entretenir simultanément une croissance somatique et gonadique dans les environnements polaires qui sont très saisonniers et où la période estivale de production primaire et secondaire est très brève (Clarke, 1982). Cette interprétation est renforcée chez *S. boreas*, une espèce présente dans le Haut Arctique (Squires, 1990), par une croissance en longueur négative ou seulement faiblement positive associée à la maturation sexuelle. La croissance négative en longueur est rare chez les crustacés et à notre connaissance elle n'a été documentée que pour les espèces de krill des deux pôles pendant les mois d'hiver et serait liée, dans ces cas particuliers, à une pénurie du plancton qui constitue la base alimentaire de ces espèces (par ex : Falk-Petersen et Hopkins, 1981; Dalpadado et Skjoldal, 1996; Brown *et al.*, 2010).

Le calendrier des mues à maturité des femelles de *S. boreas* au laboratoire suggère (i) que la majorité des pontes survient plus tôt dans l'année (février-mars) et (ii) que la période de ponte, en milieu naturel, est moins synchronisée dans le temps que présumé jusqu'à présent. Ces observations, compatibles avec certaines observations de terrain (Birkeley et Gulliksen, 2003a ; voir chapitre 2), impliquent pour les mâles des périodes prolongées de quête de partenaires sexuels – donc une exposition soutenue aux prédateurs – et un état de préparation sexuelle tout au long de l'année.

1.5.2 Quête des femelles, compétition entre mâles et association pré-copulatoire

L'activation des antennules (qui portent de multiples chémorécepteurs chez les crustacés décapodes) des mâles de *S. boreas* en présence de femelles réceptives suggère la possibilité que les mâles détectent les femelles par l'entremise de phéromones sexuelles que celles-ci relâchent, à tout le moins aux petites échelles spatiales (dizaines de centimètres) qui caractérisaient notre protocole expérimental. L'utilisation de phéromones à des fins d'attraction sexuelle à distance semble plutôt rare parmi les caridés, mais est possiblement présente chez *Crangon crangon* (Boddeke *et al.*, 1991). Le temps de réaction des mâles *S. boreas* en présence d'une femelle récemment muée et réceptive pourrait être dû au délai de reconnaissance chimique des phéromones libérées par la femelle (Bauer, 1992; Correa et Thiel, 2003). Lorsqu'il y a un fort dimorphisme sexuel, la reconnaissance visuelle pourrait aussi être possible à courte distance, mais cela reste à prouver (Correa et Thiel, 2003). Compte tenu que la distribution spatiotemporelle des femelles réceptives en nature apparaît comme étant très diffuse (probablement < 1 individu par 1000 m^2 à tout moment donné), en raison d'une faible densité (Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009) et d'un étalement temporel des mues de maturité (cette étude), il est vraisemblable que les mâles ne puissent adopter une attitude sédentaire-attentiste pour la détection de

partenaires éventuels et doivent plutôt patrouiller pour s'introduire dans l'aire d'influence des femelles réceptives et les détecter chimiquement ou visuellement.

Les observations effectuées jusqu'à présent sur *S. boreas* concordent avec les attentes à l'égard d'un système de recherche de partenaire par quête pure, tel que décrit par plusieurs auteurs (par ex : Wickler et Seibt, 1981 ; Correa et Thiel, 2003 ; Bauer, 2004). (i) Les mâles sont petits relativement aux femelles et il n'y a pas de dimorphisme sexuel flagrant dans la taille des pinces (premiers et deuxièmes péréopodes) qui, chez les crustacés, sont les organes de prédilection pour la compétition intrasexuelle entre mâles. Conformément à cet état de fait, (ii) nous avons observé très peu de compétition sexuelle entre mâles et le taux de succès d'insémination n'a pas été différent entre « petits » et « grands » mâles¹. Finalement, (iii) le temps d'association physique entre les partenaires sexuels est court (environ 20 minutes) et se termine abruptement après l'insémination, alors qu'il peut être de l'ordre de plusieurs jours et se poursuivre longuement après l'insémination chez des espèces à forte compétition sexuelle mâle comme, par exemple, le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio* ; Sainte-Marie *et al.*, 2008). De plus, le temps (= énergie) accordé à la quête et à l'accouplement des femelles ne diffère pas entre « petits » et « grands » mâles et le temps accordé par le mâle à chaque partenaire semble indépendant de la taille de la femelle. Les mâles consacrant davantage de temps à une femelle augmentent leur visibilité à un prédateur éventuel, ce qui les désavantagerait en milieu naturel (Correa *et al.*, 2000). En fait, la stratégie de quête pure avantagerait les petits mâles qui sont plus agiles, plus efficaces métaboliquement et moins visibles aux prédateurs que les grands mâles – le dimorphisme sexuel de taille pourrait donc résulter d'un processus de sélection pour une maturité sexuelle précoce des mâles ou d'une mortalité

¹ Il est à noter que les distributions de tailles des « petits » et des « grands » mâles se chevauchaient partiellement. Les conclusions quant à la compétitivité et la dominance des mâles en fonction de leur taille doivent donc être considérées avec circonspection jusqu'à ce que des expériences puissent être réalisées avec des groupes de mâles de tailles plus contrastées.

sélective des grands mâles (Bauer et Abdalla, 2001 ; Hufnagl *et al.*, 2010 ; Bauer et Thiel, sous presse). D'autre part, il semble évident que la femelle *S. boreas* ne peut être très sélective dans son choix de partenaire, considérant la distribution éparse des partenaires potentiels dans la population et du temps relativement court pour l'accouplement.

1.5.3 Accouplement

Les différentes étapes de positionnement préparatoire et le comportement d'accouplement lui-même sont très similaires chez *S. boreas* à ceux décrits par Boddeke *et al.* (1991) pour *C. crangon*. L'accouplement chez *S. boreas* est précédé par une série d'attentions du mâle à l'égard de la femelle, incluant des touchers de la région génitale de la femelle avec les péréopodes et les antennules comme chez *Sicyonia dorsalis* (Bauer, 1992) et des battements sur l'abdomen de la femelle avec la quatrième paire de péréopodes comme chez *Rhynchocinetes typus* (Correa *et al.*, 2000). Ces comportements pourraient entre autres permettre au mâle de vérifier si la femelle a déjà été inséminée, de tester sa réceptivité, de la stimuler ou de s'auto-stimuler en préparation à l'accouplement (Bauer, 1992; Correa *et al.*, 2000). Ce court temps de préparation du mâle ou de la femelle pourrait également être interprété comme une forme brève de garde précopulatoire.

Nos observations suggèrent que les femelles *S. boreas* n'ont en général qu'un seul accouplement par période de réceptivité. La densité de crevettes beaucoup plus faible en nature que dans nos expériences ne ferait probablement que renforcer cette tendance aux accouplements uniques, surtout si les femelles ont effectivement une baisse de réceptivité après un premier accouplement. En effet, si le niveau de réceptivité de la femelle chute rapidement après une première insémination, il se peut que le succès des mâles ne soit que le fruit du hasard. Les explications possibles pour la variation du nombre d'accouplements

par femelle observée dans notre étude sont que : (i) la femelle peut choisir de s'accoupler plus d'une fois avec des mâles différents (polyandrie volontaire) ; (ii) l'habilité mécanique des mâles à accoupler les femelles varie ; (iii) un même mâle peut effectuer des accouplements répétés afin de transférer plus de sperme à la femelle ou de la monopoliser (forme indirecte de garde postcopulatoire, exemple : *S. dorsalis*, Bauer, 1992) ; et (iv) la femelle tend à minimiser les coûts associés au harcèlement par les mâles en acceptant des accouplements supplémentaires (polyandrie de complaisance, exemple : *R. typus*, Thiel et Hinojosa, 2003).

La durée de l'insémination chez *S. boreas* était, dans tous les cas, de l'ordre de quelques secondes contrairement à l'observation préliminaire de deux minutes dans l'étude de Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie (2009). Notre étude a démontré qu'il y avait une certaine variabilité dans la durée des accouplements entre mâles d'une même catégorie de taille et entre catégories de tailles différentes. En général, la quantité de sperme transférée à une femelle est fonction de la durée de l'accouplement (Sainte-Marie *et al.*, 1997 ; Correa et Thiel, 2003), donc la quantité de sperme reçue par les femelles *S. boreas* pourrait être variable selon les circonstances.

Les spermatophores ne semblent pas être déposés par le mâle à l'extérieur de la femelle *S. boreas* ; nous postulons plutôt qu'ils sont dissous avant le transfert et injectés sous forme liquéfiée dans un ou l'autre des oviductes comme chez *C. crangon* (Tiews, 1954 ; Boddeke *et al.*, 1991). En conséquence, il semble hautement improbable que la femelle puisse manipuler les spermatophores tel que rapportée chez d'autres espèces comme la crevette *R. typus* (Correa *et al.*, 2000) ou l'écrevisse *Austropotamobius italicus* (Galeotti *et al.*, 2007) chez qui les spermatophores sont déposés extérieurement. Par contre, étant donné que l'oviducte pourrait servir de réservoir à sperme chez *S. boreas* comme chez *C. crangon* (Boddeke *et al.*, 1991), il est concevable que la femelle puisse expulser le

sperme d'un mâle indésirable par des contractions de son oviducte. La femelle effectuerait ainsi la sélection de son partenaire en rejetant le sperme d'un premier mâle et en permettant à un autre mâle de l'accoupler. Des accouplements multiples ont été observés dans notre étude, mais des analyses génétiques seront nécessaires, au laboratoire et en nature, afin de déterminer si les œufs sont fécondés par un ou plusieurs mâles.

1.5.4 Ponte

Les femelles *S. boreas* semblaient rapidement désintéressées par les mâles et évitaient leur contact après l'accouplement, probablement en préparation à la ponte. En fait, chez les crevettes, l'accouplement stimulerait la ponte (Correa et Thiel, 2003). Dans notre étude, la ponte a eu lieu en général au cours des 48 heures de l'expérience. Le cas où une femelle apparemment bien accouplée n'a pas pondu d'œufs ne peut être expliqué par le temps trop long entre la détection de la mue et l'exposition de la femelle aux mâles, puisque toutes les femelles ont été prises en charge moins de 48 heures après la mue à maturité. Il est possible d'observer chez les animaux qu'il y ait un comportement d'accouplement normal, mais pas de transfert de sperme et donc pas de ponte (Eberhard, 1985). D'autre part, les cinq femelles qui n'ont pas été accouplées n'étaient peut-être pas réceptives ou il y a eu un manque de stimulation de la femelle ou du mâle à l'accouplement.

Notre étude a également démontré qu'il y avait des pertes d'œufs ou présence d'œufs anormaux après la ponte. Cela pourrait indiquer la possibilité d'une limitation du sperme, compte tenu de la possibilité que les femelles reçoivent une quantité variable de sperme (voir plus haut) ou que certains partenaires soient de piètre qualité.

1.6 CONCLUSION

La combinaison des comportements de reproduction observés chez *S. boreas* dans cette étude suggèrent fortement un système d'accouplement de type « quête pure » peu propice à des accouplements multiples et qui rend les femelles vulnérables à la condition reproductrice de leur partenaire « de fortune ». Ces observations et conclusions doivent bien sûr être considérées avec circonspection étant donné l'espace restreint, les densités anormalement élevées, le statut post-mue des femelles et les conditions idéales (pas de prédateurs, nourriture *ad libitum*) de l'expérience. Par contre, nous savons, par d'autres espèces bien étudiées tel le crabe des neiges, que les conclusions des expériences en laboratoire sont souvent tout à fait extrapolables à la nature. Des travaux futurs sur *S. boreas* devraient (i) placer des mâles en présence de femelles prématures, (ii) déterminer la durée de la réceptivité des femelles après leur mue de maturation, (iii) confirmer que la taille n'est pas un facteur de dominance chez les mâles, (iv) confirmer l'insémination et la fécondation internes et (v) confirmer la prépondérance de la paternité unique en nature à l'aide d'analyses génétiques.

CHAPITRE 2.
FORTS EFFETS MATERNELS ET HÉTÉROGÉNÉITÉ EXTRÊME DES
STADES DE DÉVELOPPEMENT DE LA PROGÉNITURE CHEZ LA
CREVETTE CARIDÉE *SCLEROCRANGON BOREAS*

2.1 Résumé

La crevette de roche, *Sclerocrangon boreas*, est caractérisée par une phase larvaire abrégée et non-dispersive. L'étude de femelles sauvages prématures et gravides de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent a permis de démontrer les conséquences de cette stratégie de reproduction sur la fécondité des femelles et la taille et la composition lipidique de leur progéniture. La fécondité est faible, qu'elle soit mesurée en comptant les ovocytes secondaires (< 670 par femelle) ou les œufs dans la portée (< 480 par femelle), en raison de la production de gros œufs (2,2–3,1 mm de diamètre) riches en lipides (57% de la masse sèche, principalement des triacyglycérols) qui éclosent en des rejetons de grande taille (environ 8,0 mm de longueur totale). La fécondité et la taille de la progéniture sont corrélées à la taille de la femelle. Les forts effets maternels de taille sont apparents à chacun des stades de développement de la progéniture. Le changement dans la qualité et la quantité de lipides au cours de l'embryogénèse et de la larvogénèse indique que le développement lécithotrophique se poursuit jusqu'au premier stade juvénile. Une proportion substantielle des femelles sauvages avec des portées récemment pondues avait des œufs dégénérés, possiblement le résultat d'une limitation du sperme. L'étonnante cooccurrence d'un petit nombre d'œufs peu développés parmi plusieurs larves et juvéniles dans d'autres portées soulève la possibilité que les soins maternels chez *S. boreas* incluent l'approvisionnement d'œufs nourriciers ou d'œufs adoptés d'autres femelles afin de nourrir les juvéniles, ce qui serait unique parmi les caridées.

Cet article, intitulé « *Strong maternal effects and extreme heterogeneity of progeny development in the caridean shrimp *Sclerocrangon boreas** », fut co-rédigé par moi-même, Bernard Sainte-Marie et Jean-Claude Brêthes. Il a été soumis, dans une forme abrégée, pour publication en mai 2011 à la revue *Marine Biology*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut la participation à la recherche bibliographique sur les connaissances concernant l'espèce et sa famille, la participation à la récolte des crevettes, l'amélioration des critères de reconnaissance des différents stades de développement embryonnaire et larvaire, la réalisation des analyses au laboratoire, le traitement statistique des données et la rédaction de la première version de l'article suivie de l'amélioration subséquente du manuscrit en collaboration avec mes co-auteurs. Bernard Sainte-Marie, second auteur, a fourni l'idée originale et le support financier pour les projets (assistance technique, équipements à la salle des bassins, budget pour le travail de terrain), aidé à la recherche sur les connaissances concernant l'espèce, la famille et les effets maternels, contribué au développement des méthodes et à la récolte des organismes, conseillé pour les analyses statistiques et effectué la révision du manuscrit. Jean-Claude Brêthes, troisième auteur, a aidé à la formulation des hypothèses de travail, conseillé pour les analyses statistiques et révisé le manuscrit.

2.2 Strong maternal effects and extreme heterogeneity of progeny development in the caridean shrimp *Sclerocrangon boreas*

2.3 Abstract

The sculptured shrimp *Sclerocrangon boreas* is distributed circumpolarly in the northern hemisphere and is uncommon among marine shrimps in having an abbreviated, non-dispersive larval phase. We investigated the implications of this reproductive strategy in terms of maternal fecundity, egg lipid provisioning and progeny size in *S. boreas* from the St. Lawrence Gulf and Estuary. Fecundity is low, whether measured by counting ovarian secondary oocytes (< 670 per female) or clutch eggs (< 480 per female), due to the production of large (2.2–3.1 mm in diameter) and lipid-rich (57% of dry mass, predominantly triacylglycerols) eggs that hatch into very large offspring (about 8.0 mm total length). Fecundity and progeny size are correlated with female size and the strong maternal size effects are apparent at every progeny developmental stage. The changes in quality and quantity of lipids through embryogenesis and larvogenesis indicate that lecithotrophic development continues until the first juvenile stage. A substantial proportion of wild females with early clutches carried some degenerating eggs, possibly due to sperm limitation. The surprising co-occurrence of some early embryological stages among many larvae and juveniles in other clutches raises the possibility that maternal care in *S. boreas* includes, uniquely among carideans, the provisioning of trophic eggs or eggs reclaimed from other females for juvenile feeding.

2.4 Introduction

Knowledge of maternal effects is important for understanding the ecology, biology and aquaculture potential of aquatic species. Maternal effects may take on several forms including: maternal investment which may be influenced by female size, nutritional condition and season; mate choice; adaptive manipulation of offspring sex/phenotype following environmental stimuli; brood care; and selection of sites and times for offspring release (Marshall et al. 2008). Maternal effects are major factors influencing population dynamics and evolutionary trajectories (Marshall and Keough 2008; Marshall et al. 2010).

Maternal investment refers to the amount of energy devoted to gamete production and how this finite energy is partitioned among reproductive events (clutches) and between the number and size of oocytes within individual clutches (Marshall and Uller 2007; Marshall and Keough 2008). Maternal investment patterns at the species level are largely constrained by phylogenetic (including reproductive mode) and habitat constraints, whereas at the individual level they may be modified by local environmental (e.g., temperature) effects on physiological processes (e.g., oögenesis, embryogenesis, maternal growth) and maternal genotype and phenotype (e.g., size, age). This is well illustrated in amphipods and crustacean decapods by superfamily differences in maternal reproductive patterns and within-species latitudinal gradients in female number and annual frequency of reproductive events, per capita fecundity, and egg size and energy content (e.g., Sainte-Marie 1991; Thatje et al. 2004; Figueiredo et al. 2008). For females of these crustaceans, there is a general pattern among and within species of declining reproductive rate with increasing latitude and of increasing fecundity with growing body size. There is also some tendency for larger female crustaceans to produce bigger and presumably better quality (i.e., better performing) offspring, at the cost of reduced fecundity (size-number tradeoff), with the predicted return of greater offspring and maternal fitness (Marshall et al. 2010).

The offspring size-fitness function may be highly context-dependant and so optimal offspring size is a phenotypically plastic trait that may vary spatially, seasonally and with female reproductive history (Marshall and Uller 2007; Marshall et al. 2010).

Eggs are generally bigger in marine species with non-feeding larvae, abbreviated larval development or direct development and extended maternal care (Sargent et al. 1987, Marshall and Keough 2008). The larger egg size reflects larger nutrient reserves which are essential for extended lecithotrophic development and may increase offspring survival (Clarke 1993a; Graeve and Wehrtmann 2003; Thatje et al. 2004). Lipids are the main energetic reserve for offspring of all marine crustaceans, contributing at least 60% of the total energy used by embryos for development, but they also are important for metabolic processes and the formation of cellular membranes (Ouellet et al. 1992; Wehrtmann and Kattner 1998; Figueiredo et al. 2008). The two major lipid components of eggs and larvae are triacylglycerol (TAG), a class of reserve lipids, and phospholipids which are structural lipids (Clarke 1977; Graeve and Wehrtmann 2003). The change in proportions of TAG and phospholipids in successive offspring developmental stages can indicate at which stage offspring shift from lecithotrophy to exogenous feeding (Ouellet et al. 1992; Graeve and Wehrtmann 2003). In direct developers, moreover, the nutritional needs of emerging juveniles may be met temporarily by sibling cannibalism, nurse eggs or partial predation on maternal body parts—which all represent forms of maternal investment (Perry and Roitberg 2006; Marshall and Keough 2008; Marshall et al. 2008). Context-sensitive (adaptive) adjustment of offspring size is more likely to occur in direct than in non-direct developers because mothers have more control over the provisioning of offspring (Marshall and Uller 2007; Marshall and Keough 2008; Marshall et al. 2010).

The sculptured shrimp *Sclerocrangon boreas* (Phipps, 1774) is a circumpolar benthic species of the family Crangonidae. This large marine caridean may be found in coarse

sediments from the intertidal down to 450 m depth in boreal to high-arctic areas (Bukin 1992; Klekowski and Węśławski 1991; Birkely and Gulliksen 2003a). The sculptured shrimp has a patchy distribution and generally occurs at low densities (Bukin 1992; Hanson and Lanteigne 1999; Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie 2009). This species is gonochoric, but females become much larger than males (Birkely and Gulliksen 2003a; Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie 2009). Females reproduce biennially early in their reproductive life and possibly annually when older (Sainte-Marie et al. 2006; Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie 2009). *Sclerocrangon boreas* is a K-strategist (Ingram 1979; Klekowski and Węśławski 1991; Birkely and Gulliksen 2003a) which is an uncommon trait among coastal shrimps. Females spawn a small number (hundreds) of big eggs (1.3–2.8 mm in diameter) that are reportedly incubated for 9 to 12 months beneath the abdomen (Makarov 1968; Ingram 1979; Klekowski and Węśławski 1991; Birkely and Gulliksen 2003a). Spawning and hatching were generally inferred to occur in the spring or summer (*ibid.*) but recent evidence suggests that some females may oviposit as soon as January (see chapter 1). At hatching, the larvae remain beneath the female where they pass through two stages (the second of which is probably a postlarva) before molting to the first juvenile stage (Makarov 1968; Ingram 1979; Haynes 1985). The abbreviated, non-pelagic (non-dispersive) larval phase is thought to last for only 3–5 d (Makarov 1968; Ingram 1979). The most comprehensive study to date on *S. boreas* progeny development—Ingram (1979)—suggested that the offspring separate from their mother before metamorphosis, transforming from larvae into juveniles on the bottom. However, cursory but credible observations indicate that juveniles may be found on females (e.g., Birkely and Gulliksen 2003a) suggesting the possibility that metamorphosis occurs on the female.

There is limited information on fecundity and maternal offspring size effects in *S. boreas* and even less is known of other *Sclerocrangon* species which also have abbreviated larval development (Makarov 1968). Ingram (1979) determined a positive relationship between egg number or diameter and female size in *S. boreas*, but he noted a lack of

obvious differences in larval size between small and large females. Positive associations between egg number or diameter and female size in *S. boreas* were also found by Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie (2009), but data were scarce and correlations not significant. These two studies and Birkely and Gulliksen (2003a) remarked on the frequent co-occurrence of at least two offspring developmental stages in the clutches of *S. boreas*.

This study explores maternal effects in two populations of *S. boreas* in the northern Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. We specifically aimed to test the hypotheses that fecundity is correlated with female size and that maternal offspring size effects are apparent at every stage of progeny development including larvae and juveniles. We also wanted to better characterize heterogeneity of clutch development, by using gross offspring developmental stages and eyespot size as a possibly more refined indicator of development. Finally, we examined lipid composition and how it changes with progeny developmental stage. This information will be essential to understand the ecology, aquaculture potential and evolutionary trajectories of sculptured shrimp.

2.5 Materials and methods

2.5.1 Field Collections and Laboratory Analyses

Sclerocrangon boreas were collected in two localities of the St. Lawrence Gulf and Estuary: Baie Sainte-Marguerite (BSM; ca. 50°06'N, 66°35'W) on 14–19 May 2009, and Bic Island (BIC; ca. 48°24'N, 68°50'W) on 15–16 October 2009 and 6–11 May 2010. A beam trawl with a 3-m-wide horizontal opening and a codend lined with 17 mm netting was used. Shrimp smaller than 17 mm total length may be retained when the netting

becomes clogged. The trawl is fitted with heavy tickler chains to dig into the sediment and dislodge buried animals. Trawl samples were taken during daytime when shrimp are on or in bottom sediments.

Trawling aimed to collect pre-mature and brooding female *S. boreas* of the broadest size range possible for assessing fecundity, progeny size and lipid composition, and, eventually, incidence of multiple paternity. Each trawl set lasted 2 to 5 min at a speed of 1.5 to 2.0 knots at depths between 15 and 35 m. Trawl contents were promptly sorted and brooding females were measured in cephalothorax length (CL, see below) and transferred to individual pots to minimize loss of progeny. At BSM, 109 brooding females were preserved individually in 4% formaldehyde ($n = 62$) or 100% ethanol ($n = 47$). Twenty-five pre-mature and soon-to-molt females, recognizable by green ovaries showing through the cephalothorax exoskeleton, were preserved in 4% formaldehyde. Uncertainty about our ability to distinguish egg developmental stages in ethanol-preserved samples, a required preservation method for genetic paternity analyses, motivated the partitioning of brooding females between formaldehyde and ethanol. However, subsequent examination revealed that we could distinguish egg developmental stages regardless of preservation method. At BIC, 30 brooding females were collected and preserved in 100% ethanol. Additionally, live brooding females from BIC collected in May 2010 were brought to the Maurice Lamontagne Institute and their progeny was processed for lipid analyses within two weeks of capture.

In the laboratory, using a vernier caliper (± 0.01 mm) we again measured shrimp CL from the posterior margin of the eye socket in straight line to the posterior margin of the cephalothorax. Progeny and any other organisms beneath the abdomen of females, including various worms and molluscs which are commonly hosted by female crangonids (Fontaine 1977; Miglavs et al. 1993; Oh and Hartnoll 1999), were removed, identified and

enumerated. The progeny of brooding females was enumerated by developmental stage adapted from the classifications of Makarov (1968) and Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie (2009):

Stage A egg has no eyespot and no visible embryological structure;

Stage B egg has small eyespots and rudimentary embryological structure;

Stage C egg has large eyespots on a well-developed embryo;

Stage 1 larva (hatched) has a rostrum that does not extend over the eyes, a rounded cephalothorax, no bristles on pleopods and pereopods, and a rounded and poorly developed telson;

Stage 2 larva (hatched) has a rostrum that extends over the eyes, an oval cephalothorax, no bristles on pleopods, bristles on pereopods, and a triangular, more developed telson;

Juvenile has an adult-like carapace armature, bristles on pleopods and pereopods, and a well-developed rostrum.

Additionally, we observed females with variable numbers of large white eggs, without eyespots or any other embryological feature, which did not fit in the continuum of egg developmental stages. These white eggs are conceivably degraded eggs that were never fertilized or that died at an early developmental stage. Brooding females often carried progeny in two or more developmental stages.

We measured the diameter of up to 6 eggs of each developmental stage and the total length (TL, from the posterior margin of the eye socket in straight line to the end of the telson) of up to 6 larvae or juveniles on all brooding females. Diameter was determined as

the mean of the short and long axes of individual eggs. We measured the height of both eyespots on stage B and C eggs, and calculated mean eyespot height by egg. All measurements of progeny and eyespots were done under an image capture system comprised of a binocular microscope matched to a computer with Image-Pro Plus 6.1 (Media Cybernetics Inc., Bethesda, MD, USA). For each brooding female we calculated the mean size of progeny by developmental stage, and the overall mean height of eyespots on stage B and C eggs.

The 25 pre-mature females were measured in CL. They were then dissected to extract the ovaries, which were separated into masses of primary and secondary oöcytes. The whole mass of secondary oöcytes and the mass of 3 aliquots of 10 haphazardly-selected secondary oöcytes were determined on a Mettler AE240 electronic balance (± 0.0001 g). For each pre-mature female, the average mass of one secondary oöcyte was determined as the mean mass of the three aliquots divided by 10, and ovarian fecundity was estimated by dividing total secondary oöcyte mass by the average mass of one secondary oöcyte.

We analyzed lipid composition of every progeny stage on 20 females from BIC with 3 replicates by female of up to 5 eggs or up to 3 larvae or juveniles by replicate. The extraction procedure was adapted from protocols of Bligh and Dyer (1959). Samples were stored at -80°C until they were used and all manipulations were done on ice. Each progeny replicate was homogenized in 1.5 mL of 0.9% NaOH solution. In a clean tube, 0.75 mL of methanol : chloroform solution (2v : 1v) was added to 0.03 mL of Nonadecane, 0.2 mL of homogenate, 0.5 mL of chloroform and 0.25 mL of Millipore water, and the mix was centrifuged at 4°C , 1500 G for 10 min. Nonadecane is used as an internal standard. In a clean tube, we placed 0.03 mL of replicate supernatant and evaporated the solvent under a nitrogen stream, and then resuspended the residue by adding 0.01 mL of

chloroform: methanol solution (2v : 1v). The resulting sample was transferred to a SIII-Chromarod for lipid quantification using flame ionization detection with a model MK-III IATROSCAN (Iatron Inc., Japan). One sample of each replicate was processed on a set of rods developing triacylglycerol (TAG), diacylglycerol (DAG), free fatty acids (FFA) and sterol, and another sample was processed on rods developing phosphatidylcholine (PC) and phosphatidylethanolamine (PE). Both sets of rods were developed after a 30-min bath of hexane: diethyl ether: formic acid (82v : 2.5v : 0.045v) allowing separation of Nonadecane. Then, the first set of rods was placed in hexane : diethyl ether : formic acid (55v : 30v : 0.075v) for 27 min to separate TAG, DAG, FFA and sterol, whereas the second set of rods was placed in acetone (85v) for 5 min and finally in methanol : chloroform : water (25v : 55v : 3v) for 45 min. The quantification in μg of each constituent was based on calibration curves constructed from solutions of standard neutral lipids (Ouellet et al. 1992). The dry mass of 5 individuals of each progeny stage from each female was obtained by oven-drying at 60°C for 24 h and weighing on a micro-balance (± 0.0001 mg). The mean quantity (μg) of TAG, DAG, FFA, sterol, PC and PE was expressed as a percentage of total quantity of measured lipids per egg, larva or juvenile for each progeny stage from each female.

2.5.2 Data Analysis

Normality of distribution and homogeneity of variance were verified and data were transformed if necessary. Mean values in text are reported with their standard error (SE). Chi-square tests were performed to compare relative frequencies in the occurrence of certain reproductive features between groups of females and t-tests were used to test for significant differences between mean values for two samples.

Least squares regression was used to describe and test for significant relationships between a dependent and an independent variable: fecundity, progeny size, mass or percentage of lipids against female CL, and eyespot height against female CL or egg diameter. For relationships between progeny size and female CL, model fits were better with reciprocal transformation of the independent variable (i.e., $1/CL$) as assessed by coefficient of determination and distribution of residuals. Analysis of covariance (ANCOVA) was used to compare relationships of progeny size against $1/CL$, and dry mass or fecundity against female CL across the various progeny developmental stages within sites, as well as to compare relationships of fecundity or progeny size against CL between sites. We tested first for differences in slope by checking for a significant interaction between the covariate (CL or $1/CL$) and the factor (developmental stage or site) and when there was none, we tested for differences in y-intercept.

Analyses of fecundity were performed only on females with progeny in the earliest developmental stages (A or B) and white eggs. Females with stage C eggs were too few to be included in these analyses (see below). We used the numerically dominant egg stage on each female to characterize her brood, but all egg stages contributed to the fecundity count. Based on visual examination of scatterplots of fecundity against CL, we excluded females with < 100 eggs because they clearly had lost many eggs during sampling or sorting. We did not consider fecundity relationships for larvae- or juvenile-dominated clutches because these progeny stages are unattached and easily lost from the female abdomen during trawling and onboard sorting.

Analysis of the relationship between progeny size and maternal CL was carried out only for progeny developmental stages represented by 2–6 measurements by female. For the BSM sample, we preserved females and their brood in ethanol or formaldehyde. We used ANCOVA to measure the effect of the preservation agent on diameter of the various

egg stages, on eyespot height for egg stages B and C, and on TL of larvae and juveniles, with preservation agent and developmental stage as fixed factors and CL or 1/CL as the covariate. Appendix A presents the results of these ANCOVA: conversion factors were used for diameters of stage B and C eggs which are reported as ethanol-equivalent values.

2.6 Results

2.6.1 Female size

Brooding females in 2009 samples ranged in size from 21.0 to 31.5 mm CL at BSM and from 20.5 to 25.3 mm CL at BIC. No larger brooding females were found at BIC in 2009 despite intensive sampling. Pre-mature females for determination of ovarian fecundity collected at BSM in 2009 and live females for progeny lipid analyses collected at BIC in 2010 ranged in CL from 21.8–30.6 mm and 20.1–29.4 mm, respectively.

2.6.2 Clutch composition

All progeny developmental stages were found on females from BSM (Table 1). Notably, juveniles occurred on 37.6% of brooding females and on all but one brooding female with larvae (Table 1). The number of juveniles on individual females ranged from 4 to 87 (mean = 34.4). Larvae observed on females belonged to stage 2, except for one stage 1 larva that was found among two stage 2 larvae and many juveniles. The proportion of brooding females with late progeny developmental stages (i.e., larvae or juveniles) as opposed to early progeny stages (i.e., eggs) was 32.9% among females of 20–26 mm CL

($n = 24$ out of 73 females) compared to 50.0% among females of 26–32 mm CL ($n = 18$ out of 36 females), a marginally not significant difference ($\chi^2_1 = 2.98$, $P = 0.084$).

Brooding females at BSM carried one of two types of clutches (Table 1). Homogeneous clutches occurred on 70.6% of brooding females and consisted of only one or two consecutive progeny developmental stages; heterogeneous clutches occurred on 29.4% of brooding females and consisted of a mix of one or more early and one or more late, non-consecutive, progeny developmental stages. The various combinations of progeny developmental stages for each clutch type at BSM are shown in Table 1. Homogeneous clutches were comprised of stage A, stage B or a mix of stage A and B eggs in 81.8% of cases, of a mix of stage B and C eggs or only C eggs in 5.2% of cases, or of larvae and juveniles in the remaining 13.0% of cases. Heterogeneous clutches were predominated by combinations of stage B eggs, larvae and juveniles (46.9% of cases) or of stage A and B eggs mixed with larvae and juveniles (28.1% of cases). Only one heterogeneous clutch contained stage C eggs. Excluding this last clutch, the overall mean contribution of progeny developmental stages to heterogeneous clutches was $1.5 \pm 0.5\%$ for stage A eggs, $6.0 \pm 1.0\%$ for stage B eggs, $32.2 \pm 4.2\%$ for larvae, and $60.3 \pm 3.8\%$ for juveniles. In no case did stage A, B or C eggs alone or altogether numerically dominate the progeny in heterogeneous clutches. Among BSM brooding females carrying late progeny developmental stages, the proportions with heterogeneous and homogeneous clutches were marginally not different ($\chi^2_1 = 2.80$, $P = 0.094$) between females of 20–26 mm CL (respectively 66.7% and 33.3%, $n = 24$ females) and those of 26–32 mm CL (respectively 88.9% and 11.1%, $n = 20$ females).

Brooding females at BIC sampled in 2009 carried only homogeneous clutches with early progeny developmental stages (Table 2). Clutches with only stage A eggs or with a mix of stage A and B eggs represented 80.0% of cases. Only one female held stage C eggs. However, brooding females sampled at BIC in May 2010 and used for lipid analyses carried homogeneous (73.3%) or heterogeneous (26.7%) clutches of similar characteristics to those observed at BSM in May 2009.

Table 2. Combinations of progeny developmental stages in clutches carried by *Sclerocrangon boreas* females at Bic Island during October 2009. Number (*n*) of females and percentage occurrence (%) of progeny combinations calculated relative to total number of females (30) are shown. Numbers in parentheses represent the number of females with white eggs within a given combination.

Developmental stages				
A	B	C	%	<i>n</i> of females
X			50.0	15 (3)
X	X		30.0	9 (1)
	X		16.7	5 (0)
		X	3.3	1 (0)

White eggs were found only in homogeneous clutches with stage A, B or C eggs, or mixes thereof. Among females with such clutches, 19.4% at BSM and 13.3% at BIC carried white eggs (Tables 1 and 2). The proportion of white eggs usually did not exceed 7.0% of all eggs on a female, but on two BSM females that proportion reached 78.4% and 85.1% (overall average $1.7 \pm 0.8\%$ at BIC and $14.3 \pm 8.3\%$ at BSM). The presence of white eggs was apparently not related to the occurrence of alien species beneath the females; many females that hosted other species did not carry white eggs. Alien hosts were

found on 42.7% of all brooding females and included hirudineans (4.0%) or their eggs attached to the female's pleopods (36.0%), gastropod egg capsules (2.7%) and the gastropod *Tectura testudinalis* (1.3%).

2.6.3 Fecundity

At both sites, fecundity was as high and as variable whether measured on female *S. boreas* with clutches predominated by stage A or stage B eggs (Fig. 6). The two BSM females with a predominance of white eggs were also relatively fecund (Fig. 6). Regression analysis by site, for all females regardless of the predominant egg stage, indicated that the total number of eggs increased significantly with female CL (Fig. 6). ANCOVA revealed no difference in slope of the fecundity-CL relationship between BSM and BIC (site \times CL: $F_{(1,83)} = 0.07$, $P = 0.797$), but the y-intercepts were highly different ($F_{(1,84)} = 34.28$, $P < 0.001$). Adjusted mean fecundity was 280.4 ± 7.3 eggs at BSM and 190.5 ± 12.7 eggs at BIC. Thus, BSM females were 47.2% more fecund at size than BIC females.

Ovarian fecundity estimated from the total number of secondary oöcytes also increased significantly with pre-mature female CL at BSM (Fig. 6). ANCOVA revealed no difference in slope between the regression of ovarian fecundity and clutch fecundity (measured on females with clutches predominated by stage A, stage B or white eggs) on CL (fecundity type \times CL: $F_{1,85} = 0.13$, $P = 0.719$), but the y-intercepts were highly different ($F_{1,86} = 71.50$, $P < 0.001$). Adjusted mean fecundity was 429.5 ± 13.7 secondary oöcytes and 292.6 ± 8.6 clutch eggs. Thus, at BSM clutch fecundity was 46.8% less at female size than ovarian fecundity. This perceived difference in relative fecundity between pre-mature and mature females would be slightly increased by the intervening maturity

molt, because of significant negative growth (mean percent change in CL at the maturity molt: $-2.6 \pm 0.6\%$, see chapter 1).

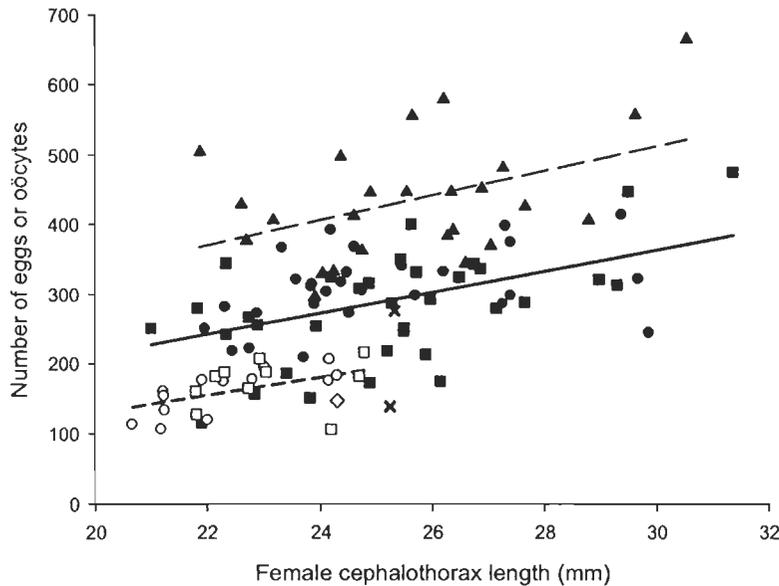


Figure 6. *Sclerocrangon boreas*. Scatterplots of clutch fecundity (E, number of eggs) on female cephalothorax length (CL, mm) at Baie Sainte-Marguerite (BSM) in May 2009 (full line) and Bic Island (BIC) in October 2009 (short-dash line), and of ovarian fecundity (O, number of secondary oocytes) on pre-mature (CL) at BSM in May 2009 (\blacktriangle , long-dash line). Designation of females as carrying stage A (\bullet , BSM; \circ , BIC), stage B (\blacksquare , BSM; \square , BIC) or white eggs (\times , BSM) is based on developmental stage that predominated in clutch. Regression equations are $E = -90.362 + 15.135 \times CL$, $r^2 = 0.226$, $F_{1,62} = 18.113$, $P < 0.001$ for BSM; $E = -121.207 + 12.564 \times CL$, $r^2 = 0.239$, $F_{1,24} = 6.916$, $P = 0.015$ for BIC; and $O = -22.708 + 17.848 \times CL$, $r^2 = 0.195$, $F_{1,23} = 5.555$, $P = 0.027$.

2.6.4 Progeny and eyespot size

The scatterplots of diameters of stage A, B and C eggs on female CL overlapped almost completely, but white eggs stood out as being of a much greater size than any other egg stage (Fig. 7a). The scatterplots of stage 2 larva and juvenile TL on female CL had very

little overlap (Fig. 7b). A positive relationship between progeny size and female CL was visually apparent in Fig. 2 for every stage except white eggs. Regression analysis confirmed a significant relationship between progeny size and the reciprocal of female CL (1/CL) for the stage A egg ($r^2 = 0.18$, $F_{1,35} = 7.83$, $P = 0.008$), stage B egg ($r^2 = 0.37$, $F_{1,54} = 31.06$, $P < 0.001$), stage 2 larva ($r^2 = 0.13$, $F_{1,37} = 5.59$, $P = 0.023$) and juvenile ($r^2 = 0.37$, $F_{1,38} = 22.08$, $P < 0.001$). The mean wet mass of the secondary oöcyte was also positively correlated with female CL ($n = 14$, $r = 0.58$, $P = 0.028$). However, the relationship between progeny size and female 1/CL was not significant for the few stage C ($r^2 = 0.57$, $F_{1,2} = 2.63$, $P = 0.247$) and white ($r^2 = 0.28$, $F_{1,7} = 2.75$, $P = 0.141$) eggs. In the case of the stage 2 larva, there were two conspicuous outliers (Studentized residual > 3 , Fig. 2B) that were confirmed to be real by re-measuring larvae and females. Excluding these two outliers considerably improved the TL-1/CL relationship ($r^2 = 0.34$, $F_{1,35} = 17.62$, $P < 0.001$).

ANCOVA on egg diameter with female 1/CL as the covariate revealed no significant difference in slope (stage \times 1/CL: $F_{1,89} = 1.24$, $P = 0.269$) and in y-intercept ($F_{1,90} = 0.045$, $P = 0.833$) between stage A and B eggs. The common regression for stage A and B eggs is plotted in Fig. 2a. The adjusted mean diameter was 2.63 ± 0.02 mm for stage A eggs and 2.62 ± 0.02 mm for stage B eggs; the arithmetic mean diameter was 2.62 ± 0.07 mm for stage C eggs and 3.23 ± 0.06 mm for white eggs. ANCOVA revealed no difference in the slope of the TL-1/CL relationship between the stage 2 larva (outliers excluded) and the juvenile (progeny stage \times 1/CL: $F_{1,73} = 0.78$, $P = 0.379$), but the y-intercepts were very different ($F_{1,74} = 156.18$, $P < 0.001$). The adjusted mean TL was 8.78 ± 0.07 mm for the stage 2 larva and 9.93 ± 0.06 mm for the juvenile. Thus, the molt increment from the stage 2 larva to the juvenile is on average 13.1% of initial TL. The only stage 1 larva found in samples was 8.11 mm TL.

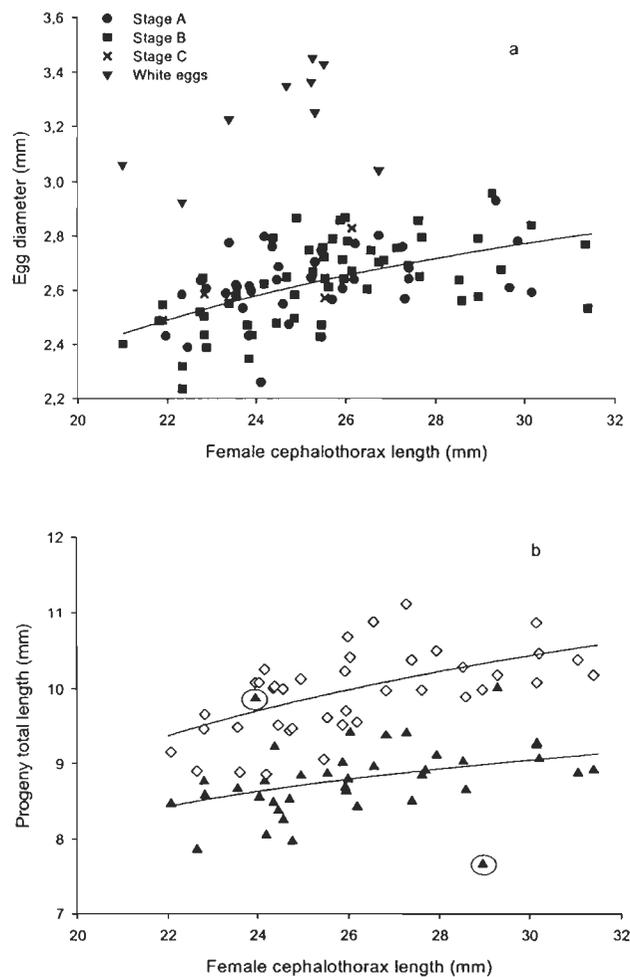


Figure 7. *Sclerocrangon boreas*. Mean diameter (D, mm) of (a) stage A, B, C and white eggs, and (b) total length (TL, mm) of stage 2 larvae (\blacktriangle) and juveniles (\diamond) on female cephalothorax length at Baie Sainte-Marguerite (BSM) in May 2009. Regression equations are $D = 3.5417 - 23.133/CL$, $r^2 = 0.297$, $F_{1,93} = 38.48$, $P < 0.001$ for stage A and B eggs together, $TL = 11.512 - 70.913/CL$, $r^2 = 0.335$, $F_{1,35} = 17.62$, $P < 0.001$ for stage 2 larvae and $TL = 13.567 - 94.320/CL$, $r^2 = 0.367$, $F_{1,38} = 22.08$, $P < 0.001$ for juveniles. Two outliers (circled) in the scatterplots of larvae TL were excluded from regression analysis.

Coefficients of progeny size variation (CV) within clutches of individual females with 6 measurements by stage ranged 1.2–6.3% for stage A egg diameter (mean = 3.6%, $n = 31$ females), 1.4–6.5% for stage B egg diameter (3.8%, $n = 44$), 2.4–5.6% for stage C

egg diameter (3.7%, $n = 4$), 2.1–6.3% for stage 2 larva TL (4.3%, $n = 31$), and 2.0–7.5% for juvenile TL (4.6%, $n = 40$). For all progeny stages, CV was independent of female CL ($P > 0.092$ in all cases). Coefficients of progeny mean size variation among these same females were 6.2% for the stage A egg, 7.3% for the stage B egg, 6.0% for the stage C egg, 6.6% for the stage 2 larva, and 6.9% for the juvenile.

At BIC, the size of eggs and their relationships to female CL (Fig. 8) were similar to those observed at BSM. Scatterplots of egg diameter on female CL overlapped for stage A and B eggs, and white eggs were conspicuously larger than other egg stages. The relationship between mean diameter of combined stage A and B eggs and the reciprocal of female CL was marginally not significant ($r^2 = 0.08$, $F_{1,36} = 3.13$, $P = 0.086$); this may be explained by the limited range of female sizes. Mean egg diameters were 2.56 ± 0.03 mm for stage A, 2.68 ± 0.03 mm for stage B and 3.72 ± 0.25 mm for white eggs. Only one female carried stage C eggs and their diameter averaged 2.97 mm.

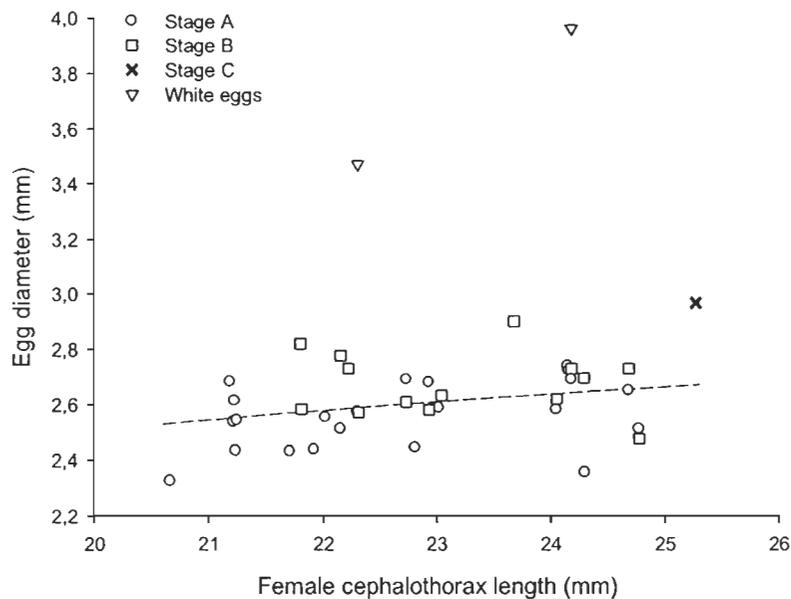


Figure 8. *Sclerocrangon boreas*. Scatterplots of mean diameter (D, mm) of stage A, B, C and white eggs against female cephalothorax length at Bic Island in October 2009.

The diameters of combined stage A and B eggs were compared between BSM and BIC by ANCOVA: there was no significant difference in the slope of the diameter-1/CL relationship between the two sites (site \times 1/CL: $F_{(1,124)} = 0.58$, $P = 0.446$), but the y -intercepts were significantly different ($F_{(1,125)} = 6.26$, $P = 0.014$). Adjusted mean diameter was 2.60 ± 0.01 mm at BSM and 2.67 ± 0.02 mm at BIC. Thus, mean diameter of stage A and B eggs at female size was 2.7% greater at BIC than at BSM. At BIC, within-female variability in progeny size (same conditions as for BSM) ranged 1.5–7.4% (mean = 3.8%, $n = 17$) for stage A egg diameter and 0.8–4.4% for the stage B egg (2.7%, $n = 14$); in both cases the CV was independent of female CL ($P > 0.245$). Coefficients of progeny mean size variation among these same females were 6.1% for the stage A egg and 4.9% for the stage B egg.

There was considerable variability in the size of eyespots which ranged in mean height from 0.20 to 0.65 mm in the stage B egg and from 0.50 to 0.77 mm in the stage C egg (Fig. 9). At BSM, eyespots on stage B and C eggs tended to be larger in homogeneous clutches than in heterogeneous clutches (Fig. 9). However, for the well sampled stage B egg, the difference in overall mean eyespot height between the two clutch types was not significant ($t_{54} = 0.72$, $P = 0.477$). At both sites, eyespot height tended to be greater in stage C than in stage B eggs (Fig. 9). A two-sample t -test indicated a highly significant difference in mean eyespot height between stage B and stage C eggs at BSM (0.46 ± 0.01 mm and 0.70 ± 0.06 mm, respectively; $t_{58} = -4.43$, $P < 0.001$); no comparison could be made at BIC due to only one observation for stage C eggs. Finally, the mean eyespot height of stage B eggs differed significantly between BSM and BIC (0.46 ± 0.01 mm and 0.38 ± 0.02 mm, respectively; $t_{68} = 2.86$, $P = 0.006$).

The foregoing analyses of eyespot height are robust to variability in egg or female size. For the well sampled stage B egg, regression analysis revealed that eyespot height

was unrelated to egg diameter at BSM and BIC ($r^2 = 0.01$, $F_{1,56} = 0.67$, $P = 0.416$; $r^2 = 0.01$, $F_{1,14} = 0.07$, $P = 0.797$, respectively; data illustrated in Fig. 9). Similarly, eyespot height of the stage B egg was independent of female CL (data not shown, $P > 0.378$ at both sites). The conclusion was the same if regression analysis was conducted on stage B eggs by clutch type (i.e., homogeneous and heterogeneous clutches separately). There were too few stage C eggs to explore relationships of eyespot height to egg diameter or female CL, but no trend was visually apparent in Fig. 9.

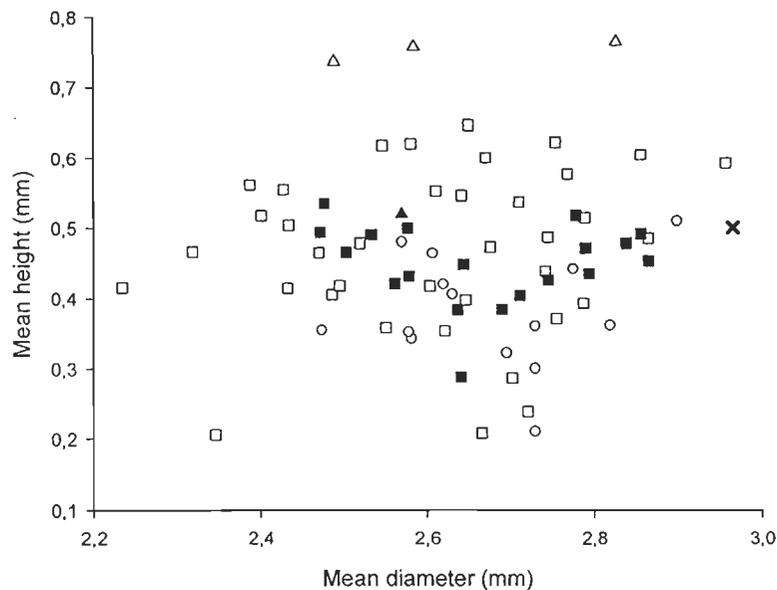


Figure 9. *Sclerocrangon boreas*. Scatterplots of mean eyespot height on mean egg diameter in homogeneous clutches (stage B egg: \circ , BIC; \square , BSM; stage C egg: \times , BIC; Δ , BSM) or heterogeneous clutches (stage B egg: \blacksquare , BSM; stage C egg: \blacktriangle , BSM) clutches at Baie Sainte-Marguerite (BSM) in May 2009 and at Bic Island (BIC) in October 2009. Designation of clutches as homogeneous or heterogeneous is based on presence of single or consecutive progeny developmental stages or of a mix of non-consecutive progeny developmental stages, respectively.

2.6.5 Lipid composition

The cephalothorax length of *S. boreas* mothers sampled at BIC in October 2009 and May 2010 and the wet and dry masses of their progeny are shown in Table 3. From the stage A egg to the juvenile, progeny wet mass almost tripled whereas progeny dry mass declined by about 25%. However, there was clearly no significant difference in wet mass between the stage A eggs and stage B eggs given the very similar mean values (Table 3). The mean percent water content of progeny, calculated from data in Table 3, increased continuously from $45.0 \pm 0.8\%$ for the stage A egg, $49.6 \pm 1.7\%$ for the stage B egg, $60.0 \pm 1.4\%$ for the stage C egg, and $82.3 \pm 1.4\%$ for hatched progeny (stage 1 and 2 larvae and juvenile). White eggs were conspicuously different from any of stage A to C eggs in having a much larger wet mass and much smaller dry mass, yielding a high water content of 84.0%.

The total lipid content of progeny declined with embryogenesis and larvogenesis and it was about 70% less in the juvenile than in the stage A egg (Table 3). Total lipids represented 56.8% of the dry mass of stage A eggs. The percent contribution of the various lipid classes to progeny total lipid content changed through development as shown in Fig. 10. TAG represented 70% of all measured lipids in stage A eggs. From the stage A egg to the stage 1 larva, the proportion of TAG and sterol increased while the proportion of PC declined and that of PE remained approximately constant. From the stage 1 larva to the juvenile, the proportion of TAG decreased sharply while that of PE and PC increased (the changes were especially apparent in the juvenile) and the proportion of sterol increased from stage 1 to stage 2 larvae but remained approximately constant in the juvenile. White eggs were uniquely different from stage A, B and C eggs, larvae and juveniles in containing DAG and FFA, which together accounted for about 43% of all measured lipids, and no detectable amounts of PE or PC (Table 3, Fig. 10).

Table 3. *Sclerocrangon boreas*. Maternal cephalothorax length (CL, mm) and progeny individual wet mass (mg), dry mass (mg) and lipid content (mg) by lipid class or overall (total lipid content) at Bic Island in October 2009 and May 2010. Mean values with their standard error (SE) are shown when multiple mothers (broods) were sampled (number of mothers, *n*, in parentheses). Progeny stages include white eggs (We), A eggs (Ae), B eggs (Be), C eggs (Ce), first larval stage (L1), second larval stage (L2) and juveniles (Juv). The lipid classes are triacylglycerol (TAG), sterol, phosphatidylethanolamine (PE), phosphatidylcholine (PC), diacylglycerol (DAG) and free fatty acids (FFA).

Progeny stage (<i>n</i>)	Maternal CL (mm)	Progeny wet mass (mg ind ⁻¹)	Progeny dry mass (mg ind ⁻¹)	Progeny lipid content (mg lipid per individual)						Total lipid content
				TAG	Sterol	PE	PC	DAG	FFA	
We (1)	23.22	14.960	2.390	0.491	0.070	0.000 ¹	0.000 ¹	0.124	0.307	0.993
Ae (3)	21.38 ± 0.93	8.943 ± 1.328	4.913 ± 0.711	1.955 ± 0.250	0.063 ± 0.005	0.038 ± 0.001	0.735 ± 0.047	0.000 ¹	0.000 ¹	2.791 ± 0.301
Be (8)	23.59 ± 0.36	8.851 ± 0.414	4.509 ± 0.183	1.956 ± 0.123	0.067 ± 0.003	0.040 ± 0.005	0.663 ± 0.087	0.000 ¹	0.000 ¹	2.725 ± 0.211
Ce (6)	22.93 ± 0.46	10.573 ± 0.631	4.207 ± 0.206	1.353 ± 0.094	0.062 ± 0.006	0.034 ± 0.005	0.378 ± 0.028	0.000 ¹	0.000 ¹	1.827 ± 0.111
L1 (1)	23.56	12.432	2.794	1.392	0.070	0.018	0.273	0.000 ¹	0.000 ¹	1.651
L2 (4)	24.80 ± 1.61	21.660 ± 2.294	3.828 ± 0.415	0.981 ± 0.216	0.179 ± 0.039	0.183 ± 0.106	0.273 ± 0.050	0.000 ¹	0.000 ¹	1.616 ± 0.099
Juv (1)	21.85	26.980	3.696	0.128	0.115	0.175	0.429	0.000 ¹	0.000 ¹	0.847

¹ Not detected

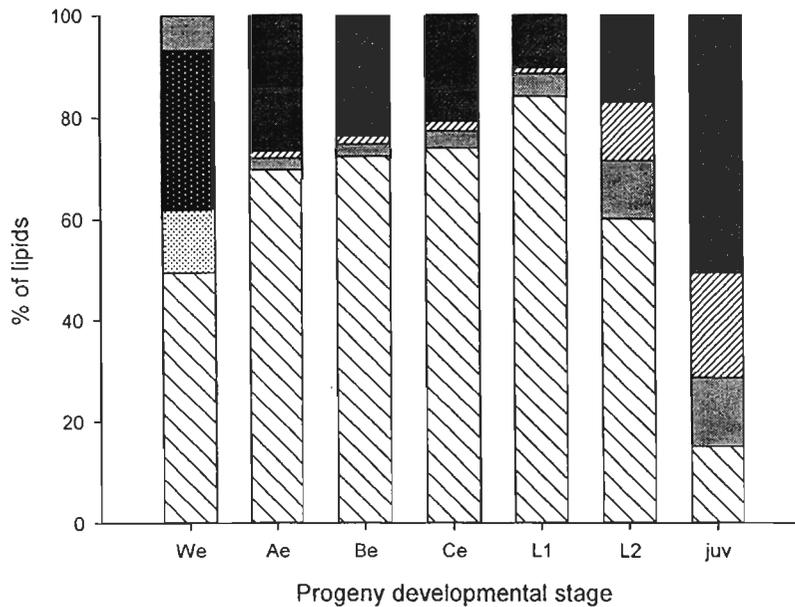


Figure 10. *Sclerocrangon boreas*. Mean percent contribution of lipid classes to total lipids for each progeny developmental stage (We = white eggs, number of females $n = 1$; Ae = stage A eggs, $n = 3$; Be = stage B eggs, $n = 8$; Ce = stage C eggs, $n = 6$; L1 = stage 1 larva, $n = 1$; L2 = stage 2 larva, $n = 4$; juv = juvenile, $n = 1$) measured on females from Bic Island collected in May 2010. The lipid classes are triacylglycerol (TAG, coarse hatching), diacylglycerol (DAG, black dotted fill), free fatty acids (FFA, white dotted fill), sterol (light gray), phosphatidylcholine (PC, dark gray) and phosphatidylethanolamine (PE, fine hatching).

2.7 Discussion

2.7.1 Maternal effects seen in progeny development and lipid composition

Differences in the degree of *S. boreas* progeny development between our two study sites are due to sampling time. BSM was sampled in mid-May and clutches were

dominated by early or late progeny stages, consistent with the fact that spawning and hatching begin in spring (Ingram 1979; Klekowski and Węślawski 1991) or sooner (Birkely and Gulliksen 2003a; see chapter 1). BIC was sampled in mid-October after the hatching season and clutches contained only early progeny stages. Every progeny developmental stage was observed on *S. boreas* from BSM; however, the stage C egg was uncommon probably because it develops mostly over winter (Ingram 1979) and the stage 1 larva was rare because it is an ephemeral stage of shorter duration than the stage 2 larva (Makarov 1968; Ingram 1979). At BSM, we almost always observed juveniles in association with stage 2 larvae and the numbers of juveniles were sufficiently high to warrant the proposition that metamorphosis from larva to juvenile occurs on the female, not on the bottom as suggested by Ingram (1979), and that the association with the mother continues for some time after the juvenile molt. *Sclerocrangon* is the first-ever marine genus of caridean shrimp reported to have parental care extended to the juvenile phase, the only other caridean genus with this feature being the freshwater *Dugastella* (Cuesta et al. 2006; Huguet et al. 2011).

Progeny linear or volumetric size and wet mass generally increased with developmental stage in *S. boreas*. There was no difference in diameter (or wet mass) between stage A and B eggs within sites, as previously noted by Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie (2009). The poorly-sampled stage C egg tended to be larger in diameter and had a greater wet mass than stage A and B eggs, but the difference in terms of diameter was not as marked as reported before (Ingram 1979; Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie 2009) probably because of differences in clutch development. It is in the post-hatch developmental stages that the increase in *S. boreas* progeny length and wet mass was the most striking.

The increase in linear or volumetric dimensions during embryogenesis and larval development can be attributed mostly to water uptake (Clarke 1993a; Wehrtmann and Kattner 1998; Figueiredo et al. 2008), as clearly demonstrated in our study where water content increased from 45% in the stage A egg to 82% in hatched progeny. For comparison, the water content of recently extruded (stage A) eggs of *S. boreas* is notably less than that of the boreal pandalid shrimp *Pandalus borealis* (58–61%, Brillon et al. 2005), the temperate crangonid shrimp *Crangon crangon* (68%, Pandian 1967) and nephropid lobster *Homarus americanus* (56%, Pandian 1970), and 3 polar carideans (67–72%) including the crangonid *Notocrangon antarcticus* (67%, Graeve and Wehrtmann 2003). However, the water content of recently hatched progeny does not differ markedly among *S. boreas* (82%), *P. borealis* (82–83%, Brillon et al. 2005), *C. crangon* (87%, Pandian 1967) and *H. americanus* (87%, Pandian 1970). Progeny development in *S. boreas* was accompanied by decreasing progeny dry mass due to lipids being metabolized and converted to embryonic and larval tissues, as in other caridean species (Sibert et al. 2004).

Abbreviated, lecithotrophic larval development and extended maternal care in *S. boreas* are associated with exceptionally big eggs and lipid reserves. The recently extruded (stage A) egg of *S. boreas* is among the largest reported to date for marine carideans (Zarenkov 1965, cited by Makarov 1968, described eggs of subequal or larger size in 3 other *Sclerocrangon* species, but the egg developmental stage was not specified). Not only are the *S. boreas* stage A eggs very big, but the relative contribution of total lipids to their dry mass (57%) exceeds by a factor of at least 2–3 times those documented in a suite of tropical to polar marine carideans with planktotrophic larval stages, including *N. antarcticus* and *P. borealis* (reviewed in Graeve and Wehrtmann 2003). Further, TAG (i.e., lipid reserves) represented a higher share (70%) of total lipids in recently extruded (stage A) eggs of *S. boreas* compared to eggs of unspecified developmental stage of *N. antarcticus* (42%, Graeve and Wehrtmann 2003), *P. borealis* (39–41%, Brillon et al. 2005) and other marine carideans (e.g., Graeve and Wehrtmann 2003). Thus, *S. boreas* seems to

fit at the extreme end of a caridean species continuum displaying a positive relationship between egg size and quantity of stored nutrients (Clarke 1993a; Hancock 1998; Wehrtmann and Kattner 1998) and may represent a summum in terms of maternal energy investment per offspring among the marine Caridea. However, the percentage of TAG in *S. boreas* stage 1 larva (84%) is comparable to that measured in other decapod crustaceans with larval lecithotrophic development, for instance the two anomuran crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulose* (75%, Kattner et al. 2003).

Two lines of evidence indicate that lecithotrophic development of *S. boreas* progeny continues until the first juvenile stage. First, Makarov (1968) considered that neither larval stage of *S. boreas* has the characteristic features of free-swimming crangonid larvae (notably well formed pleopods and uropods), that both larval stages have pereopods modified to facilitate clinging to the mother, and that the inflated carapace of stage 1 and to a lesser extent of stage 2 larvae contains reserve nutritional substances for completion of larval development. Second, in our study the ratio of TAG to phospholipids (= PC+PE) declined from the stage 1 larva to the juvenile, probably because TAG are used for larval development (Anger 2001). The TAG-phospholipid ratio of 60% : 29% in the *S. boreas* stage 2 larva was high compared to the ratio in developing embryos of many other carideans and only in the *S. boreas* juvenile did the ratio reach a level (15% : 71%) comparable to that found in recently hatched larvae of caridean species with a dispersive, planktotrophic larval phase (e.g., 3–5% : 80% in *P. borealis*, Ouellet et al. 1995). The sharp decline of TAG was accompanied by an increase of sterol and phospholipids during the two *S. boreas* larval stages, as typically seen during embryogenesis in other carideans and snow crab *Chionoecetes opilio*, which reflects development of membranes and cuticle (Ouellet et al. 1992; Wehrtmann and Graeve 1998; Morais et al. 2002; Reppond et al. 2008). Thus, occasional reports of *S. boreas* larvae in the plankton (e.g., Makarov 1968; Squires 1990) are likely to represent individuals that were dislodged from beneath their mother's abdomen and carried away by currents.

White eggs occurred in clutches at both study sites and in two cases represented the majority of eggs on a female. The lack of embryological structures and the high percentages of FFA and DAG, which are byproducts of lipid degradation (Ouellet et al. 1992; Brillon et al. 2005), indicate that white eggs are deteriorated. These eggs were bigger and contained less total lipids but more water than stage A and B eggs. The presence of white eggs seems unrelated to that of alien hosts, including some possible parasites/predators (see King 1980). We hypothesize that white eggs are unfertilized ova or aborted early embryos because they occurred only in homogeneous clutches that contained stage A and/or B eggs. This hypothesis is consistent with laboratory observations of failed inseminations (see chapter 1) and the implication is that mating is not failsafe—sperm limitation can occur—and/or that genetic incompatibility exists between some mates.

2.7.2 Maternal effects seen in clutch composition

This study revealed the occurrence in some *S. boreas* clutches of widely disparate progeny developmental stages, a seemingly rare feature reported to our knowledge only once before among the decapod crustaceans (Torati and Mantelatto 2008). It is not uncommon to find some developmental heterogeneity within clutches of decapod crustaceans, due for example to differential oxygen provisioning (Fernández et al. 2003). However, the co-occurrence in some *S. boreas* clutches of stage A or B eggs (the latter stage certainly fertilized) with larvae or juveniles, which are separated by several months of developmental time (Ingram 1979), requires other explanations. Such a pattern could hypothetically arise from (H1) oviposition of new eggs prior to release of the previous clutch, (H2) fostering of progeny reclaimed from another female, or (H3) excessively asynchronous progeny development.

The first possibility (H1) that oviposition occurs prior to complete release of the previous clutch has been demonstrated in the hermit crab *Loxopagurus loxochelis*, where heterogeneous clutches were numerically dominated by recently extruded eggs (Torati and Mantelatto 2008). This possibility does not suit *S. boreas* because heterogeneous clutches were always numerically dominated by larvae or juveniles (this study) and most females spawn only every other year (Sainte-Marie et al. 2006; Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie 2009). The second possibility (H2) of fostering progeny dropped from another female was demonstrated in the gammaridean amphipod *Apherusa jurinei* (Patterson et al. 2008). In this case, the female sometimes ate the reclaimed early-stage eggs or introduced them into her incubating chamber (marsupium) where they could be consumed by her hatched progeny, thus serving as a food complement (Patterson et al. 2008). While this possibility cannot immediately be excluded for *S. boreas*, under normal circumstances the shrimp's eggs may be less likely to be dropped than those of amphipods because they are attached to the pleopods by funiculi. Furthermore, this hypothesis seems unlikely given the low densities of brooding females in nature. This leaves (H3) excessively asynchronous progeny development as the most likely explanation for heterogeneous clutches in *S. boreas*, a possibility that is reinforced by the tendency for stage B and C eggs to have smaller eyespots (i.e., presumably reflecting slower development—see Perkins 1972) in heterogeneous than in homogeneous clutches. Early-stage eggs in heterogeneous clutches could represent trophic (nurse) eggs that are fertilized but programmed to develop slowly or to stop developing at some point (e.g., Smith and Gibson 1999). The existence of trophic eggs has been proposed once before in malacostracan crustaceans (Caine 1991) and in *S. boreas* they could serve the dual purpose of reducing cannibalism by juveniles on larvae (within-clutch sibling predation: Elgar and Crespi 1992; Perry and Roitberg 2006) while providing the female with more flexibility for choosing offspring release time and site. The second and third hypotheses are non-exclusive and represent forms of maternal provisioning that would increase both offspring and mother fitness. Resolving which of the three hypotheses is (are) valid will be possible through the use of molecular markers or mitochondrial DNA. Maternal alleles should be present in all progeny stages if H1 and H3

are true but only in larvae/juveniles if H2 is true; because long-term sperm storage by females is not expected to occur in carideans (Correa and Thiel 2003), the mix of paternal alleles should differ between eggs and larvae/juveniles if H1 and H2 are true or be the same across all progeny stages if H3 is true.

Although the trends were (marginally) not significant, our data suggest that relatively more of the larger females carried late progeny stages than did smaller females and that the relative frequency of heterogeneous clutches increased with female size. The first observation can suggest that larger females oviposit later than do smaller females or that their progeny develops more slowly than that of smaller females. Alternately, because the eye development index of stage B eggs was independent of female size suggesting no difference in the timing of egg extrusion or in progeny development rate as a function of female size at least during the first months of incubation, it is possible that maternal care (i.e., post-hatch brooding) lasts longer in larger than in smaller females. The second observation, if H3 is true, can suggest that larger females provide trophic eggs more frequently or in larger numbers than smaller females. Further work is needed to confirm and understand the size-related trends in progeny development and clutch composition.

2.7.3 Maternal offspring size effects

This study demonstrated a positive relationship in *S. boreas* between female and progeny size at every progeny developmental stage. The relationship was apparently not linear and tended toward an asymptote at larger female sizes. The impression that maternal offspring size effects are more pronounced at smaller than at larger female size ranges would be reinforced for stage A and B eggs if diameters of similar eggs from females of 16–24 mm CL from the study of Ingram (1979; illustrated in Lacoursière-Roussel and

Sainte-Marie 2009) were overlaid on our data. This pattern can suggest different egg size-number tradeoffs and/or somatic-gonadic tradeoffs between small and large females. Within species, larger, more nutrient-rich eggs may develop over longer periods of time than smaller less-nutrient rich eggs (Wilhelm and Schindler 2000), thereby possibly explaining why larger *S. boreas* females were more likely than smaller females to have late progeny stages during spring sampling in BSM (see above). These findings are consistent with observations in other polar and temperate marine carideans demonstrating a positive relationship between size of mother and eggs (Clarke 1993b). The linear (diameter or TL) variability of progeny size among females ($CV > 6\%$) was higher than generally reported for decapod crustaceans (e.g., $\leq 6\%$ reviewed in Marshall and Keough 2008), although such comparisons must be treated with caution as they are not standardized for variability of female size. Overall, our results indicate strong and sustained maternal offspring size effects in *S. boreas*.

This study confirms the low clutch fecundity of female *S. boreas*, which is consistent with the production of very large eggs (Ingram 1979; Lacoursière-Roussel and Sainte-Marie 2009). Both ovarian and clutch fecundity scaled positively to female CL, however we found a large ($\approx 47\%$) difference between ovarian and clutch fecundity indicating egg losses between oviposition and collection time. The difference between the two measures of fecundity may be explained by traumatic trawling and sorting procedures, although we took great steps to minimize such losses, and one or more natural processes including retention of oocytes in the ovaries, failure of eggs to adhere to pleopod setae, incomplete fertilization or genetic incompatibility, clutch abrasion, egg displacement with growing clutch size, egg predators or parasites, or maternal cannibalism (Kuris 1991; Oh and Hartnoll 1999). The similarly large difference in clutch fecundity at size between BSM females sampled in May and BIC females sampled in October can suggest that natural egg losses are particularly important in *S. boreas*. Regardless of the cause(s), such extensive losses would discredit any investigation of tradeoffs between egg number and size based

on clutch fecundity. Examination of relationships between secondary oöcyte number and size would be more informative, conditional on the use of gravid females selected immediately before oviposition (when secondary vitellogenesis is completed).

Maternal offspring size effects are widely viewed as being adaptive by increasing offspring survival, and the offspring size-performance relationship is expected to be strongest in species with direct development (Marshall and Keough 2008). In our study, the ≈ 1.2 mm average difference in TL between juveniles produced by the smallest and largest *S. boreas* and the 2.4 mm maximum juvenile TL difference between females with the smallest and the largest juveniles, respectively represent the equivalent of about 1 and 2 juvenile molt increments (this study, Sainte-Marie et al. 2006). This would seem to represent a meaningful growth/size advantage for a carnivorous species (Birkely and Gulliksen 2003b) both in foraging and competition with siblings. However, we cannot rule out the possibility that the offspring size effects and possible tradeoffs between egg size and number are at least in part a byproduct of anatomical scaling constraints: offspring must fit within female reproductive structures. Such constraints have been demonstrated in brachyuran crabs (Hines 1982) and in other species (Willows 1987; Fox and Czesak 2000; Marshall and Keough 2008).

2.8 Conclusion

In summary, this study has demonstrated that *S. boreas* is characterized by exceptionally large and lipid-rich eggs that hatch into very large offspring. Larval development is abbreviated and this life history phase along with the juvenile molt (metamorphosis) occurs on the female, with lecithotrophic development continuing until the first juvenile stage. Uniquely among carideans, maternal investment in *S. boreas* may

include the provisioning of trophic eggs or eggs reclaimed from other females for juvenile feeding. Such extended maternal care qualifies *S. boreas* as a subsocial invertebrate. Finally, strong maternal size effects are apparent at every stage of progeny development and result in quite heterogeneous offspring sizes at hatching. Overall, *S. boreas* presents more ecological analogies, notably in reproduction and feeding, with crayfish (e.g., *Pacifastacus leniusculus*, Stebbing et al. 2003; *Procambarus clarkia*, Nakata and Goshima 2004; *Procambarus fallax*, Vogt and Tolley 2004) than with other marine carideans. Future research should focus on: (i) testing the hypotheses proposed for explaining heterogeneous clutch development, (ii) explore egg size-number tradeoff through the use of gravid females selected immediately before oviposition, (iii) measure the duration and temporal flexibility of the mother-juvenile association in relation to intrinsic (e.g., maternal provisioning) and extrinsic (e.g., predators, habitat suitability) factors, and (iv) evaluate the fitness benefits of maternal size effects.

2.9 Appendix A

Sclerocrangon boreas from Baie Sainte-Marguerite. Results of ANCOVA testing for effects of preservation agent (100% ethanol or 4% formaldehyde) on egg diameter of stage A and B eggs, total length of larvae and juveniles (TL) and eyespot height of stage B eggs. We first tested for differences in slope by checking for a significant interaction between the covariate (female cephalothorax length: CL or 1/CL) and the factor (ethanol or formaldehyde) and when there was none, we tested for differences in y-intercept. The factor for converting formaldehyde-preserved measurements to ethanol-equivalent measurements is presented where appropriate. All stage C eggs were preserved in formaldehyde and since there were no differences between stage B and C eggs in diameter, we applied the same conversion factor as for stage B eggs.

Dependent variable	Slopes	Y-intercept	Conversion factor
A egg diameter	$F_{(1,32)} = 0.044,$ $P = 0.835$	$F_{(1,33)} = 3.626,$ $P = 0.065$	–
B egg diameter	$F_{(1,51)} = 0.735,$ $P = 0.395$	$F_{(1,52)} = 7.990,$ $P = 0.007$	0.959854015
White egg diameter	$F_{(1,4)} = 6.184,$ $P = 0.055$	$F_{(1,5)} = 1.969,$ $P = 0.210$	–
B egg eyespot height	$F_{(1,51)} = 0.255,$ $P = 0.616$	$F_{(1,52)} = 2.186,$ $P = 0.145$	–
Larva TL	$F_{(1,35)} = 1.095,$ $P = 0.302$	$F_{(1,36)} = 1.402,$ $P = 0.244$	–
Juvenile TL	$F_{(1,35)} = 0.350,$ $P = 0.558$	$F_{(1,36)} = 3.826,$ $P = 0.058$	–

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude a permis de développer les connaissances sur le système d'accouplement de la crevette de roche *Sclerocrangon boreas* en observant l'ensemble des comportements de reproduction de femelles récemment muées en présence de deux mâles. Les connaissances sur la fécondité et les effets maternels ont été approfondies et nous avons documenté pour la première fois la composition lipidique de la progéniture. De plus, cette étude a permis la découverte de nouvelles caractéristiques reproductrices chez la crevette de roche, qui semblent être uniques ou rares parmi les crustacés marins.

Nos travaux démontrent que la mue à maturité des femelles *S. boreas* s'effectue principalement du début février à la fin d'avril, nettement plus tôt que ce qui était rapporté dans la littérature jusqu'à présent, et qu'il y a peu ou pas de mues de maturité du début juillet à la mi-novembre. La distribution temporelle de la réceptivité (= mue à maturité) des femelles semble plutôt étendue dans le temps. D'autre part, le changement moyen de longueur de céphalothorax à la mue est négatif pour les femelles effectuant une mue de maturité, alors qu'il est positif chez les femelles effectuant une mue régulière (immature à immature ou mature à immature). La croissance négative est très rare chez les crustacés et chez *S. boreas* elle découlerait du fort investissement d'énergie dans la production de gamètes et d'une reconfiguration du corps (élargissement de l'abdomen) qui se feraient aux dépens de la longueur corporelle.

Les caractéristiques physiques de *S. boreas* et plusieurs des observations sur son comportement d'accouplement concordent avec les attentes à l'égard d'un système de recherche de partenaire par quête pure. (i) Les mâles sont petits relativement aux femelles

et il n'y a pas de dimorphisme sexuel flagrant dans la taille des pinces (premiers et deuxièmes péréopodes). (ii) Il y a très peu de compétition sexuelle entre mâles et le taux de succès d'insémination n'est pas différent entre « petits » et « grands » mâles. Finalement, (iii) le temps d'association physique entre les partenaires sexuels est court et se termine abruptement après l'insémination, sans garde pré- ou postcopulatoire. De plus, le temps accordé à la quête et à l'accouplement des femelles ne diffère pas entre « petits » et « grands » mâles et le temps accordé par un mâle à chaque partenaire est indépendant de la taille de la femelle. Selon la littérature, la stratégie de quête pure avantagerait les petits mâles qui seraient plus agiles, plus efficaces métaboliquement et moins visibles aux prédateurs que les grands mâles. Considérant la distribution temporelle assez étendue de la réceptivité des femelles, nous supposons que les mâles sont longuement ou toujours réceptifs à l'accouplement. Les femelles réceptives peuvent s'accoupler avec plus d'un mâle. Cependant, les accouplements multiples étaient l'exception plutôt que la norme et il est probable que la densité en nature, beaucoup plus faible que dans nos expériences, soit encore moins propice aux accouplements multiples. Nous prédisons donc que la paternité unique sera la règle. D'autre part, il semble évident que la femelle *S. boreas* ne peut être très sélective dans son choix de partenaire, pour cause de la distribution éparse des partenaires potentiels dans la population, et par le fait que nous n'avons observé aucun comportement femelle nous permettant de conclure à une préférence pour un partenaire particulier.

L'insémination et la fécondation semblent être internes, puisqu'aucun spermatophore n'a été observé sous les femelles immédiatement après l'accouplement, ce qui suggère que le sperme pourrait être entreposé et utilisé dans l'oviducte. La période présumée de transfert de sperme, quoique toujours très brève, est de durée variable (1–4 s), ce qui fait que la quantité de sperme transférée à une femelle est possiblement aussi variable, mais cela reste à vérifier. De plus, nous avons démontré qu'il peut y avoir des pertes d'œufs ou présence d'œufs anormaux (par leur coloration et leur forme) après la ponte. Ensemble, ces

observations indiquent la possibilité qu'il y ait limitation du sperme dans certaines circonstances conformément à l'observation fréquente en nature de femelles portant une minorité ou une majorité d'œufs blancs, que nous démontrons être des œufs en dégradation.

Sclerocrangon boreas est caractérisé par des œufs exceptionnellement gros et riches en lipides qui éclosent en des rejetons très gros, effectuant leur développement larvaire sous la femelle, ce qui implique des effets maternels très forts et prolongés. En fait, la crevette de roche arrive au premier rang des crevettes marines pour la quantité absolue et relative des lipides de réserve (principalement des triacylglycérols) contenus dans les œufs à la ponte. L'investissement important dans chaque œuf se fait au détriment du nombre d'œufs. Le nombre d'œufs par ponte est faible et nettement plus élevé lorsque mesuré en tant que fécondité ovarienne (< 670 ovocytes secondaires, au maximum) que lorsque mesuré en tant que nombre d'œufs incubés (< 480 œufs, différence de 40%), ce qui suggère des pertes importantes d'œufs à la ponte ou en cours d'incubation. Le nombre d'ovocytes secondaires ou d'œufs récemment pondus est corrélé positivement à la taille de la femelle. De plus, il existe un effet positif très fort de la taille de la femelle sur la taille de la progéniture à tous les stades de développement, y compris les larves et les juvéniles.

La phase larvaire est très abrégée (deux stades, quelques jours) et le développement lécithotrophe est ici confirmé par la diminution des lipides de réserve chez les larves. Notre travail indique que la mue de métamorphose de larve en juvénile survient sous l'abdomen de la femelle, alors qu'on supposait précédemment qu'elle se produisait après que les larves aient quitté la femelle. L'association entre la mère et les juvéniles se poursuivrait même quelques temps après la métamorphose. Notre travail a montré une extrême hétérogénéité du développement de la progéniture incubée par les femelles; les larves et les juvéniles coexistant souvent avec des œufs (embryons) très peu développés, une

caractéristique partagée à notre connaissance par un seul autre crustacé. Nous postulons que ces œufs (embryons) ont été adoptés ou sont des œufs nourriciers fécondés, dans les deux cas pour servir de nourriture aux juvéniles dont les réserves lipidiques sont très faibles. Si ces hypothèses s'avèrent vraies, ce serait le premier cas connu d'approvisionnement des juvéniles par la mère chez une espèce de caridée.

Notre étude ouvre la porte à de nombreuses recherches futures. Du point de vue du comportement d'accouplement, il y aurait lieu d'explorer le comportement des mâles en présence de femelles prématures (en pré-mue) afin de vérifier si l'association entre mâle et femelle pourrait débiter avant la mue de maturité de cette dernière et si cette association serait accompagnée de garde précopulatoire et de compétition entre mâles. La durée de la réceptivité des femelles après leur mue de maturation demeure inconnue, mais une durée brève contribuerait aussi à réduire la probabilité d'accouplements multiples et accroîtrait le risque de limitation du sperme. D'autre part, on pourrait confirmer que la compétitivité et la dominance sexuelle des mâles est indépendante de leur taille en répétant les expériences d'accouplement avec deux classes de tailles bien distinctes. On pourrait également confirmer l'hypothèse de la paternité unique à l'aide d'analyses génétiques de la progéniture des femelles accouplées au laboratoire ou de femelles porteuses sauvages. Pour ce faire, il faudra préalablement développer des microsatellites hyper-variables. Il serait également intéressant d'observer le comportement de ponte en plaçant une caméra sous l'aquarium. Enfin, des travaux histologiques sont requis pour confirmer le transfert de sperme dans l'oviducte de la femelle.

Du point de vue des effets maternels, des recherches futures pourraient tester les différentes hypothèses émises dans le chapitre 2 concernant les explications possibles de l'hétérogénéité du développement de la progéniture observée dans les portées. Ici aussi les marqueurs microsatellites seraient d'une grande utilité. Il serait aussi intéressant d'explorer

les compromis entre le nombre et la taille des œufs en utilisant des femelles gravides sélectionnées immédiatement avant la ponte. Une recherche pourrait également mesurer la durée et la flexibilité temporelle de l'association mère-juvénile en relation avec les facteurs intrinsèques (c.-à-d., investissement maternel) et extrinsèques (c.-à-d., prédateurs, qualité de l'habitat). De plus, cette étude pourrait évaluer les bénéfices des effets maternels sur la taille de la progéniture, en termes de survie et de potentiel de croissance.

Les implications de cette étude sont importantes au niveau de l'avancement des connaissances pour le développement de la crevette de roche en aquaculture. En effet, on peut penser que le phénotype maternel va grandement affecter la survie et la performance des rejets, de même que les rendements d'élevages. De plus, notre étude incite à la plus grande prudence quant au développement d'une éventuelle pêcherie commerciale (des demandes de permis exploratoires sont encore soumises au ministère des Pêches et Océans Canada). Le potentiel reproducteur de la crevette de roche semble en effet très faible : la reproduction bisannuelle des femelles (Sainte-Marie *et al.*, 2006 ; Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie, 2009) et leur faible fécondité potentielle conjuguée à une mortalité ovocytaire ou embryonnaire élevée (la présente étude) viennent considérablement réduire le potentiel de recrutement. L'exploitation d'une population influence directement la dynamique de population (Solemdal, 1997) et les stratégies de gestion devraient protéger et cibler les individus avec des valeurs reproductives plus élevées, c'est-à-dire les grandes femelles qui possèdent une meilleure fécondité et des œufs plus gros (Nakata et Goshima, 2004 ; Venturelli *et al.*, 2010) – c'est-à-dire celles-là mêmes qui seraient visées par la pêche. De plus, l'absence d'une phase de dispersion larvaire pourrait se traduire par une différenciation génétique des populations à des échelles spatiales relativement faibles ; une caractéristique qu'il faudrait décrire et prendre en considération dans l'élaboration des mesures de gestion.

La crevette de roche gagne à être connue et plusieurs études devront encore être réalisées afin de bien comprendre le système d'accouplement et les effets maternels. Notre travail, ainsi que celui de Lacoursière-Roussel et Sainte-Marie (2009), représentent le commencement d'une suite d'études sur une espèce qui présente des caractéristiques biologiques/écologiques intrigantes et possiblement uniques. De plus, cette espèce conserve pour l'instant un potentiel maricole apparemment intéressant en raison de son développement presque direct, sans phase larvaire dispersive, d'une alimentation omnivore, du faible niveau de cannibalisme et de la facilité d'élevage (à tout le moins dans un contexte expérimental comme le nôtre et celui de Sainte-Marie *et al.*, 2006).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anger K. 2001. The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean Issues 14. A.A. Balkema, Lisse, 420 p.
- Aquiloni L. et F. Gherardi. 2008. Evidence of female cryptic choice in crayfish. Biol. Lett. 4:163-165.
- Baeza J.A. 2007. Male mating opportunities affect sex allocation in a protandric-simultaneous hermaphroditic shrimp. Behav. Ecol. Sociobiol 61:365-370.
- Bauer R.T. 1976. Mating behaviour and spermatophore transfer in the shrimp *Heptacarpus pictus* (Stimpson) (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). J. Natur. Hist. 10:415-440.
- Bauer R.T. 1992. Repetitive copulation and variable success of insemination in the marine shrimp *Sicyonia dorsalis* (Decapoda: Penaeoidea). J. Crustac. Biol. 12:153-160.
- Bauer R.T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, 296 p.
- Bauer R.T. et J.H. Abdalla. 2001. Male mating tactics in the shrimp *Palaemonetes pugio* (Decapoda, Caridea): precopulatory mate guarding vs. pure searching. Ethology 107:185-199.
- Bauer R.T. et M. Thiel. sous presse. First description of a pure-search mating system and protandry in the shrimp *Rhynchocinetes uritai* (Decapoda, Caridea). J. Crustac. Biol.
- Bernier L. et L. Poirier. 1981. Évaluation sommaire des possibilités d'exploitation commerciale du stock de crevettes de roche, *Sclerocrangon boreas*, des Iles de Mingan. Gouvernement du Québec, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation, Direction de la recherche scientifique et technique, Cahier d'information no. 94, 43 p.

- Birkely S.-R. et B. Gulliksen. 2003a. Population features of the caridean shrimp, *Sclerocrangon boreas* (Phipps, 1774) in Isfjorden, Spitsbergen. *Crustaceana* 76:87-101.
- Birkely S.-R. et B. Gulliksen. 2003b. Feeding ecology in five shrimp species (Decapoda, Caridea) from an Arctic fjord (Isfjorden, Svalbard), with emphasis on *Sclerocrangon boreas* (Phipps, 1774). *Crustaceana* 76:699-715.
- Bligh E.G. et W.J. Dyer. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* 37:911-917.
- Bluhm B.A. et T. Brey. 2001. Age determination in the Antarctic shrimp *Notocrangon antarcticus* (Crustacea: Decapoda), using the autofluorescent pigment lipofuscin. *Mar. Biol.* 138:247-257.
- Boddeke R., J.R. Bosschieter et P.C. Goudswaard. 1991. Sex change, mating, and sperm transfer in *Crangon crangon* (L). Pp. 164-182 dans R.T. Bauer et J.W. Martin (eds.) *Crustacean Sexual Biology*, Columbia University Press, New York.
- Brillon S., Y. Lambert et J. Dodson. 2005. Egg survival, embryonic development, and larval characteristics of northern shrimp (*Pandalus borealis*) females subject to different temperature and feeding conditions. *Mar. Biol.* 147:895-911.
- Brown M., S. Kawaguchi, S. Candy et P. Virtue. 2010. Temperature effects on the growth and maturation of Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Deep-Sea Res. II* 57:672-682.
- Bukin S.D. 1992. Distribution, abundance and biology of the northern bear shrimp (*Sclerocrangon boreas*) in the northwestern Bering Sea. Pp. 68-77 dans B.G. Ivanov, ed. *Promyslovo-biologicheskie Issledovaniya Morskikh Bespozvonochnykh*, VINRO Publishing, Moscow. [En russe, traduit à l'anglais dans *Can. Transl. Fish. Aquat. Sci.* no. 5670].
- Butler T.H. 1980. Shrimps of the Pacific coast of Canada. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 202, 280 p.
- Caine E.A. 1991. Behavior and sexual dimorphism of a caprellid amphipod. *J. Crustac. Biol.* 11:56-63.
- Campos J. et H.W. Van der Veer. 2008. Autecology of *Crangon crangon* (L.) with an emphasis on latitudinal trends. *Oceanogr. Mar. Biol., Ann. Rev.* 46:65-104.

- Christy J.H. 1987. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bull. Mar. Sci.* 41:177-191.
- Clarke A. 1977. Lipid class and fatty acid composition of *Chorismus antarcticus* (Pfeffer) (Crustacea: Decapoda) at South Georgia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 28:297-314.
- Clarke A. 1982. Lipid synthesis and reproduction in polar shrimps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9:81-90.
- Clarke A. 1993a. Egg size and egg composition in polar shrimps (Caridea; Decapoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 168:189-203.
- Clarke A. 1993b. Reproductive trade-offs in caridean shrimps. *Funct. Ecol.* 7:411-419.
- Correa C., J.A. Baeza, E. Dupré, I.A. Hinojosa et M. Thiel. 2000. Mating behaviour and fertilization success of three ontogenetic stages of male rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *J. Crustac Biol.* 20:628-640.
- Correa C. et M. Thiel. 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Rev. Chil. Hist. Natur.* 76:187-203.
- Cuesta J.A., E. Palacios-Theil, P. Drake et A. Rodríguez. 2006. A new rare case of parental care in decapods. *Crustaceana* 79:1401-1405.
- Dalpadado P. et H.R. Skjoldal. 1996. Abundance, maturity and growth of the krill species *Thysanoessa inermis* and *T. longicaudata* in the Barents Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 144:175-183.
- Eberhard W.G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 288 p.
- Elgar M.A. et B.J. Crespi. 1992. Cannibalism. Ecology and evolution among diverse taxa. Oxford University Press, Oxford, 361 p.
- Falk-Petersen S. et C.C.E. Hopkins. 1981. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: population dynamics of the euphausiids *Thysanoessa inermis* (Krøyer), *Thysanoessa raschii* (M. Sars) and *Meganctiphanes norvegica* (M. Sars) in 1976 and 1977. *J. Plankt. Res.* 3:177-192.

- Fernández M, N. Ruiz-Tagle, S. Cifuentes, H.O. Pörtner et W. Arntz. 2003. Oxygen-dependent asynchrony of embryonic development in embryo masses of brachyuran crabs. *Mar. Biol.* 142:559-565.
- Figler M.H., G.S. Blank et H.V.S. Peeke. 2001. Maternal territoriality as an offspring defense strategy in red swamp crayfish (*Procambarus clarkia*, Girard). *Aggressive Behav.* 27:391-403.
- Figueiredo J., G. Penha-Lopes, J. Anto, L. Narciso et J. Lin. 2008. Potential fertility and egg development (volume, water, lipid, and fatty acid content) through embryogenesis of *Uca rapax* (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *J. Crustac. Biol.* 28:528-533.
- Fontaine B. 1977. Fixation d'une ponte de gastéropode sur les crevettes de la famille des crangonidées. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 41:301-307.
- Fox C.W. et M.E. Czesak. 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Ann. Rev. Entomol.* 45:341-369.
- Galeotti P., F. Pupin, D. Rubolini, R. Sacchi, P.A. Nardi et M. Fasola. 2007. Effects of female mating status on copulation behaviour and sperm expenditure in the freshwater crayfish *Austropotamobius italicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61:711-718.
- Gorny M., W.E. Arntz, A. Clarke et D.J. Gore. 1992. Reproductive biology of caridean decapods from the Weddell Sea. *Polar Biol.* 12:111-120.
- Gorny M. et M.R. George. 1997. Oocyte development and gonad production of *Nematocarcinus lanceopes* (Decapoda: Caridea) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol.* 17 :191-198.
- Graeve M. et I.S. Wehrtmann. 2003. Lipid and fatty acid composition of Antarctic shrimp eggs (Decapoda: Caridea). *Polar Biol.* 26:55-61.
- Hancock M.A. 1998. The relationship between egg size and embryonic and larval development in the freshwater shrimp *Paratya australiensis* Kemp (Decapoda: Atyidae). *Freshw. Biol.* 39:715-723.
- Hanson J.M. et M. Lanteigne. 1999. Results of an experimental shrimp fishery in Chaleur Bay, southern Gulf of St. Lawrence. *N. Am. J. Fish. Manage.* 19:713-723.

- Haynes E.B. 1985. Morphological development, identification, and biology of larvae of Pandalidae, Hippolytidae, and Crangonidae (Crustacea, Decapoda) of the northern north Pacific Ocean. Fish. Bull. U.S. 83:253-288.
- Hines A.H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. Mar. Biol. 69:309-320.
- Hufnagl M., A. Temming et A. Dänhardt. 2010. Hermaphroditism in brown shrimp : lessons from field data and modelling. Mar. Biol. 157:2097-2108.
- Huguet D., J.E.G. Muñoz, J.E.G. Rasto et J.A. Cuesta. 2011. Extended parental care in the freshwater shrimp genus *Dugastella* Bouvier, 1912 (Decapoda, Atyidae, Paratyinae). Crustaceana 84:251-255.
- Ingram M.P. 1979. On the biology and larval development of *Sclerocrangon boreas* (Phipps) and the mariculture of certain Crustacea. Ph.D. thesis, University of Liverpool, Liverpool, 134 p.
- Kattner G., M. Greave, J.A. Calcagno, G.A. Lovrich, S. Thatje et K. Anger. 2003. Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 292:61-74.
- Kato N. et T. Miyashita. 2003. Sexual difference in modes of selection on the pleopods of crayfish (Decapoda: Astacoidea) revealed by the allometry of developmentally homologous traits. Can. J. Zool. 81:971-978.
- King K.A. 1980. The distribution, abundance, and biological observations of the symbiotic mollusc *Asterophila japonica* (Randall and Heath) in the sea stars *Leptasterias arctica* (Murdoch) and *Leptasterias polaris acervata* (Stimpson) and leech egg infestation on *Sclerocrangon boreas* Phipps from Norton Sound, the southeastern Chukchi sea, and adjacent waters in the baseline year 1976. MSc thesis, University of Washington, Seattle, USA.
- Klekowski R.Z. et J.M. Węśławski. 1991. Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen, 2, Invertebrates (1). Polish Academy of Science, Gdansk, 550 p.
- Krygier E.E. et H.F. Horton. 1975. Distribution, reproduction, and growth of *Crangon nigricauda* and *Crangon franciscorum* in Yaquina Bay, Oregon. Northw. Sci. 49:216-240.

- Kuris A. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. Pp 117-142 dans A. Wenner et A. Kuris (eds.), Crustacean egg production, Proceedings of the conference on crustacean egg production, Annual meeting of the American Society of Zoologists, Santa Barbara, California, USA, 1987. Crustacean Issues 7. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Lacoursière-Roussel A. et B. Sainte-Marie. 2009. Sexual system and female spawning frequency in the sculptured shrimp *Sclerocrangon boreas* (Decapoda: Caridea: Crangonidae). J. Crustac. Biol. 29:192-200.
- Lemieux H., P. Blier, B. Parent et N. LeFrançois. 2002. Potentiel d'élevage de différentes espèces d'invertébrés marins à des fins de diversification de l'aquaculture dans l'est du Canada. Rapport non publié, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 376 p.
- MacGinite G.E. 1955. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. Smithson. Misc. Coll. 128, 201 p.
- Makarov R. 1968. On the larval development of the genus *Sclerocrangon* G.O. Sars (Caridea, Crangonidae) Crustaceana Suppl. 2:27-37.
- MAPAQ. 2010. Les pêches et l'aquaculture commerciales – bilan 2008 et perspectives. Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation, Gouvernement du Québec, Numéro de publication 10-0058, 32p.
- Marshall D.J., R.M. Allen et A.J. Crean. 2008. The ecological and evolutionary importance of maternal effects in the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 46:203-250.
- Marshall D.J., S.S. Heppell, S.B. Munch et R.R. Warner. 2010. The relationship between maternal phenotype and offspring quality: Do older mothers really produce the best offspring? Ecology 91:2862-2873.
- Marshall D.J. et M.J. Keough. 2008. The evolutionary ecology of offspring size in marine invertebrates. Adv. Mar. Biol. 53:1-60.
- Marshall D.J. et T. Uller. 2007. When is a maternal effect adaptive? Oikos 116:1957-1963.
- Miglavs I. 1992. *Sclerocrangon boreas*, the sculptured shrimp: a new species for mariculture. Some primary results of cultivation. P.99 dans Abstracts of the First European Crustacean Conference, Paris, August 31-September 5, 1992, Museum d'histoire naturelle de Paris, Paris. [Résumé].

- Miglavs I.J., J.A. Sneli et A. Waren. 1993. Brood protection of *Oenopota* (Gastropoda: Turridae) eggs by the shrimp *Sclerocrangon boreas* (Phipps). J. Mollusc. Stud. 59:363-365.
- Morais S., L. Narciso, R. Calado, M.L. Nunes et R. Rosa. 2002. Lipid dynamics during the embryonic development of *Plesionika martia martia* (Decapoda; Pandalidae), *Palaemon serratus* and *P. elegans* (Decapoda; Palaemonidae): relation to metabolic consumption. Mar. Ecol. Prog. Ser. 242:195-204.
- Nakata K. et S. Goshima. 2004. Fecundity of the Japanese crayfish, *Cambaroides japonicas*: ovary formation, egg number and egg size. Aquaculture 242:335-343.
- Oh C.-W. et R.G. Hartnoll. 1999. Brood loss during incubation in *Philocheiras trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. J. Crustac. Biol. 19:467-476.
- Ouellet P., C.T. Taggart et K.T. Frank. 1992. Lipid condition and survival in shrimp (*Pandalus borealis*) larvae. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49:368-378.
- Ouellet P., C.T. Taggart et K.T. Frank. 1995. Early growth, lipid composition, and survival expectations of shrimp *Pandalus borealis* larvae in the northern Gulf of St. Lawrence. Mar. Ecol. Prog. Ser. 126:163-175.
- Pandian T.J. 1967. Changes in chemical composition and caloric content of developing eggs of the shrimp *Crangon crangon*. Helgoland Meeresunters 16:216-224.
- Pandian T.J. 1970. Yolk utilization and hatching time in the Canadian lobster *Homarus americanus*. Mar. Biol. 7:249-254.
- Patterson L., J.T.A. Dick et R.W. Elwood. 2008. Embryo retrieval and kin recognition in an amphipod (Crustacea). Anim. Behav. 76:717-722.
- Perkins H.C. 1972. Developmental rates at various temperatures of embryos of the northern lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards). Fish. Bull. U.S. 70:95-99.
- Perry J.C. et B.D. Roitberg. 2006. Trophic egg laying: hypotheses and tests. Oikos 112:706-714.
- Reppond K., L. Rugolo, A.C.M. de Oliveira. 2008. Change in biochemical composition during development of snow crab, *Chionoecetes opilio*, embryos. J. Crustac. Biol. 28:519-527.

- Sainte-Marie B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia* 223:189-227.
- Sainte-Marie B., I. Bérubé, S. Brillon et F. Hazel. 2006. Observations on the growth of the sculptured shrimp *Sclerocrangon boreas* (Decapoda: Caridea). *J. Crustac. Biol.* 26:55-62.
- Sainte-Marie B., T. Gosselin, J.-M. Sévigny et N. Urbani. 2008. The snow crab mating system: opportunity for natural and unnatural selection in a changing environment. *Bull. Mar. Sci.* 83:131-161.
- Sainte-Marie B., J.M. Sévigny et Y. Gauthier. 1997. Laboratory behaviour of adolescent and adult males of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) mated noncompetitively and competitively with primiparous females. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54:239-248.
- Sargent R.C., P.D. Taylor et M.R. Gross. 1987. Parental care and the evolution of egg size in fishes. *Am. Nat.* 129:32-46.
- Shuster S.M. et M.J. Wade. 2003. Mating systems and strategies. *Monographs in Behavior and Ecology*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 533 p.
- Sibert V., P. Ouellet et J.-C. Brêthes. 2004. Changes in yolk total proteins and lipid components and embryonic growth rates during lobster (*Homarus americanus*) egg development under a simulated seasonal temperature cycle. *Mar. Biol.* 144:1075-1086.
- Smith H.L. et G.D. Gibson. 1999. Nurse egg origin in the polychaete *Boccardia proboscidea* (Spionidae). *Invertebr. Reprod. Develop.* 35:177-185.
- Solemdal P. 1997. Maternal effects – a link between the past and the future. *J. Sea Res.* 37:213-227.
- Squires H.J. 1990. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 221, 532 p.
- Stebbing P.D., M.G. Bentley et G.J. Watson. 2003. Mating behaviour and evidence for a female released courtship pheromone in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *J. Chem. Ecol.* 29:465-475.

- Thatje S., G.A. Lovrich et K. Anger. 2004. Egg production, hatching rates, and abbreviated larval development of *Campylonotus vagans* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda: Caridea), in subantarctic waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 301:15-27.
- Thiel M. et I.A. Hinojosa. 2003. Mating behaviour of female rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea) – indication for convenience polyandry and cryptic female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:113-121.
- Tiews K. 1954. Die biologischen Grundlagen der Büssumer Garnelenfischerei. *Ber. Dtsch. Wiss. Kommn. Meeresforsch.* 13:235-269.
- Torati L.S. et F.L. Mantelatto. 2008. Uncommon mechanism of egg incubation in the endemic southern hermit crab *Loxopagurus loxochelis*: how is this phenomenon related to egg production? *Acta. Zool.* 89:79-85.
- Venturelli P.A., C.A. Murphy, B.J. Shuter, T.A. Johnston, P.J. Van Coeverden de Groot, P.T. Boag, J.M. Casselman, R. Montgomerie, M.D. Wiegand et W.C. Leggett. 2010. Maternal influences on population dynamics: evidence from an exploited freshwater fish. *Ecology* 91:2003-2012.
- Villanelli F. et F. Gherardi. 1998. Breeding in the crayfish, *Austropotamobius pallipes*: mating patterns, mate choice and intermale competition. *Freshw. Biol.* 40:305-315.
- Vogt G. et L. Tolley. 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *J. Morphol.* 262:566-582.
- Wehrtmann I.S. et M. Graeve. 1998. Lipid composition and utilization in developing eggs of two tropical marine caridean shrimps (Decapoda: Caridea: Alpheidea, Palaemonidae). *Comp. Bioch. Physiol. Part B* 112:457-463.
- Wehrtmann I.S. et G. Kattner. 1998. Changes in volume, biomass, and fatty acids of developing eggs in *Nauticarid magellanica* (Decapoda: Caridea): a latitudinal comparison. *J. Crustac. Biol.* 18:413-422.
- Wickler W. et U. Seibt. 1981. Monogamy in Crustacea and Man. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57:215-234.
- Wilhelm F.M. et D.W. Schindler. 2000. Reproductive strategies of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) along an elevation gradient. *Funct. Ecol.* 14:413-422.

Willows R.I. 1987. Intrapopulation variation in the reproductive characteristics of two populations of *Ligia oceanic* (Crustacea: Oniscidea). J. Anim. Ecol. 56:331-340.

