

DFO - Library / MPO - Bibliothèque



14001438

Revue des interactions entre le crabe commun (*Cancer irroratus*) et le homard américain (*Homarus americanus*), dans le contexte du développement d'une pêche au crabe commun au Québec.

Louise Gendron et Pierre Fradette

Direction des sciences
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C.P. 1000, 850, route de la Mer
Mont-Joli (Québec)
G5H 3Z4

1995

**Rapport manuscrit canadien des sciences
halieutiques et aquatiques 2306**

SH
223
F55
No 2306F
Ex. 1

Pêches et Océans Fisheries and Océans

Canada

Rapport manuscrit canadien des sciences halieutiques et aquatiques

Les rapports manuscrits contiennent des renseignements scientifiques et techniques qui constituent une contribution aux connaissances actuelles, mais qui traitent de problèmes nationaux ou régionaux. La distribution en est limitée aux organismes et aux personnes de régions particulières du Canada. Il n'y a aucune restriction quant au sujet; de fait, la série reflète la vaste gamme des intérêts et des politiques du ministère des Pêches et des Océans, c'est-à-dire les sciences halieutiques et aquatiques.

Les rapports manuscrits peuvent être cités comme des publications complètes. Le titre exact paraît au-dessus du résumé de chaque rapport. Les rapports manuscrits sont résumés dans la revue *Résumés des sciences aquatiques et halieutiques*, et ils sont classés dans l'index annuel des publications scientifiques et techniques du Ministère.

Les numéros 1 à 900 de cette série ont été publiés à titre de manuscrits (série biologique) de l'Office de biologie du Canada, et après le changement de la désignation de cet organisme par décret du Parlement, en 1937, ont été classés comme manuscrits (série biologique) de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Les numéros 901 à 1425 ont été publiés à titre de rapports manuscrits de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Les numéros 1426 à 1550 sont parus à titre de rapports manuscrits du Service des pêches et de la mer, ministère des Pêches et de l'Environnement. Le nom actuel de la série a été établi lors de la parution du numéro 1551.

Les rapports manuscrits sont produits à l'échelon régional, mais numérotés à l'échelon national. Les demandes de rapports seront satisfaites par l'établissement auteur dont le nom figure sur la couverture et la page du titre. Les rapports épuisés seront fournis contre rétribution par des agents commerciaux.

Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences

Manuscript reports contain scientific and technical information that contributes to existing knowledge but which deals with national or regional problems. Distribution is restricted to institutions or individuals located in particular regions of Canada. However, no restriction is placed on subject matter, and the series reflects the broad interests and policies of the Department of Fisheries and Oceans, namely, fisheries and aquatic sciences.

Manuscript reports may be cited as full publications. The correct citation appears above the abstract of each report. Each report is abstracted in *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts* and indexed in the Department's annual index to scientific and technical publications.

Numbers 1-900 in this series were issued as Manuscript Reports (Biological Series) of the Biological Board of Canada, and subsequent to 1937 when the name of the Board was changed by Act of Parliament, as Manuscript Reports (Biological Series) of the Fisheries Research Board of Canada. Numbers 901-1425 were issued as Manuscript Reports of the Fisheries Research Board of Canada. Numbers 1426-1550 were issued as Department of Fisheries and the Environment, Fisheries and Marine Service Manuscript Reports. The current series name was changed with report number 1551.

Manuscript reports are produced regionally but are numbered nationally. Requests for individual reports will be filled by the issuing establishment listed on the front cover and title page. Out-of-stock reports will be supplied for a fee by commercial agents.

Rapport manuscrit canadien
des sciences halieutiques et aquatiques 2306

1995

**Revue des interactions entre le crabe commun (*Cancer irroratus*)
et le homard américain (*Homarus americanus*), dans le contexte
du développement d'une pêche au crabe commun au Québec.**

Louise Gendron et Pierre Fradette ¹

Direction des Sciences
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C.P. 1000, 850, route de la Mer
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

¹ 379, Euréka, Pointe-au-Père QC

© Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1995
No de cat. Fs 97-4/2306F ISSN 0706-6589

On devra citer la publication comme suit :

Gendron, L. et P. Fradette. 1995. Revue des interactions entre le crabe commun (*Cancer irroratus*) et le homard américain (*Homarus americanus*), dans le contexte du développement d'une pêche au crabe commun au Québec. Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2306: vii + 47 p.

TABLE DES MATIÈRES

Liste des Tableaux	iv
Liste des Figures	v
Résumé	vi
Abstract	vii
Introduction	1
Revue des interactions entre le crabe commun et le homard	2
1.0. Habitat	2
1.1. Type d'habitat et utilisation spatio-temporelle	2
1.1.1 Crabe commun, phase pélagique	2
1.1.2 Crabe commun, phase benthique	2
1.1.3 Homard, phase pélagique	4
1.1.4 Homard, phase benthique	6
1.2. Compétition interspécifique pour l'espace entre le crabe commun et le homard	9
2.0. Nourriture	11
2.1. Crabe commun	11
2.1.1 Diète des différents stades	11
2.1.2 Relation prédateur (crabe commun) - proie (homard)	12
2.2. Homard	13
2.2.1 Diète larvaire	13
2.2.2 Diète des stades benthiques cryptiques	13
2.2.3 Diète des stades benthiques mobiles	14
. patron général et variations ontogéniques	14
. variations géographiques et saisonnières	15
. variations reliées à la mue	16
. préférences et stratégie alimentaire	16
2.2.4 Importance du crabe commun dans la diète du homard. Relations prédateur (homard) - proie (crabe commun)	17
2.3. Importance du crabe commun et du homard dans la diète d'autres espèces marines.	20
Discussion sur les tendances prévisibles d'une exploitation de crabe commun sur le homard	22
Remerciements	24
Références	25

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.	Liste et cote d'abondance des proies ingérées par le crabe commun et le homard au cours des phases pélagique et benthique. (+: présence en faible quantité, ++: présence en quantité intermédiaire, +++: espèce abondante ou dominante. La cote retenue correspond à la cote la plus élevée dans l'ensemble des références consultées)	39
------------	--	----

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Carte montrant les régions où des analyses des contenus stomacaux de homard ont été réalisées. 44
- Figure 2. Importance relative de l'abondance (nombre moyen d'individus ou occurrence) des principales proies retrouvées dans les estomacs des larves (stades I à III) et des postlarves (stade IV) de homard. 45
- Figure 3A. Importance relative de l'occurrence des principales proies retrouvées dans les estomacs de homard au cours de la phase benthique 46
- Figure 3B. Importance relative de l'abondance en poids ou en volume des principales proies retrouvées dans les estomacs de homard au cours de la phase benthique. . . 47

RÉSUMÉ

Gendron, L. et P. Fradette. 1995. Revue des interactions entre le crabe commun (*Cancer irroratus*) et le homard (*Homarus americanus*), dans le contexte du développement d'une pêche au crabe commun au Québec. Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2306: vii + 47 p.

Au cours des dernières années, des efforts significatifs ont été déployés au Québec afin de structurer et de mettre sur pied une exploitation dirigée sur le crabe commun. Cependant, un certain nombre de pêcheurs ont manifesté une certaine réticence à exploiter cette espèce notamment parce qu'ils appréhendent que son exploitation puisse nuire au homard. Le présent document tente de faire le point sur les interactions existant entre le crabe commun et le homard américain afin de mieux comprendre les liens qui unissent ces deux espèces.

Il ressort que ces deux décapodes présentent de fortes similitudes dans leurs préférences au niveau de l'habitat et au niveau de leur régime alimentaire. Tout au cours de leur cycle vital, autant au moment de la phase planctonique que benthique, les deux espèces vivent en étroite association. Le crabe commun présente toutefois un plus grand étalement que ce soit au niveau de sa dispersion dans la colonne d'eau ou à l'égard de l'éventail des substrats utilisés. Tout indique que le homard domine en ce qui concerne la compétition interspécifique pour l'espace, du moins au cours de la phase benthique mobile. Le crabe commun de petite taille est une composante majeure du régime alimentaire des divers stades de vie du homard. Il apparaît même que le homard se nourrit plus intensément de crabe, au moment du pic saisonnier de sa croissance somatique et ovarienne. Quant au crabe commun, il se nourrit peu de homard. Les deux espèces se positionnent sensiblement au même niveau dans la chaîne alimentaire; ils ont un fort degré de similitude dans leur diète et ont plusieurs prédateurs en commun.

Les bénéfices et les pertes que pourraient subir les populations de homard suite à une exploitation du crabe commun sont discutés dans le document. Des impacts négatifs sur le homard pourraient être attendus seulement si la quantité de petits crabes, c'est-à-dire ceux sur lesquels les homards exercent une prédation, diminuait à tel point qu'ils deviendraient moins accessibles au homard. Le cas échéant, il est probable que le homard ait un niveau de croissance et de reproduction plus faible. La consommation de proies alternatives en quantité suffisante pourrait ne pas compenser totalement l'absence d'une proie de qualité comme le crabe commun. Il est probable aussi qu'en l'absence de crabe commun, les prédateurs friands de décapodes augmentent leur pression de prédation sur le homard. Il n'est pas possible de déterminer le niveau d'abondance de crabe commun en-deçà duquel cette ressource deviendrait limitante et occasionnerait les effets mentionnés ci-haut. Il n'est pas possible non plus de déterminer le niveau de stock parental nécessaire au maintien d'une production suffisante de crabe commun.

Le crabe commun et le homard montrent suffisamment d'interactions pour justifier une gestion serrée et prudente du crabe commun afin de prévenir tout impact négatif.

ABSTRACT

Gendron, L. et P. Fradette. 1995. Revue des interactions entre le crabe commun (*Cancer irroratus*) et le homard (*Homarus americanus*), dans le contexte du développement d'une pêche au crabe commun au Québec. Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2306: vii + 47 p.

In the past few years, significant efforts have been made in the Québec region to develop the exploitation of rock crab. However, a number of fishermen have expressed concerns on the development of this new exploitation, namely because they fear that it could affect the lobster resource. The present document reviews the relationships between the rock crab and the lobster, in order to better understand the linkage between these two species.

These two decapods show a number of similarities in their habitat use as well as in their feeding regime. During their whole life cycle (planktonic and benthic phases), the two species live in close association. The rock crab shows however a wider spatial niche, during the planktonic phase where its dispersion in the water column is greater than for the lobster, and during the benthic phase, where a greater variety of substrates are used by the rock crab. The lobster is dominant over the rock crab in competition for space, at least during the mobile benthic phase. Small-size rock crab is a major component of the lobster diet, at any stage of its life cycle. Lobster appear to feed intensively on rock crab, especially during its active phase of somatic and ovarian growth. On the other hand, rock crab appear to feed very little on lobster. The two species are at the same trophic level; their diet is similar and they have a number of predators in common.

The positive and negative impacts that the lobster resource could be subjected to following the exploitation of rock crab are discussed in the document. Negative impacts could be expected only if the number of small crabs, i.e. those on which lobster feed, would be reduced to a level where they would become less available to the lobster. If the case arises, the growth and reproduction of lobster could be slower. Feeding on other preys may not compensate totally the absence of a high-quality prey such as rock crab. Moreover, it is possible that the predators feeding mainly on crustaceans, may increase their predation pressure on lobster. It is however not possible to determine the level of rock crab abundance under which this resource would become limitant and would cause the effects mentioned above. It is not possible neither to determine the level of parental stock abundance necessary to maintain sufficient production of small crabs.

Rock crab and lobster interact sufficiently enough to justify a tight and cautious management of the rock crab resource, in order to prevent any negative impacts.

INTRODUCTION

Le crabe commun *Cancer irroratus* a depuis fort longtemps été considéré comme étant une espèce sous-utilisée au Québec. Cette espèce constitue une prise incidente importante pour les pêcheurs de homard, qui souhaiteraient bien en retirer quelques bénéfices. Le crabe commun possède un potentiel commercial et cette espèce est exploitée présentement dans les Maritimes et dans certains états de la Nouvelle-Angleterre. Au cours des dernières années, des efforts significatifs ont été déployés au Québec, afin de structurer et mettre sur pied une exploitation dirigée sur cette espèce. À l'heure actuelle toutefois, en raison de facteurs d'ordre économique principalement, encore aucune exploitation soutenue n'a réussi à voir le jour. Au moment où la ferveur à valoriser cette ressource était manifeste, et que le début de l'exploitation était imminent, une soudaine réticence à développer cette exploitation s'est manifestée chez un certain nombre de pêcheurs. Leur réticence était basée sur la présomption de liens étroits pouvant exister entre le crabe commun et le homard, faisant naître l'appréhension que l'exploitation du crabe commun pourrait peut-être nuire à la ressource de homard. Leur réticence s'est même traduite en certains endroits par un refus d'utiliser leur permis de pêche dirigée au crabe commun, tant que la relation entre les deux espèces ne serait pas mieux connue.

Le développement de nouvelles exploitations doit se faire dans un souci de préservation des activités de pêche traditionnelles. Cet élément fait partie des objectifs de gestion du ministère des Pêches et des Océans (MPO). Il est évident dans ce cas-ci que la pêche au homard demeure prioritaire et que le développement éventuel d'une pêche au crabe commun devra se faire en harmonie avec la pêche au homard, de façon à en minimiser les impacts, tant sur la ressource que sur l'activité de pêche elle-même. Idéalement, on devrait viser à élaborer un plan de gestion plurispécifique où les taux d'exploitation de chaque composante pourraient être balancés de façon à optimiser les retombées économiques, tout en maintenant intacte la structure de la chaîne alimentaire.

Afin d'assurer un développement intégré et harmonieux de cette éventuelle exploitation, nous avons entrepris des travaux visant à bien documenter et à mieux comprendre les interactions entre les deux espèces. Dans un premier temps, nous nous sommes attardés à examiner les interactions technologiques d'une pêche au crabe commun sur le homard. Cette étude a permis de définir un engin de pêche qui permet d'optimiser les captures de crabe commun tout en diminuant les captures accidentelles de homard (Gendron et Hébert 1991), minimisant ainsi les impacts de cette nouvelle exploitation sur l'activité de pêche au homard elle-même. Dans un second temps, nous avons fait une revue exhaustive de la littérature, pour chacune des deux espèces, en ce qui concerne leur habitat et leur diète. Nous avons voulu ainsi réunir en un seul document, toute l'information pertinente et nécessaire pour faire le point sur le type et le degré d'interaction entre les deux espèces. À la lumière de ces connaissances, nous amorçons une discussion sur les impacts possibles d'une exploitation du crabe commun sur le homard. Ces deux éléments font l'objet du présent document.

REVUE DES INTERACTIONS ENTRE LE CRABE COMMUN ET LE HOMARD

1.0. HABITAT

1.1. Type d'habitat et utilisation spatio-temporelle

1.1.1. Crabe commun, phase pélagique

Le long de la côte Atlantique canadienne et américaine, les larves de crabe commun, *Cancer irroratus*, ont été observées dans des eaux de surface dont la température se situait entre 2°C et 22°C et la salinité entre 28 ‰ et 35 ‰ (Sandifer 1975, Roff *et al.* 1984). Leur présence a été signalée le long des côtes du golfe du Saint-Laurent jusqu'en Virginie. Sur le plateau néo-écossais, on a observé que les six stades larvaires (zoés I à V et mégaloïpe) étaient aussi abondants au large (jusqu'à 335 km de la côte) qu'en milieu côtier. Les densités de larves de crabe commun observées pouvaient atteindre en certains endroits 2 ind./m³, et représenter plus de 50 % des larves de crabes brachyours (Roff *et al.* 1984). Les auteurs mentionnent cependant que les densités larvaires de crabe commun ont pu être sous-estimées en raison du maillage grossier des filets à plancton utilisés.

Dans le sud du golfe du Saint-Laurent, les larves de crabe commun sont présentes dans la couche neustonique de la mi-juin à la mi-septembre (Scarratt et Lowe 1972, Chiasson 1984, Hudon et Fradette 1993). Le premier stade planctonique zoé I, atteint un maximum d'abondance à la mi-juin alors que les mégaloïpes prédominent à partir de la mi-juillet. Les plus fortes concentrations de larves de crabe commun (allant jusqu'à 250 ind./m³) ont été observées en même temps que celles des larves de homard (Templeman 1937, Collings *et al.* 1983, Grabe *et al.* 1983, Lux *et al.* 1983, Hudon et Fradette 1993). Aux Îles-de-la-Madeleine, on a observé une forte association spatio-temporelle entre les derniers stades planctoniques du crabe commun (stades IV, V et mégaloïpe) et les trois premiers stades larvaires du homard (stades I, II et III) (Hudon et Fradette 1993).

La distribution verticale des larves est mal connue mais plusieurs auteurs rapportent qu'elles abondent dans la couche de surface, principalement dans les premiers mètres. Les larves de crabes brachyours font des migrations verticales diurnes et on a observé que les larves de crabe commun étaient de façon générale, 6 fois plus abondantes en surface la nuit que le jour (Roff *et al.* 1984). De plus, les densités observées à l'aube et au crépuscule étaient intermédiaires entre celles du jour et de la nuit. Scarratt et Lowe (1972) ont observé que les larves de crabe commun étaient 20 % plus concentrées la nuit que le jour, dans la couche de 0 à 0,6 m. Les larves des premiers stades montrent un phototactisme positif et un géotactisme négatif. Les comportements face à la lumière et à la gravité se renversent à l'approche du stade mégaloïpe (Bigford 1979).

1.1.2. Crabe commun, phase benthique

Les crabes communs (≤ 65 mm, largeur de carapace LC) sont associés à différents

types de substrats, allant de la roche-mère aux substrats meubles (Scarrat et Lowe 1972, Jalbert 1986, Bérubé 1989). Ils semblent toutefois habiter principalement les substrats rocheux colonisés par les algues macroscopiques. On a retrouvé peu de crabes communs de taille inférieure à 65 mm (LC) sur les fonds homogènes sablonneux des Îles-de-la-Madeleine, qu'il y ait ou non un couvert végétal formé de zostères (Hudon et Lamarche 1989). Par contre, sur la côte nord du golfe du Saint-Laurent, plus spécifiquement dans l'archipel de Mingan, on a observé que les premiers stades benthiques fréquentaient pratiquement tous les types de substrats. Leur abondance est apparue plus marquée sur la roche et sur les substrats meubles formés d'un mélange de sable et de vase (Jalbert 1986). Il n'existe aucune étude spécifique portant sur la caractérisation de l'habitat des postlarves et des juvéniles de crabe commun. Bien qu'on leur reconnaisse un mode fouisseur, il semble toutefois que leur survie soit davantage assurée sur les substrats hétérogènes, leur offrant une meilleure protection contre les prédateurs et contre le brassage intense, surtout en eau peu profonde.

La distribution bathymétrique des stades juvéniles est peu documentée. Sur la côte nord du golfe du Saint-Laurent, on a observé que les juvéniles (≤ 15 mm LC) se concentraient principalement entre 0 et 12 m de profondeur, bien qu'on en ait retrouvé aussi jusqu'à des profondeurs de 20 m (Jalbert 1986). On a retrouvé des mégalopes et des juvéniles (< 40 mm LC) en abondance dans la zone intertidale rocheuse (Krouse 1976). Dans l'infralittoral de l'archipel des Îles-de-la-Madeleine, Hudon et Lamarche (1989) mentionnent que la structure de taille de la population change à un niveau bathymétrique donné, indiquant des changements ontogéniques dans la distribution bathymétrique du crabe commun.

Au cours d'expériences menées en laboratoire, les juvéniles, ainsi que les adultes (≥ 65 mm LC) ont montré des préférences pour les substrats rocheux, par rapport aux substrats de sable, de vase ou de gravier (Cobb *et al.* 1986). Cependant, l'utilisation ultime des substrats, en milieu naturel, est dépendante des interactions compétitives entre les espèces présentes. Dans l'infralittoral de l'archipel de Mingan, où l'espèce cohabite avec le crabe araignée, *Hyas araneus*, l'abondance du crabe commun est trois fois plus élevée sur les substrats meubles que sur les substrats rocheux. En l'absence du crabe araignée, le crabe commun utilise davantage les fonds rocheux. L'utilisation des substrats rocheux par le crabe commun est plus intense la nuit, durant ses périodes d'alimentation, alors que le crabe araignée est inactif (Bérubé 1989). Au sud de sa distribution, le crabe commun vit en association avec le crabe nordique *Cancer borealis*. La coexistence de plusieurs espèces du genre *Cancer* occasionne généralement une ségrégation spatiale des espèces, menant à l'occupation de substrats différents (Waldron 1958, Knudsen 1964, Jeffries 1966). En présence de son congénère, le crabe commun occupe davantage les fonds sableux-vaseux, alors que le crabe nordique s'approprie principalement les substrats de roche et de gravier grossier (Jeffries 1966).

Dans la baie des Chaleurs, le détroit de Northumberland et aux Îles-de-la-Madeleine, les crabes communs de taille commerciale et plus généralement ceux ≥ 50 mm (LC) se maintiennent sur les fonds de sable ou de vase tandis qu'une proportion moins importante d'adultes cohabite avec certains autres segments de la population, sur les substrats rocheux, en sympatrie avec le homard (Scarrat et Lowe 1972, Hudon et Lamarche 1989, Gendron et Cyr

1994). Bien que l'on rapporte que les prises de crabe commun de taille commerciale soient assez uniformes sur tous les types de fonds, exception faite des galets (Jalbert 1986), l'utilisation de casiers sélectifs (Gendron et Hébert 1991), permettant la capture presque exclusive de crabe commun, laisse voir que les fortes concentrations de crabe commun de taille commerciale se retrouveraient surtout sur des fonds essentiellement sablonneux (Gendron et Cyr 1994). Sous toutes les latitudes, les femelles ovigères montrent une nette préférence pour les substrats meubles où elles se maintiennent enfouies et forment des agrégations (Scarratt et Lowe 1972, Reilly 1975, Bérubé 1989, Gendron et Cyr 1994).

Le crabe commun adulte peut se déplacer sur de grandes distances (Jeffries 1966), selon un patron de migration saisonnière. Chez les crabes du genre *Cancer*, plusieurs espèces peuvent parcourir jusqu'à 3,2 km/jr pendant plus de 10 jours. Dans la partie sud de son aire de distribution (sud de la Nouvelle-Ecosse au Cap Hatteras), le crabe commun migre annuellement des zones profondes (jusqu'à 700 m) vers les régions côtières moins profondes (≤ 40 m) durant les mois les plus froids (d'octobre à avril) (Haefner et Van Engel 1975, Stehlik *et al.* 1991). Le printemps suivant, lorsque l'eau se réchauffe, une partie de la population migre de nouveau vers le large (Stehlik *et al.* 1991). Ces mouvements saisonniers permettraient au crabe de suivre les masses d'eau reflétant leurs préférences thermiques et éviter des eaux trop chaudes. Un peu plus au nord, Jeffries (1966) a observé un déplacement de crabes communs en hiver, vers les eaux plus profondes et aussi plus chaudes. Selon Krouse (1976), ce déplacement permettrait entre autres au crabe d'éviter le brassage dû aux violentes tempêtes hivernales. Il mentionne également que sur les côtes rocheuses du Maine, les individus ≥ 40 mm LC quittent la zone intertidale en automne. À l'inverse, dans la baie des Chaleurs, on a observé un mouvement des crabes vers la côte à l'automne (Gendron et Cyr 1994). Bien que l'on observe certains déplacements saisonniers, les populations de crabe commun situées plus au nord, demeurent relativement près de la côte tout au long de l'année (Krouse 1972, 1976, 1980, Stehlik *et al.* 1991).

Le crabe commun a un cycle quotidien d'activité: son activité atteint un sommet vers minuit et un minimum vers midi (Terretta 1973). Il prend un abri ou s'enfouit seulement à l'aube. Il peut s'enfouir dans la vase ou le sable, sous une pierre ou une roche et ne démontre aucune fidélité particulière à un abri (Fogarty 1976, Cobb *et al.* 1986).

1.1.3. Homard, phase pélagique

Les larves de homard apparaissent dans le plancton vers la deuxième semaine de mai, dans la partie sud de la distribution de l'espèce (état de New-York), et progressivement plus tard vers le nord, avec une éclosion à la fin juillet dans les baies côtières de Terre-Neuve. Dans les eaux du sud du golfe du Saint-Laurent, l'émergence des larves se produit en juin (Scarratt 1964, Harding *et al.* 1982, Hudon *et al.* 1986). De façon générale, les larves apparaissent dans le plancton lorsque les eaux de surface ont atteint une température de 12,5°C. La durée de la période d'éclosion peut s'étaler sur 10 semaines d'après l'occurrence des stades I dans le plancton (Dibacco et Pringle 1992). On note souvent deux pics d'abondance de larves, correspondant à des pics d'éclosion dont l'intensité varie vraisemblablement selon les régions et les années (Attard et Fradette 1985). Le temps de résidence des larves dans le plancton (stades

I-IV) dépend largement de la température de l'eau et peut varier de deux semaines à deux mois. Leur présence a déjà été observée jusqu'en octobre, dans le canal de Cape Cod (Collings *et al.* 1983).

Les mécanismes de dispersion et de rétention déterminant la distribution horizontale des larves de homard ne sont pas encore totalement bien compris. On reconnaît que les larves de homard ont une distribution contagieuse (Anonyme 1978, Fair 1980, Stasko 1980, Harding *et al.* 1982). La formation de concentrations de larves se ferait à différentes échelles spatiales. À petite échelle, les larves se concentreraient dans les zones de convergence des cellules de Langmüir lorsqu'il y a suffisamment de vent (Harding *et al.* 1982). Les agrégations de larves sillonneraient les eaux de surface et se formeraient sous les lignes de débris végétaux flottants (Anonyme 1980, Harding *et al.* 1982). L'agrégation des larves à plus grande échelle (≥ 1 km) serait déterminée par les courants résiduels ainsi que certains événements stochastiques telles les tempêtes (Harding *et al.* 1982, Hudon et Fradette 1993). Vu la faible mobilité des trois premiers stades larvaires et leur maintien dans la couche de surface, on retient l'hypothèse que les courants de surface contrôlent leur dispersion (Harding et Trites 1988, Hudon et Fradette 1993). Cependant, en raison de leur capacité natatoire accrue, les larves de stade IV ne seraient pas soumises à un transport passif (Katz *et al.* 1994).

De nombreux travaux montrent que les larves de homard sont concentrées dans le premier mètre de la colonne d'eau et que leur abondance décroît exponentiellement avec la profondeur. Dans les eaux côtières, les probabilités de capture des larves sont pratiquement nulles à plus de 3 m de profondeur (Herrick 1911, Scarratt 1973, Stasko 1980, Harding *et al.* 1982, Bibb *et al.* 1983, Stasko et Gordon 1983, Hudon *et al.* 1986).

À l'intérieur de la couche de surface, les larves de stade I et II entreprennent des migrations verticales semi-diurnes (Hudon *et al.* 1986); elles effleurent la surface en fin de journée et à l'aube alors que la lumière diffuse stimule leur remontée. Une intensité lumineuse plus forte ou plus faible provoque un certain étalement des larves dans la couche de surface. Ainsi en plein jour, les larves de stades I et II se maintiennent à une strate légèrement plus basse qu'à l'aube et au crépuscule, et cette descente est plus accentuée durant les journées sans nuage (Tempelman 1937, Harding *et al.* 1982, Grabe *et al.* 1983, Hudon *et al.* 1986). L'étalement vertical est à son maximum durant la nuit. La luminosité de la pleine lune provoque une certaine attraction vers la surface (Templeman 1937, 1939). Le patron de migration verticale est beaucoup moins accentué pour les stades III et IV. Ces dernières résident davantage dans le premier mètre de la colonne d'eau (Templeman et Tibbo 1945, Hudon *et al.* 1986, Harding *et al.* 1987). Outre la lumière, la turbulence agit également sur la distribution verticale des larves des stades I à IV. Dans le canal séparant Buzzard's Bay et Cape Cod Bay où le mélange vertical est intense, les larves peuvent se disperser de la surface jusqu'au fond (9 m) avec une concentration maximale du stade I, à 3 m de la surface (Collings *et al.* 1983, Matthiessen et Scherer 1983). Des expériences menées en laboratoire indiquent que les larves de homard pourraient être limitées dans leur distribution verticale par la présence d'une thermocline (Boudreau *et al.* 1991, 1992). A cet effet, les larves observées en milieu naturel étaient toujours au-dessus de la thermocline, indépendamment de la profondeur à laquelle elles ont été observées (Harding *et al.* 1987).

Les larves écloses de femelles habitant en eau profonde ont apparemment une moins grande capacité ou une moins grande attirance à demeurer en surface et auraient vraisemblablement un patron de migration verticale différent des larves produites en eaux côtières (Harding *et al.* 1987). Ainsi, on a récolté des jeunes stades larvaires jusqu'à 30 m de profondeur dans les eaux du banc Browns au large de la Nouvelle-Écosse (Harding *et al.* 1987) et des concentrations de 0,5 larves/1000 m³ à trois mètres du fond entre les isobathes de 30 et 60 m sur la côte du Rhode Island (Bibb *et al.* 1983).

La postlarve (stade IV) exécute des descentes vers le fond pour trouver un substrat rocheux favorable à son existence benthique. Le déplacement des larves de stades IV en direction des fonds rocheux suggère qu'elles peuvent s'orienter dans l'espace vers les sites favorables à leur établissement (Hudon *et al.* 1986). Elles peuvent retarder leur établissement sur le fond lorsque le substrat est inadéquat (Cobb 1968, Botero et Atema 1982).

La sélection du substrat est un processus actif (Botero et Atema 1982, Pottle et Elner 1982, Johns et Mann 1987). Les postlarves choisissent activement leur abri, notamment en fonction de la quantité de lumière pouvant y pénétrer (Cobb 1971, Johns et Mann 1987, Boudreau *et al.* 1990). Leur habileté chemosensorielle leur permettrait de localiser et éventuellement de sélectionner certains abris (Boudreau *et al.* 1993a). L'intensité de cette sélection peut varier cependant selon certains facteurs endogènes (blessures et âge) ou exogènes (présence d'un prédateur) (Boudreau *et al.* 1993b). En bassin, les postlarves préfèrent les substrats durs couverts d'algues aux substrats dénudés (Botero et Atema 1982, Bertran 1984, Johns et Mann 1987), quoique dans une des expériences menées par Boudreau *et al.* (1990), les larves n'ont pas montré de préférence pour les substrats colonisés par des microorganismes. En milieu naturel, elles colonisent les substrats où il y a des abris ombragés et y survivent mieux que sur les substrats sans abris (Roach 1983, Johns et Mann 1987).

1.1.4. Homard, phase benthique

On retrouve les premiers stades benthiques de homard presque exclusivement dans l'infralittoral, à moins 10 m de profondeur (Hudon 1987, Ojeda 1987). Les homards (≤ 40 mm, longueur du céphalothorax LCT) mènent une existence cryptique et se concentrent dans les habitats structurellement hétérogènes, offrant de nombreux espaces interstitiels pour s'abriter. On les retrouve assez souvent sur des substrats de graviers et galets, mais également associés aux lits de moules et d'algues macroscopiques, et à l'occasion dans les récifs tourbeux des marais salés infralittoraux (Hudon 1987, Able *et al.* 1988, Barshaw et Lavalli 1988, Wahle 1990, Wahle et Steneck 1991). Les lits de laminaires-moules sur substrat de roche-mère peuvent en effet être aussi peuplés de postlarves que les substrats de graviers et galets adjacents. Les travaux de Cobb (1971), Hudon (1987), Barshaw (1988), Wahle (1990 et 1992), Wahle et Steneck (1991) indiquent que les premiers stades benthiques préfèrent les substrats où les abris existent déjà. La manipulation du substrat par le homard lui-même lui permet aussi d'occuper des milieux qui autrement n'offriraient pas d'abris adéquats (Botero et Atema 1982, Wahle 1992). La construction d'un abri par le homard requière cependant beaucoup de temps pendant lequel le homard est très vulnérable à la prédation. Ainsi, les juvéniles cryptiques sont

virtuellement absents des habitats relativement homogènes et dénudés, comme les lits de roche-mère ou les substrats de sédiments fins. D'ailleurs, on a observé une prédation plus élevée sur les substrats de sable, comparativement aux substrats de galets ou de tourbe (Barshaw *et al.* 1994).

Wahle et Steneck (1991) considèrent que les substrats composés de roches ≥ 32 mm de diamètre fournissent un abri adéquat pour les homards amorçant leur phase benthique. Il y aurait d'ailleurs une relation positive entre l'abondance des juvéniles cryptiques et le pourcentage de couverture en roches ≥ 32 mm dans un milieu donné. Wahle et Steneck (1992) ont démontré que les postlarves étaient très dépendantes de la nature du substrat pour leur survie. Les relevés benthiques des habitats le long du golfe du Maine suggèrent que l'habitat est davantage restreint pour les stades juvéniles que pour les autres segments de population du homard (Wahle et Steneck 1991). Fogarty et Idoine (1986) avaient déjà émis l'hypothèse voulant que l'abondance des populations de homard pourrait être déterminée par la disponibilité de substrats benthiques favorables aux postlarves et que ce stade pourrait constituer un goulot démographique. Par contre, le long de la côte de la Nouvelle-Écosse, les analyses de Miller *et al.* (1992) laissent croire que les habitats favorables aux premiers stades benthiques ne seraient pas limitants. A plus petite échelle par contre, on a souvent observé que le nombre de recrues benthiques était bien souvent inférieur à la capacité de support physique (cf. Caddy et Stamatopoulos 1990) des habitats. Cependant, la capacité de support biologique des habitats favorables à la déposition n'est pas connue. D'autres facteurs tels la compétition pour l'espace ou la nourriture, ainsi que la prédation (Wahle et Steneck 1992), sont susceptibles de limiter la densité des juvéniles.

Les homards juvéniles (≥ 40 mm LCT) et adultes habitent principalement les fonds rocheux (Wilder 1958, Scarratt 1968, Cooper et Uzmann 1977, 1980, Ennis 1983, Miller 1989) et leurs populations sont peu denses sur les substrats meubles (Thomas 1968, Cooper et Uzmann 1977, 1980). La disponibilité des abris, leur forme ainsi que l'hétérogénéité du milieu déterminent en partie l'abondance et la structure des populations que l'on peut retrouver dans un milieu donné (Cobb 1971, Aiken 1980, Howard 1980, Hudon et Lamarche 1989). Les cavités entre les pierres et les blocs permettent aux homards de se mettre à l'abri des prédateurs et du brassage turbulent: les affleurements rocheux et les algues réduisent le courant, facilitant les déplacements. La présence de laminaires a un effet positif sur les populations locales de homard. Les homards s'y concentrent vraisemblablement en raison de l'abri qu'elles offrent (Bologna et Steneck 1993). Ils habitent principalement en périphérie des bancs de laminaires, ce qui leur permet d'être vigilants par rapport aux prédateurs et autres espèces, tout en se maintenant à l'abri. Sur un substrat meuble, le homard peut se creuser un abri sous une roche ou encore se faire une dépression dans le sable. L'association des stades juvéniles avec les substrats fournissant des abris se relâcherait au fur et à mesure que l'animal augmenterait en taille, devenant alors plus mobile et évitant plus facilement les prédateurs.

Les premiers stades benthiques sortent rarement de leur abri (Roach 1983). Ils sont actifs surtout la nuit (Lawton 1987, Boudreau *et al.* 1990), mais pas exclusivement (Pottle et Elner 1982). Lorsque les homards atteignent la taille de 20 à 45 mm LCT, ils quittent plus souvent leur abri pour s'alimenter activement (Cooper et Uzmann 1980). Chez les juvéniles et les

adultes, l'activité nocturne persiste (Weiss 1970, Ennis 1983, Cobb *et al.* 1986, Karnofsky *et al.* 1979a). La très grande majorité des homards demeurent dans leur abri durant le jour. En bassin, moins de 10% des homards passe plus d'une heure à errer pendant la phase lumineuse. L'activité maximale des homards est observée habituellement 2 à 3 h après l'obscurité et demeure élevée pendant au moins deux à trois heures. Ensuite, l'activité décroît graduellement jusqu'au lever du soleil au moment où la majorité des homards retournent s'abriter. Il semble probable que l'activité nocturne soit reliée à la disponibilité des proies et une nourriture abondante réduirait la durée de l'activité nocturne. Tous les individus ne sont pas nécessairement actifs à chaque nuit et cela peut dépendre de l'activité de la nuit précédente. Cooper et Uzman (1977) rapportent que la dispersion nocturne n'excède généralement pas 300 m mais qu'elle peut s'étendre jusqu'à 2000 m.

À Long Island, Weiss (1970) a noté que le niveau d'activité nocturne des homards était faible au début du mois de juillet, probablement à cause de la réduction de l'activité alimentaire juste avant la mue. L'activité était cependant assez grande durant le reste de l'été et a commencé à décliner à partir du début septembre et jusqu'en novembre. Les changements de logis étaient plus fréquents entre la mi-août et le début septembre. Les basses températures de la période hivernale inhibent l'activité des homards. La fidélité à un abri est plus grande durant l'hiver. De décembre à la mi-mai, les déplacements d'un abri à l'autre étaient pratiquement nuls.

Les expériences de marquage-recapture ont montré qu'il existait chez les homards adultes, des mouvements de va-et-vient considérables dans un secteur donné. Le comportement territorial peut varier énormément d'un individu à l'autre. Dans un même milieu, on peut retrouver deux types de comportement territorial, soit des résidents et des nomades ("transient") (Ennis 1983, 1984, Karnofsky *et al.* 1989a, 1989b). Les nomades sont ceux qui occupent divers abris pour de courtes périodes alors que les résidents occupent un même abri durant une longue période (Stewart 1970, 1972). Ennis (1983) a observé des individus demeurant dans un même secteur durant plus de 18 mois alors que d'autres avaient quitté en moins d'un mois. Il a noté que certains homards fréquentaient un même abri pendant plusieurs mois (jusqu'à 5 mois), alors que d'autres changeaient d'une fois à l'autre. Il a aussi observé qu'un individu pouvait monopoliser plusieurs abris simultanément. Dans de tels cas, il semble y avoir une préférence pour un abri en particulier et l'abri secondaire peut être situé à des distances variant entre 5 et 84 m de l'abri principal. La distance entre deux abris occupés par un même individu deux jours consécutifs varie de 2 à 84 m (Ennis 1983). Certains individus manifestent un attachement à un abri particulier "homing" (Ennis 1983) alors que d'autres sont infidèles à leur lieu de résidence (Wang 1982). Le retour à un même abri par un homard a été observé après 222 jours d'absence, et suite à une migration bathymétrique importante (Ennis 1983).

La cohabitation de homards à l'intérieur du même abri a été observé chez les couples seulement (Karnofsky *et al.* 1989a). Les couples peuvent demeurer ensemble dans un même abri pendant plus de 7 jours. (Atema *et al.* 1979).

La mobilité des homards benthiques s'accroît avec la taille et ce n'est qu'autour de 45 mm LCT, après la phase benthique cryptique que les déplacements commencent à prendre plus

d'ampleur (Ennis 1983). La distance résiduelle parcourue par les individus matures est supérieure à celle des immatures (Dubé 1984, Campbell et Stasko 1985, 1986, Campbell 1986, Pezzack *et al.* 1992). Les adultes de grande taille apparaissent encore plus mobiles (Dow 1974) et ce sont eux généralement qui se retrouvent dans les régions limitrophes (estuariers et lagunes) (Munro et Therriault 1983, Gendron *et al.* 1994).

La distribution bathymétrique des homards change saisonnièrement dans les populations côtières ainsi qu'hauturières. Il y a un mouvement en profondeur à partir du début de l'automne. Les homards demeurent en profondeur durant l'hiver pour revenir plus près de la côte ou sur les hauts-fonds hauturiers, tard au printemps (Bergeron 1967, Saila et Flowers 1968, Cooper et Uzmann 1971, Uzmann *et al.* 1977, Fogarty *et al.* 1980, Ennis 1983, Munro et Therriault 1983, Pezzack et Duggan, 1986). L'été, en zone côtière, la dispersion bathymétrique est plus limitée. À cette saison, la thermocline constitue une barrière limitant la dispersion vers la zone profonde. Les mouvements descendants durant l'automne semblent reliés aux fortes turbulences fréquentes à cette saison et qui se font sentir sur les fonds dans les zones peu profondes (Cooper *et al.* 1975, Ennis 1983). Le mouvement ascendant au printemps serait attribuable aux déplacements des homards selon des gradients de température leur permettant d'optimiser l'accumulation de degrés-jours favorables à leur croissance et à leur reproduction (Campbell 1986, Campbell et Stasko 1986).

À ces déplacements bathymétriques saisonniers, s'ajoute une dispersion horizontale qui se manifeste surtout en période estivale alors que la mobilité du homard est plus grande (Ennis 1983). En zone côtière, la distance parcourue sur une année varie de 1 à 28 km et les déplacements sont apparus assez souvent directionnels (Templeman 1935, 1940, Wilder et Murray 1958, Wilder 1963a, 1963b, Cooper 1970, Morissey 1971, Dow 1974, Fogarty *et al.* 1980, Ennis 1983, Munro et Therriault 1983, Dubé 1984, Miller *et al.* 1989). Aux Îles-de-la-Madeleine, l'évolution des déplacements directionnels du homard au fil des ans a permis de mettre en évidence des aires de recrutement à partir de zones adjacentes (Dubé 1984). Les populations du large peuvent se disperser sur de plus grandes distances, de l'ordre de la centaine de km (Uzmann *et al.* 1977, Campbell et Stasko 1985, 1986, Campbell 1986, Pezzack et Duggan 1986, Pezzack *et al.* 1992).

1.2. Compétition interspécifique pour l'espace entre le crabe commun et le homard

Les travaux menés en laboratoire par Wang (1982), dans de larges bassins, montrent que le homard a une puissance d'attaque supérieure à celle du crabe commun. En situation de compétition pour l'espace (nombre d'abris plus faible que le nombre d'animaux) et en présence d'un prédateur (tautogue noir, *Tautoga onitis*), les homards s'approprient la majorité des abris, au détriment des crabes communs. En présence d'individus de même poids, le homard remporte 86 % de ses affrontements avec le crabe commun. La présence de crabe commun diminue néanmoins de 10 à 20 % l'utilisation d'abri par le homard et cette relation est indépendante de la densité.

La taille relative des combattants a généralement un effet important sur le résultat d'une interaction compétitive. Normalement, l'animal de plus grande taille domine l'autre (Hyatt 1983). Cependant, les crabes communs de même que les crabes nordiques, en raison de leur plus faible puissance, doivent avoir une taille significativement plus grande que le homard pour dominer. En bassin, on a observé que le crabe nordique présentait un avantage compétitif contre le homard, pour s'approprier un abri sur un substrat dur homogène, que lorsqu'il pesait deux fois plus que le homard (Fogarty 1976). Souvent par contre, la différence de taille à partir de laquelle se manifeste l'avantage compétitif du crabe par rapport au homard peut être telle que les deux espèces ne compétitionnent plus pour les mêmes abris. À cet effet, on a observé, en laboratoire, que la sélection d'abri faite par le crabe nordique de taille comprise entre 132 et 158 mm LC chevauchait peu celle de homard de la classe de taille de 49 à 59 mm LCT, et pas du tout celle de la catégorie de 36 à 46 mm LCT (Richards et Cobb 1986). Le crabe nordique est un compétiteur supérieur au crabe commun (Cobb *et al.* 1986) et l'on en déduit que le homard domine davantage sur le crabe commun au niveau de la compétition pour l'espace.

Sur des substrats meubles, on a observé que des homards de 100 à 200 g pouvaient s'approprier tous les abris occupés par les crabes nordiques dont le poids variait de 44 à 404 g. Les crabes (commun et nordique) étant plus flexibles dans l'utilisation de leur habitat, peuvent facilement s'enfouir pour s'abriter, évitant ainsi de dépenser de l'énergie en affrontant le homard (Richards et Cobb 1986).

L'avantage du homard est non seulement dû à sa plus grande puissance mais il est aussi attribuable à son comportement. Les deux espèces sont nocturnes mais le homard revient régulièrement à son abri au cours de la nuit alors que le crabe, plus errant, ne se réfugie généralement qu'à l'aube, après que le homard se soit abrité. Le homard occupe donc généralement un abri avant le crabe, ce qui lui donne l'avantage du premier occupant. L'animal est alors en meilleure position pour conserver son abri même si l'intrus est de taille lui attribuant normalement la supériorité de combat (Schoener 1983, Cobb *et al.* 1986). Les interactions pour l'obtention d'un abri ne peuvent donc être que rarement en faveur du crabe.

Malgré des efforts intensifs d'observation en plongée, Ennis (1983) n'a jamais observé de comportement d'agression entre un homard et un crabe commun pour l'obtention d'un abri. La dominance du homard s'exprime probablement sans passer par des agressions, le crabe fuyant la présence d'un homard. Des différences entre le homard et le crabe commun, dans la façon d'utiliser l'espace et la nourriture permet la coexistence de ces deux espèces sur les mêmes substrats (Hudon et Lamarche 1989).

Les relations de compétition entre le crabe commun et le homard sont complexes et peuvent différer selon le stade ontogénique de l'une ou l'autre espèce. Il existe très peu d'information sur les relations de compétition des tout premiers stades benthiques. Le moment de l'établissement benthique et la densité élevée de postlarves de crabe commun s'établissant une année donnée sur un substrat, relativement à la densité de postlarves de homard, pourrait potentiellement nuire à l'établissement éventuel des homards, en monopolisant l'espace disponible (Peter Lawton, MPO, St. Andrew's NB, communication personnelle). En Europe,

on a récemment mis en évidence que le crabe tourteau (*Cancer pagurus*) pouvait potentiellement inhiber l'établissement benthique de jeunes homards (*Homarus gammarus*), particulièrement dans les cas où les abris étaient limités (Finsterle *et al.* 1995). Des travaux sur les relations de compétition entre les premiers stades benthiques de homard et de crabe commun sont présentement en cours dans le Golfe du Maine. Les résultats de ces travaux pourront fournir dans un proche avenir un éclairage nouveau sur la relation entre ces deux espèces, à un moment critique et déterminant du cycle de vie du homard, soit au moment de l'établissement benthique.

2.0. NOURRITURE

2.1. Crabe commun

2.1.1. Diète des différents stades

À notre connaissance, le régime alimentaire des larves et des postlarves de crabe commun n'a fait l'objet d'aucune étude spécifique. On présume qu'elles se nourrissent principalement d'invertébrés comme le font d'autres espèces de décapodes et comme le font aussi les stades benthiques plus âgés. En captivité, elles sont généralement nourries avec *Artemia salina* (Bigford 1979).

La diète des stades juvéniles et adultes de crabe commun est mieux documentée. Les proies que l'on retrouve le plus souvent dans les estomacs des juvéniles et des adultes sont principalement des pélecypodes (*Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *Ensis directus*), des polychètes (*Harmathoe* sp., *Lepidonotus* sp., *Phorusa affinis*), des crustacés des genres *Pagurus* et *Cancer*, des amphipodes, des oursins verts (*Strongylocentrotus droebachiensis*) et des restes de poisson (Scarratt et Lowe 1972, Drummond-Davis *et al.* 1982, Hudon et Lamarche 1989, Stehlik 1993) (Tableau 1). Dans les eaux froides de la Minganie, Bérubé (1989) a observé en plongée sous-marine que les proies consommées le plus fréquemment par le crabe commun étaient les oursins verts (60 % des cas) et le buccin *Buccinum undatum* (12 %). Dans un estomac plein, on retrouve cependant généralement que deux ou trois proies en moyenne (Bérubé 1989). Le régime alimentaire du crabe commun reflète un certain opportunisme (Hudon et Lamarche 1989). Ceci a aussi été signalé par Bérubé (1989) qui a observé que le crabe commun utilisait certaines ressources alimentaires plus intensément que d'autres, selon leur disponibilité dans le milieu. La proie dominante représente normalement en moyenne de 20 à 44 % du volume total du contenu stomacal. On a déjà observé que *M. modiolus* pouvait contribuer jusqu'à 44 % du volume des proies consommées sur certains fonds rocheux des côtes madeliniennes (Hudon et Lamarche 1989).

La diète du crabe commun varie avec la taille (Hudon et Lamarche 1989, Stehlik 1993). Stehlik (1993) a observé que les polychètes constituaient la plus grande partie de la diète des crabes dont la taille était supérieure à 49 mm LC. Les crabes plus petits (30-49 mm LC) se nourrissent principalement d'amphipodes.

La détermination du régime alimentaire d'une espèce à partir des contenus stomacaux présente certaines limitations liées entre autres au temps de résidence des différents proies dans l'estomac. Il existe aussi des biais qui peuvent être introduits par la technique qu'utilise une espèce pour ingérer sa proie. En ce sens, l'importance de l'oursin vert dans la diète du crabe commun serait sous-estimée par l'analyse des contenus stomacaux. Les observations réalisées en plongée sous-marine par Drummond-Davis *et al.* (1982) montrent que le crabe commun est capable d'ingérer les parties molles de l'oursin et de rejeter les tests calcaires servant à l'identification de l'espèce lors de l'analyse des contenus stomacaux. Bérubé (1989) a observé que la fréquence d'occurrence de l'oursin vert dans les estomacs de crabe commun examinés n'était que de 14 %, alors qu'en plongée sous-marine, les oursins constituent les proies les plus fréquemment consommées (60 % des cas).

Au cours d'expériences menées en bassin, on a observé que le crabe commun préférerait s'alimenter en premier lieu de la moule bleue *Mytilus edulis*, puis en second lieu de la mye tronquée, *Mya truncata*, lorsqu'on lui offrait une variété d'organismes représentatifs des communautés benthiques de la Minganie (Bérubé 1989). Le crabe commun préfère nettement la moule bleue à l'oursin vert, lorsqu'on lui offre le choix en bassin (Drummond-Davis *et al.* 1982). Sur un substrat meuble, le crabe commun est capable de déloger un bivalve ou un polychète enfoui, l'écraser si nécessaire et le consommer. Le crabe commun est reconnu pour être une espèce très active pouvant se déplacer rapidement en milieu ouvert. Il utilise des tactiques de prédation centrées sur la rapidité et l'agilité de certains mouvements. Cette efficacité le rend moins vulnérable aux prédateurs (Moody et Steneck 1993).

2.1.2. Relations prédateur (crabe commun) - proie (homard)

Des expériences menées à l'intérieur d'enclos, installés en milieu naturel, ont montré que le crabe commun était capable de capturer les premiers stades benthiques de homard sur un substrat de vase. Il n'en a pas été capable cependant sur un substrat de roche (Roach 1983). Les postlarves de homard habitent presque exclusivement les substrats composés de roches et de galets (Wahle et Steneck 1991). La prédation du homard par le crabe commun est vraisemblablement négligeable en milieu naturel, d'autant plus que les crabes tendent à occuper et à s'alimenter davantage sur les fonds sablonneux au fur et à mesure qu'ils atteignent des tailles qui pourraient leur permettre d'exercer une prédation sur les homards juvéniles. Dans des habitats contigus ou même en sympatrie, il n'y a aucune évidence que le homard compose une partie significative de la diète du crabe (Scarratt et Lowe 1972, Hudon et Lamarche 1989, Wahle et Steneck 1992). Elnor et Jamieson (1979) ont déjà rapporté que le crabe commun pouvait consommer du homard mais l'importance de ce phénomène n'a pas été précisée. La faiblesse du crabe commun à exercer une prédation sur le homard a d'ailleurs été démontrée par Wahle et Steneck (1992), au cours d'une expérience menée en milieu naturel, où des homards de taille inférieure à 25 mm LCT étaient ficelés à un substrat. Les expériences se sont déroulées durant le jour et des enregistrements vidéos ont été faits montrant que ces jeunes homards n'étaient pas attaqués par les crabes communs peuplant densément les fonds. D'autre part, une étude du régime alimentaire intégrant les activités diurnes et nocturnes du crabe commun, réalisée sur fonds de roche et de gravier dans l'infralittoral des Îles-de-la-Madeleine, ont montré que les

crabes se nourrissent très peu de homard, quoiqu'occasionnellement, on ait retrouvé des fragments de homard (possiblement des exuvies) dans les estomacs de gros crabes communs (Hudon et Lamarche 1989).

2.2. Homard

2.2.1. Diète des larves

Les larves de homard sont essentiellement carnivores (Herrick 1895). Elles se nourrissent de microplancton neustonique ou de plancton émergeant près de la surface suite à des mouvements verticaux. Certaines observations laissent croire que les larves sont des prédateurs visuels (Williams 1907, Cobb *et al.* 1983), mais l'activité alimentaire nocturne des stades IV planctoniques suggère l'utilisation d'un autre sens pour détecter la présence de leur proie (Juinio et Cobb 1992). Chacun des stades larvaires peut ingérer des proies atteignant leur propre taille et à chacun des stades, on note une préférence marquée pour les proies de plus grande taille (Juinio et Cobb 1992, Fradette et Gendron, données non publiées). On observe une certaine similitude dans le type de proies ingérées par les quatre stades larvaires, surtout en ce qui concerne la composition spécifique de la diète (Fradette et Gendron, données non publiées). Les larves s'alimentent surtout de cladocères, de copépodes et de larves de crabes brachyours. Les proies dominantes appartiennent aux genres *Podon*, *Temora*, *Centropages*, *Acartia*, *Tortanus*, *Calanus* et *Cancer* (Herrick 1895, Williams 1907, Lebour 1922, Templeman et Tibbo 1945, Varma 1979, Harding *et al.* 1982, 1983, Jarvis 1985, Juinio et Cobb 1992) (Tableau 1; Figures 1 et 2).

La nourriture ingérée semble être étroitement liée à la composition zooplanctonique du milieu environnant, indiquant un fort degré d'opportunisme (Harding *et al.* 1983, Juinio et Cobb 1992, Fradette et Gendron, données non publiées). Tel que mentionné plus haut, on a observé aux Îles-de-la-Madeleine, que les larves de homard étaient présentes dans la colonne d'eau en même temps que les derniers stades larvaires de crabe commun (stades IV, V et mégalope) (Hudon et Fradette 1993), ce qui tend à se refléter dans la diète des larves de homard (Fradette et Gendron, données non publiées). On a de plus observé une certaine complémentarité entre les cycles saisonniers d'apparition des copépodes et des larves de crabes, comblant ainsi les besoins alimentaires des larves de homard. En fait, on a observé que la première moitié du cycle saisonnier d'apparition des larves de homard dans le plancton suivait de près celui des copépodes. Ensuite, les larves de crabes, s'alimentant vraisemblablement aussi de copépodes, prenaient de plus en plus d'importance dans la diète des larves de homard, à l'approche de leur établissement benthique (Fradette et Gendron, données non publiées).

2.2.2. Diète des premiers stades benthiques cryptiques

Les travaux en laboratoire simulant le milieu de vie des postlarves benthiques révèlent qu'elles sont à la fois des prédateurs suspensivores et des carnivores poursuivant leur proie dans les environs immédiats de leur abri ou de leur terrier (Lawton 1987, Barshaw et Bryant-Rich

1988, Barshaw 1989, Lavalli et Barshaw 1989, Lavalli 1991). Les stades IV et V peuvent ingérer du supraplancton ou de l'épiplancton de taille supérieure à 70 μ m, et des espèces benthiques comme des amphipodes (Barshaw et Bryant-Rich 1988, Lavalli et Barshaw 1989). Ce comportement alimentaire est similaire à ce qui avait déjà été observé chez *Homarus gammarus* (Berrill 1974). Comme pour les stades planctoniques, on a observé que des cellules phytoplanctoniques se retrouvaient à l'occasion dans les contenus stomacaux des premiers stades benthiques. Cependant Lavalli (1991) a démontré qu'une diète ne comportant que des diatomées était nettement sous-optimale pour leur croissance et leur survie. Des changements structurels et comportementaux surviennent après la septième mue (stades VIII et suivants) entraînant une modification du comportement alimentaire, notamment l'abandon du mode suspensivore (Lang *et al.* 1977, Govind 1984, Lavalli 1991).

2.2.3. Diète des stades benthiques mobiles

Patron général et variations ontogéniques

La diète des stades benthiques du homard a fait l'objet de quelques travaux couvrant relativement bien l'aire de répartition de l'espèce dans sa phase benthique mobile (Figure 1). L'analyse des contenus stomacaux des divers milieux montrent que certains décapodes, mollusques, polychètes et échinodermes dominent en nombre, en volume ou en poids. La diète peut être complétée par une multitude d'invertébrés benthiques, de plantes marines et de poissons (Tableau 1). Les espèces du genre *Cancer* et dans une moindre mesure celles des genres *Pagurus*, *Homarus* et *Hyas* chez les décapodes apparaissent souvent en tête de liste quant leur importance (fréquence d'occurrence ou indice de réplétion) dans les contenus stomacaux (Figures 3A et 3B). Selon les habitats fréquentés, les bivalves *Mytilus edulis* et *Modiolus modiolus* constituent des proies toutes aussi importantes que les décapodes. *Lacuna vincta* contribue aussi de façon significative à l'alimentation du homard, de façon plus marquée cependant dans les eaux les plus chaudes. Les échinodermes, *Strongylocentrotus droebachiensis* et *Ophiopholis aculeata*, sont ingérés en abondance par les homards, notamment dans les eaux froides de Terre-Neuve et du sud-ouest de la Nouvelle-Écosse. Les polychètes et plus particulièrement les néréidés ont une fréquence d'occurrence généralement élevée, mais la biomasse ingérée est habituellement peu élevée, sauf au printemps.

La diète du homard est assez similaire, d'un point de vue qualitatif, tout au long de sa phase benthique mobile. Cependant, avec l'accroissement de taille, le homard devient plus mobile et sa capacité d'attaque s'accroît de telle sorte qu'il peut s'approprier une plus grande diversité de proies, dont entre autres, des proies plus mobiles (Elner et Campbell 1987). Des changements ontogéniques se manifestent aussi au niveau de la taille des proies sélectionnées (Reddin 1973, Carter et Steele 1982a). Au fil de sa croissance, le homard sélectionne des tailles de plus en plus grandes. Des changements ontogéniques ont été observés quant aux proportions relatives des différentes composantes de la diète. Dans les eaux côtières de Terre-Neuve, les immatures consomment des oursins verts *Strongylocentrotus droebachiensis*, des moules bleues *Mytilus edulis* et des ophiures en plus grande proportion que les adultes (Carter et Steele 1982b). Dans le détroit de Northumberland, on a observé que plus les homards se rapprochaient de la

maturité sexuelle, plus ils consommaient de crabes, des moules et des poissons, et de moins en moins d'échinodermes (Scarratt 1980). Les résultats de Scarratt montrent également que les individus de la catégorie de taille de 50 à 60 mm LCT sont plus particulièrement friands de tunicés et de polychètes au printemps que toute autre classe de taille. Weiss (1970) a observé que la fréquence d'ingestion des grands groupes de proies mentionnés plus haut, était relativement indépendante de la taille des homards pour des individus en intermue ou dans leurs premières phases de la mue, à quelques exceptions près. Les hydres apparaissent plus fréquemment dans les contenus stomacaux des individus de taille inférieure à 50 mm LCT. La fréquence d'ingestion des gastéropodes et de petits crustacés (amphipodes, cirripèdes, isopodes et copépodes) est plus faible chez les adultes de 80 à 100 mm LCT, que chez les juvéniles et les premiers stades benthiques. Il a observé que les homards ingéraient de plus en plus de décapodes et de bivalves, et de moins en moins de polychètes et d'ascidies avec l'accroissement de leur taille. L'examen du régime alimentaire en fonction du sexe n'a montré aucune différence notable (Weiss 1970, Ennis 1973).

Variations géographiques et saisonnières

Les communautés benthiques du milieu influent dans une certaine mesure sur le régime alimentaire du homard (Leavitt *et al.* 1979, Carter et Steele 1982b, Elner et Campbell 1987); le contenu stomacal est plus diversifié dans les milieux rocheux avec couverture algale, comparativement aux milieux rocheux découverts (Elner et Campbell 1987, Hudon et Lamarche 1989). Les homards consomment davantage d'oursins verts sur les substrats durs dénudés (Elner et Campbell 1987).

Weiss (1970), Ennis (1973), Elner et Campbell (1987) ont relevé une composante saisonnière dans l'alimentation du homard, qui varie selon les régions. Sur les substrats rocheux dénudés du sud-ouest de la Nouvelle-Écosse, l'oursin vert, les ophiures, les homards (possiblement des exuvies) et les crabes brachyours sont moins importants dans la diète au cours de l'hiver (Elner et Campbell 1987). À Terre-Neuve, par contre, la fréquence d'occurrence du crabe commun dans les estomacs de crabe est apparue plus élevée durant l'hiver (Ennis 1973). Scarratt (1980) a comparé la diète des homards à carapace dure (en intermue ou en prémue) de mai à octobre dans le détroit de Northumberland, et les résultats indiquent que les moules sont davantage consommées en mai et juin alors que les étoiles de mer sont ingérées principalement en août et en septembre; de plus, l'importance de l'oursin vert croît de mai à octobre et celle du crabe augmente de juillet à septembre. Le pic d'ingestion des crabes apparaît être relié à leur plus grande vulnérabilité en période de mue et celui des polychètes survient au moment où ils sortent des sédiments pour se déplacer plus fréquemment dans la colonne d'eau au printemps (Weiss 1970, Scarratt 1980). L'ingestion de polychètes entraînerait une accumulation de lipides dans l'hépatopancréas indépendamment de l'état de mue de l'animal. À Long Island, l'oursin vert, les ophiures, le homard lui-même et les crabes brachyours sont proportionnellement moins importants dans la diète au cours de l'hiver que pendant juillet et août (Weiss 1970).

Variations reliées à la mue

Des changements majeurs dans l'alimentation surviennent au cours du cycle de mue de l'animal. Les homards à carapace molle venant de muer (stade A) ingèrent des aliments plus riches en minéraux, en calcium et des protéines à plus forte teneur en phénylalanine et en valine que les homards en intermue (Weiss 1970, Leavitt *et al.* 1979). La tendance à l'ingestion d'aliments à plus forte teneur en calcium s'intensifie aussi à l'approche de la mue. Ennis (1973) rapporte que la consommation de crabe s'atténue de juillet à septembre (période précédant la mue) alors que la consommation d'oursins et d'étoiles de mer augmente. En prémue (stade D₀ à D₄) la consommation de polychètes, de tuniciés, de fragments de coquilles prend aussi une plus grande importance dans la diète du homard. Les activités alimentaires du homard sont réduites durant la période précédant ou suivant l'exuviation; il se nourrit alors essentiellement de proies peu mobiles (chitons ou mollusques) ou de matière inerte comme son exuvie. C'est en intermue (stade C) que les homards semblent s'alimenter le plus. On a observé que le contenu stomacal des homards était plus riche en protéines et en énergie que lorsque les homards étaient en postmue récente (stade B, C₀ ou C₁) (Leavitt *et al.* 1979).

Préférences et stratégie alimentaire

Selon Weiss (1970), les différences saisonnières mentionnées ci-dessus s'expliqueraient en partie par la nature opportuniste du homard; elles seraient reliées surtout à la disponibilité d'une source de nourriture recherchée plutôt qu'à un changement de préférence dans la diète. Cependant, les études menées en laboratoire confirment que l'importance relative des principaux éléments de la diète du homard de tout stade benthique résulte d'une certaine préférence à l'égard des crustacés, des mollusques et des polychètes sur les échinodermes et diverses autres proies (McLeese 1970, Wilder 1973, Reddin 1973, Breen 1974, Carter et Steele 1982a, Ojeda 1987, Ojeda et Dearborn 1991). Entre autres, les travaux de laboratoire d'Evans et Mann (1977) ont révélé que le homard limitait sa consommation d'oursins verts même lorsque l'espèce était abondante. Le homard ingère une proportion constante d'oursin vert, par rapport au crabe commun (0,6 g d'oursin/g de crabe), et ce même s'il est relativement en plus grande abondance (5 g d'oursin vert/g de crabe commun).

Evans et Mann (1977) et Ojeda et Dearborn (1991) concluent que le homard, comme d'autres prédateurs benthiques mobiles, tend à sélectionner des proies riches en énergie comme les crustacés, en particulier le crabe commun dont la valeur énergétique dépasse largement celle des moules bleues et des oursins verts. De plus, Logan et Epifanio (1978) et Leavitt *et al.* (1979) classifient le homard comme appartenant à une catégorie d'invertébrés tirant leur énergie des protéines principalement. Les contenus stomacaux examinés par Leavitt *et al.* (1979) ont montré une teneur moyenne en protéines de 27% et une valeur énergétique se situant autour de 7,3 KJ/g de homard. Quatre-vingt-sept pour-cent de l'énergie proviendrait de l'ingestion de protéines. Le rapport protéines:énergie dans la diète du homard semble assez constant et pourrait apparemment jouer un rôle déterminant dans l'alimentation de l'espèce (Leavitt *et al.* 1979).

2.2.4. Importance du crabe commun dans la diète du homard. Relations prédateur (homard) - proie (crabe commun).

Les résultats des analyses de contenus stomacaux de homard révèlent que le crabe commun constitue une proie importante durant toute la vie du homard, même à partir du premier stade larvaire. Dans certains milieux, le crabe commun demeure la proie la plus importante du homard (Scarratt 1980, Carter et Steele 1982a, Hudon et Lamarche 1989) (Figures 2, 3A et 3B). Mis à part les postlarves cryptiques, la fréquence d'occurrence du crabe commun dans les estomacs des homard peut atteindre 100 % et n'est inférieure à 15 % qu'au moment où son activité alimentaire est réduite, soit lors de la mue. Jusqu'à ce que les pinces soient suffisamment dures pour capturer une proie, le homard se nourrit peu d'espèces mobiles comme le crabe commun (Weiss 1970, Ennis 1973, Scarratt 1980, Elner et Campbell 1987). De façon générale, la contribution du crabe commun dans l'indice de réplétion (volumétrique ou pondéral) de l'estomac du homard suit le même patron que la fréquence d'occurrence. Tous les indices d'abondance indiquent donc que le crabe commun est une proie importante pour le homard.

Il existe un cycle saisonnier dans la fréquence d'occurrence du crabe commun dans les estomacs de homard et ce cycle montre des variations géographiques (Weiss 1970, Ennis 1973, Scarratt 1980). Par exemple, en hiver, la fréquence d'occurrence du crabe commun dans les estomacs des homards est élevée à Terre-Neuve (Ennis 1973) et faible dans le détroit de Northumberland et à Long Island (Weiss 1970, Scarratt 1980). Les crabes communs en mue seraient relativement plus vulnérables et on pense que la mue des crabes en milieu côtier terreneuvien pourrait se produire en hiver et expliquer ainsi la plus grande importance qu'a le crabe dans l'alimentation du homard à cette saison (Ennis 1973).

Nous avons déjà mentionné certaines faiblesses et biais liés à l'analyse des contenus stomacaux. Les méthodes d'analyse des contenus stomacaux sont basées sur la présence de parties dures des proies dans les estomacs. Il y a certaines évidences à l'effet que le homard ingérerait préférentiellement les parties molles des grosses proies comme le crabe commun, l'oursin vert, la moule bleue et autres mollusques (Herrick 1895, Weiss 1970, Carter et Steele 1982b). Si tel était le cas, la sélection de proies telles que le crabe commun et la moule bleue serait encore plus grande que ne le laisse croire les analyses de contenus stomacaux. La sélection négative observée pour des espèces comme l'oursin serait aussi dans de cas moins grande qu'elle n'y paraît. Ce type de biais n'affecterait pas l'indice de sélection calculé pour des espèces consommées entières telles que les polychètes, les ophiures, les étoiles de mer, les amphipodes, les copépodes, les cirripèdes, les petits tuniciés (*Molgula* sp.), les petits gastéropodes et les pélecypodes (Herrick 1895, Scarratt 1980, Carter et Steele 1982a). La méthode d'étude de sélection alimentaire peut être également biaisée, si le temps de résidence dans l'estomac des parties dures des diverses proies diffèrent. À ce sujet, l'unique expérience menée en laboratoire par Carter et Steele (1982a) indique que le taux d'évacuation des parties dures des grosses proies comme le crabe commun, la moule bleue et l'oursin vert est assez similaire. Les biais inhérents aux méthodes d'étude de la sélection des proies, basées sur l'analyse des contenus stomacaux, n'entraîneraient vraisemblablement pas de surestimation de la sélection du crabe commun par le homard.

Des expériences menées en laboratoire montrent que le homard est bien adapté à capturer le crabe commun. Il a notamment la capacité de détecter l'odeur du crabe commun. Les métabolites de ce dernier provoquent une réponse de recherche de nourriture de la part du homard, d'une manière beaucoup plus forte que pour les autres espèces (Carter et Steele 1982a). Le homard attaque et se nourrit de crabes vivants en bassin ou en nature avec un patron relativement constant: il attrape les pattes marcheuses de l'animal avec ses pinces, les enlève, broie la carapace pour l'ouvrir et prélève les tissus mous avec ses maxillipèdes. Des exemples de dépouilles figurent dans les travaux de Weiss (1970) et Reddin (1973). Les parties non ingérées comportent surtout des morceaux de pattes marcheuses et de pinces broyées (Carter et Steele 1982a). On a estimé que le temps qu'un homard met à se nourrir de crabe est d'environ 100 minutes desquelles 9 sont consacrées à la capture, 33 à l'immobilisation et à l'ouverture de la carapace et 58 à la consommation (Reddin 1973). Evans et Mann (1977) ont estimé qu'un homard devait poursuivre en moyenne 42 crabes pour réussir à en consommer un, en captivité; ils affirment que le taux de succès serait vraisemblablement plus faible en nature, car la proie aurait plus de chance de fuir le prédateur. Le crabe commun est adapté à fuir devant les attaques du homard. Il se déplace rapidement et peut s'enfuir lorsqu'il est sur un substrat meuble. La consommation de crabe commun pourrait donc être coûteuse en terme énergétique.

On a observé que les homards immatures attaquent des crabes communs dont le poids peut représenter jusqu'à 18 % du poids (humide) du homard lui-même (Carter et Steele 1982a). En bassin, les petits crabes (< 20 mm LC) ne sont pas attaqués pas les homards immatures mais le sont par les adultes; les homards adultes préfèrent d'ailleurs cette catégorie de taille à ceux de taille plus forte (Carter et Steele 1982a, Ojeda 1987). Reddin (1973) a observé en laboratoire un homard de 1,6 kg qui n'agressait que des crabes de moins de 110 g. En nature, le homard peut passer au crible les résidus de zostère pour se nourrir de très petits crabes communs. En captivité, les homards immatures et les adultes ingèrent en moyenne de 23 à 41 % du poids d'un crabe commun (Reddin 1973, Carter et Steele 1982a). Carter et Steele (1982a) mentionnent par ailleurs que des petits homards, pesant en moyenne 64 g, ingèrent 3,6 g de crabe commun par attaque, ce qui comblerait largement leur besoin quotidien en nourriture. On rapporte qu'un homard consomme en moyenne 4,7 % de son poids humide par jour (Scarratt 1980).

Les expériences menées en laboratoire et en milieu naturel, comparant les proies disponibles à celles se retrouvant dans les estomacs montrent toutes que les homards juvéniles et adultes sélectionnent fortement le crabe commun. Cette sélection est plus importante que pour d'autres proies (moules, polychètes et *Ophiopholis aculeata*), également sélectionnées positivement (McLeese 1970, Wilder 1973, Reddin 1973, Carter et Steele 1982a, Ojeda et Dearborn 1991).

La valeur énergétique du crabe commun est relativement élevée (1,1 à 1,7 Kcal/g de poids organique humide) (Duarte *et al.* 1980, Scarratt 1980) comparativement aux autres proies potentiellement dominantes. La valeur énergétique de ces dernières ne dépasse pas 0,5 Kcal/g poids humide; elle est de 0,46 à 0,50 Kcal pour la moule bleue (Scarratt 1980, Petersen 1981), de 0,29 à 0,30 Kcal pour l'oursin vert (Brawn *et al.* 1968) et de 0,2 Kcal pour *Ophiopholis aculeata* (Scarratt 1980). D'autres crustacés et poissons pourraient s'avérer également une

source importante d'énergie mais ils sont rarement des proies dominantes (1,0 Kcal pour les isopodes, Brawn *et al.* 1968; 1,4 Kcal pour les amphipodes, Strong et Daborn 1978; > 1,7 Kcal pour le buccin, Reddin 1973). En terme d'apport énergétique, la contribution du crabe s'élève à 44 % durant la phase principale de croissance des juvéniles en automne et à 13 % au printemps. Cette contribution serait encore plus importante chez les adultes puisqu'ils consomment davantage de crabes (Scarratt 1980). De plus, la valeur énergétique de leur contenu stomacal est au moins 40 % plus élevé à l'automne qu'au printemps (Miller *et al.* 1971, Scarratt 1980). En bassin, malgré un régime alimentaire composé d'une très grande quantité d'oursins verts par rapport à la quantité de crabe offerte, le homard tire plus de 80 % de l'apport énergétique du crabe commun (Evans et Mann 1977). On a gardé en captivité pendant un an, un homard de 1,6 kg, à température ambiante typique du milieu côtier terreneuvien (min -1°C; max 12°C). Ce homard était nourri avec du crabe commun. La quantité de crabe commun ingérée de juillet à janvier s'élevait à plus de 250 cal de crabe/g de homard par mois et à moins de 125 cal durant l'autre partie du cycle annuel; la consommation de crabe commun était à son maximum en septembre, soit approximativement un mois après la mue, atteignant 532 cal. (Reddin 1973). Sous un régime thermique contrôlé et maintenu à 15°C, un homard adulte consomme en moyenne 630 cal de crabe/g de son poids par mois.

Une alimentation à base de crustacés pourrait jouer un rôle important dans le développement des gonades à l'automne; en effet, à cette saison, la croissance des ovaires des femelles s'accroît et les femelles s'alimentent encore intensément malgré la baisse de température (Ennis 1973). L'analyse des contenus stomacaux de homards prélevés en nature soutient que le crabe commun est sa plus importante source d'énergie mais aussi, sa principale source de protéines. La croissance de l'espèce en captivité est d'ailleurs reliée de près à la quantité de protéines offerte (Castell et Budson 1974). Le homard consomme plus de crabes que toute autre proie et sa teneur en protéines est parmi les plus élevées (> 20 % de son poids frais) (Vonk 1960); elle se compare avantageusement à celle de l'oursin vert (5 %) (Giese 1966, Breen 1974). La quantité mais aussi la qualité des protéines font du crabe commun une nourriture de choix pour le homard. Au niveau des postlarves, un régime alimentaire à base de protéines extraites de crabe commun produit une croissance et une survie plus élevée que des régimes à base de protéines d'oursin vert, de moule bleue ou de crevette du genre *Penaeus* (Boghen et Castell 1982). Enfin, signalons qu'une carence en crustacés dans la diète du homard provoque une coloration anormale (Hughes et Matthiessen 1962).

En résumé, l'ensemble des travaux laissent voir que le crabe commun constitue une ressource-clé pour le homard. Sur toute son aire de distribution, le homard se nourrit abondamment de crabe commun et cette proie domine dans les contenus stomacaux. Le homard montre une préférence marquée pour le crabe commun lorsqu'on lui offre un choix de proies. Le homard sélectionne le crabe commun plus que toute autre espèce. Le crabe commun est une proie de haute qualité pour le homard. Il constitue une source d'énergie et de protéines très importante. Des travaux en cours (Fradette et Gendron, données non publiées) indiquent que le taux de croissance musculaire et la vitesse de développement des gonades peuvent être influencés par la quantité de crabe commun ingéré.

2.3. Importance du crabe commun et du homard dans la diète d'autres espèces marines. Relations prédateur (poissons et autres) - proie (homard et crabe commun).

Un certain nombre de prédateurs mobiles se nourrissent de homard et de crabe commun. Ces deux crustacés ont d'ailleurs plusieurs prédateurs en commun autant au niveau de leur phase planctonique que benthique. Il existe cependant peu de travaux précisant les espèces de larves de décapodes contenues dans les estomacs de poissons pélagiques. Des bancs de maquereau bleu *Scomber scombus* peuvent s'alimenter dans les agrégations de plancton où abondent les larves de crabe commun et de homard (P. Fradette, observation personnelle). Ce poisson pélagique est d'ailleurs reconnu pour s'alimenter de larves de décapodes (Ojeda 1987, Grégoire et Castonguay 1989). Les cténophores pullulent durant le pic d'émergence des larves de décapodes (Lawton *et al.* 1983, Lux *et al.* 1983, Hudon et Fradette 1993) et la relation semi-quantitative inverse entre la densité des cténophores et la densité des larves de homard pourrait être le résultat d'une prédation intense de la part des cténophores (Lund et Stewart 1970, Collings *et al.* 1983).

Au stade benthique, la morue franche (*Gadus morhua*), la tanche-tautogue (*Tautogolabrus adspersus*), l'hémitriptère atlantique (*Hemitripterus americanus*), le chaboisseau à dix-huit épines (*Myxocephalus octodecemspinus*), le chaboisseau à épines courtes (*M. scorpius*) et la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*) sont particulièrement friands de petits crustacés dont les crabes immatures du genre *Cancer* (Hacunda 1981, Ojeda 1987). La forte consommation de petits crabes par la majorité des poissons prédateurs résulterait d'un processus très sélectif. Devant un choix de crabes dont la taille varie entre 15 et 35 mm LC, les tanches-tautogues de 20 à 28 cm préfèrent les individus de la classe de taille comprise entre 15 et 20 mm LC (Ojeda et Dearborn 1991). L'hémitriptère atlantique se nourrit par contre d'un plus vaste éventail de tailles de crustacés que les autres espèces.

En eau côtière, la vulnérabilité des homards à la prédation tend à diminuer rapidement avec l'augmentation de leur taille (Wahle et Steneck 1992). On explique ce phénomène par la rareté des prédateurs mobiles de forte taille près des côtes. Les homards à carapace dure sont virtuellement hors d'atteinte des prédateurs lorsqu'ils atteignent une certaine taille (60 mm LCT). En eau profonde cependant, où cohabitent homards et gros prédateurs, ces derniers attaquent des homards atteignant jusqu'à 110 mm LC (Wahle et Steneck 1992). Les tanches-tautogues et les chaboisseaux sont parmi les plus importants prédateurs du homard (Bigelow et Schroeder 1953, Cooper et Uzmann 1977, Ojeda 1987). Les chaboisseaux et les requins peuvent ingérer des homards atteignant respectivement jusqu'à 73 mm et 100 mm LCT.

Il a été démontré que l'efficacité de prédation des tanches-tautogues, des tautogues noirs et des chaboisseaux sur les premiers stades benthiques et les stades immatures de homard serait plus élevée sur les substrats dénudés d'algues ou sur ceux où le nombre d'abris est limité ou inexistant (Roach 1983, Richards 1984, Richards et Cobb 1986, Johns et Mann 1987, Barshaw et Lavalli 1988, Barshaw *et al.* 1994). Au sud de la distribution du homard, certains prédateurs spécialisés comme le crabe *Neopanope sayi* seraient néanmoins adaptés pour capturer des juvéniles de homard sur les substrats offrant des abris (Lavalli et Barshaw 1986, Barshaw et

Lavalli 1988). Malgré que les abris disponibles permettent aux juvéniles de se protéger contre la majorité des prédateurs (Atema *et al.* 1982, Botero et Atema 1982, Pottle et Elner 1982, Aiken et Waddy 1986), il y a, selon Wahle et Steneck (1992), de fortes évidences que la prédation restreint l'abondance des premiers stades benthiques de homard.

Les gros crabes habitent souvent des milieux où ils peuvent être à l'abri des poissons prédateurs (Ojeda 1987). Contrairement aux homards dont l'abdomen est volumineux, les crabes peuvent s'enfouir rapidement en milieu ouvert meuble et ils ont ainsi une plus grande capacité d'évitement des prédateurs. Pour les deux espèces, la prédation par les poissons aurait un effet important mais saisonnier. La majeure partie des poissons migrent en plus grande profondeur durant la saison froide (Chao 1973, Ojeda 1987).

L'importance de l'aiguillat commun (*Squalus acanthias*) comme prédateur de crustacés benthiques est peu documentée; Ojeda (1987) n'a pas retrouvé de pièces de homard ni de crabe commun dans les contenus stomacaux de l'espèce. Aux Îles-de-la-Madeleine, on a observé des fragments de homard et de crabe commun dans quelques estomacs d'aiguillats communs, et en faible abondance. La prédation du homard par l'aiguillat est apparue assez faible considérant le fait que les aiguillats (n=150) avaient été capturés sur des fonds à homard et à une période où les homards sont davantage vulnérables à cause de la mue (J.-P. Dallaire, MPO, IML, Mont-Joli, QC, communication personnelle). Les pêcheurs rapportent que les phoques peuvent effectuer une prédation importante sur le homard. Les observations réalisées dans le passé sur les contenus stomacaux de phoques du Groenland (*Phoca groenlandica*) (Beck *et al.* 1993) ou de phoques gris (*Halichoerus grypus*) (Benoît et Bowen 1990) montrent que les crustacés constituent en général une part minime de la diète de ces espèces et que le homard est pratiquement absent de la diète de ces deux espèces. L'alimentation des phoques varie cependant beaucoup selon les saisons et les sites, ce qui pourrait dans une certaine mesure expliquer l'absence de homard dans les estomacs examinés. Des observations sur les contenus stomacaux de phoques se retrouvant sur les fonds de pêche au homard pourrait apporter de nouvelles informations à ce sujet.

DISCUSSION SUR LES TENDANCES PRÉVISIBLES D'UNE EXPLOITATION DE CRABE COMMUN SUR LE HOMARD.

L'exploitation du crabe commun aura comme effet de diminuer l'abondance de crabes de grande taille, i.e. supérieure à la taille limite légale. Présentement, au Québec, cette taille est fixée à 89 mm LC (3 1/2"). Cette diminution d'abondance ne devrait pas avoir d'impact négatif immédiat sur le homard puisque ce dernier n'exerce pas de prédation sur les crabes de cette catégorie de taille. Une réduction du nombre de crabes pourrait même être bénéfique pour le homard, tel que suggéré déjà par Cobb *et al.* (1986), par le biais entre autre de la libération d'une niche alimentaire utilisable par le homard, étant donné la similitude des diètes observées entre ces deux espèces. De plus, la libération de l'espace occupé par le crabe commun pourrait potentiellement servir au homard. L'exploitation du crabe commun s'avérerait donc à première vue bénéfique pour le homard, dans la mesure où la nourriture et l'espace seraient présentement des facteurs limitants qui deviendraient directement accessibles au homard suite à l'exploitation du crabe commun.

Selon les informations dont nous disposons à l'heure actuelle, des impacts négatifs sur le homard pourraient être attendus seulement si la quantité de petits crabes, c'est-à-dire ceux sur lesquels les homards exercent une prédation, diminuait à tel point qu'ils deviendraient moins accessibles au homard. Une diminution de l'abondance des petits crabes pourrait entraîner des changements dans la quantité et la qualité de la nourriture disponible pour le homard. Le homard consomme de grandes quantités de petits crabes. L'analyse de la diète du homard révèle que les crabes non commerciaux sont des proies dominantes dans bien des habitats et pour la presque totalité des classes de taille du homard, y compris les stades larvaires. Le homard sélectionne activement le crabe commun et peu de proies disponibles n'attirent autant le homard. Le crabe est particulièrement important dans la diète du homard durant sa phase de croissance la plus active, soit après la mue et pendant le développement des ovaires chez les femelles. Parmi l'éventail des proies, le crabe apporte la plus importante contribution énergétique et protéinique à la nutrition du homard. Une diminution de la quantité de crabe commun consommée par le homard, advenant une diminution de la disponibilité de cette ressource, pourrait théoriquement être compensée par l'ingestion de plus d'aliments pour obtenir un même apport protéinique et énergétique. Miller *et al.* (1971) ont calculé que le taux de production des proies du homard était 10 fois supérieur à son taux d'ingestion et cela, sans tenir compte de la production de crabe commun. Il n'est donc pas évident que la ressource disponible (autre que le crabe commun) soit limitante. Cependant, une étude réalisée par Gendron et Fradette (données non publiées) a montré que suivant la mue, la croissance musculaire des homards était plus lente lorsqu'ils étaient nourris avec des diètes ne contenant pas de crabe commun, comparativement à une diète où le crabe commun pouvait représenter 80 % de l'apport énergétique. Les femelles soumises à des diètes ne contenant pas de crabe commun ont montré une croissance ovarienne significativement plus faible que celles nourries avec du crabe commun. Ces expériences ont montré que la consommation de moules bleues et d'oursins verts n'apportait pas les mêmes bénéfices nutritionnels, même lorsque les diètes étaient équivalentes en terme de quantité d'énergie et de protéines fournies. Dans certains milieux et plus particulièrement dans le golfe du Saint-Laurent, il y a peu de proies de remplacement ayant une valeur nutritive équivalente

au crabe commun, et étant aussi abondante et accessible pour le homard. La consommation de proies alternatives en quantité suffisante (poids, énergie et protéines) pourrait ne pas compenser totalement l'absence d'un proie de qualité comme le crabe commun.

Une moins grande disponibilité de la ressource en crabe commun pourrait prolonger la période de recherche de nourriture et rendre le homard plus vulnérable aux prédateurs. Des changements dans la quantité de crabes communs de petite taille pourraient aussi affecter l'alimentation d'un certain nombre de prédateurs mobiles (cnidaires pélagiques, poissons, crustacés et oiseaux marins). L'hypothèse que ces prédateurs compensent cette perte de nourriture en augmentant leur consommation de homards ne peut être rejetée; d'ailleurs certains d'entre eux ont une préférence pour les crustacés, une ressource riche en énergie et en protéines. La réaction des prédateurs mobiles pourrait cependant dépendre aussi de l'abondance et de la qualité des ressources alimentaires alternatives présentes dans le milieu, en terme de leur attirance, de leur vulnérabilité et de leur valeur nutritive.

Ceci dit, il n'existe présentement aucune indication à l'effet que le nombre de crabes communs est limitant pour le homard. L'équilibre actuel de l'écosystème benthique est influencé par l'exploitation d'un certain nombre d'espèces prédatrices. Cette exploitation a peut-être pu permettre l'augmentation du nombre de crabes communs par un certain relâchement de la prédation sur ceux-ci. Présentement, les crabes pourraient être en quantité non limitante pour les prédateurs. De plus, il est impossible de déterminer le niveau d'abondance de crabe commun en-deçà duquel, cette ressource deviendrait limitante pour le homard et occasionnerait les effets mentionnés ci-haut.

Nos connaissances sur la dynamique des populations de crabe commun ne nous permettent pas pour l'instant de déterminer dans quelle mesure l'exploitation du crabe commun pourra affecter l'abondance de petits crabes. De façon générale cependant, les populations naturelles sont régularisées par des facteurs dépendants de la densité. La production de jeunes croît avec une augmentation de la population parentale jusqu'à un certain seuil où le recrutement devient indépendant du stock parental. En d'autres termes, les populations ne peuvent croître de façon illimitée et des facteurs tels la capacité de support du milieu et la prédation limitent les nombres. Ainsi, une diminution du stock parental de crabe commun, suite à l'exploitation, pourrait ne pas avoir de conséquences directes sur l'abondance de petits crabes disponibles pour le homard, dans la mesure où la réduction du stock parental ne se fait pas en-deçà du seuil.

On pourrait être tenté de penser qu'une diminution du nombre de gros crabes puisse avoir un effet bénéfique sur la survie des petits crabes, en postulant, comme on l'a déjà fait pour d'autres espèces, que les gros individus limitent le nombre de petits par cannibalisme. Toutefois, il n'existe pas de preuves de cannibalisme chez le crabe commun et en plus, ce qui a été observé chez le crabe dormeur du Pacifique, *Cancer magister* c'est que le cannibalisme s'exerçait plutôt entre cohortes successives et non entre cohortes présentant de grandes différences de taille (Fernandez *et al.* 1993). On ne peut donc prédire que l'exploitation du crabe commun favorisera une augmentation du nombre de petits crabes.

Il n'existe donc pas d'évidence à l'effet que l'exploitation du crabe commun entraînera une diminution de l'abondance de crabe disponible au homard. Les risques d'une diminution du nombre de petits crabes seront cependant plus élevés s'il n'existe pas de mesures permettant de limiter l'exploitation et de s'assurer que le stock parental ne descend pas sous la valeur seuil. Le fait que les femelles soient exclues de la pêche peut laisser croire que le potentiel reproducteur ne sera pas affecté par l'exploitation, si par exemple la taille minimale de capture se situe au-delà de la taille à la maturité sexuelle. Cependant, il est reconnu que chez les crabes brachyours, les femelles ont besoin d'un mâle plus grand qu'elles pour assurer le succès de l'accouplement. La production de jeunes peut donc être affectée par la densité de mâles de forte taille. Chez le crabe dormeur du Pacifique *Cancer magister*, un congénère du crabe commun, on a observé que la taille moyenne des femelles était plus petite dans les populations fortement exploitées que dans celles soumises à des taux d'exploitation plus faibles (Smith et Jamieson 1991, 1994), et ce même si les femelles n'étaient pas exploitées. On a attribué cette situation au fait que l'absence de gros mâles empêcheraient les femelles non seulement de s'accoupler mais aussi de muer (Smith et Jamieson 1994). Une réduction de la taille des femelles aurait des incidences sur la fécondité de celles-ci et conséquemment sur la fécondité de la population. Ainsi, la survie d'une certaine proportion de mâles de grande taille devient importante dans la protection du potentiel reproducteur d'une population.

Le homard et le crabe commun présentent de fortes similitudes dans leurs préférences au niveau de l'habitat et au niveau de leur régime alimentaire. Ils se positionnent sensiblement au même niveau trophique et entretiennent avec le reste de la communauté des liens semblables; ils ont un fort degré de similitude dans leur diète et ont plusieurs prédateurs en commun. Tout au cours de leur cycle vital, autant au moment de la phase planctonique que benthique, les deux espèces vivent en étroite association et le homard utilise largement le crabe commun comme ressource alimentaire. Ces deux espèces montrent suffisamment d'interactions et d'interdépendance pour justifier une gestion serrée et prudente de l'exploitation du crabe commun afin de minimiser les risques d'impact négatif sur le homard.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le Programme Fédéral de Développement des Pêches du Québec (PFDPQ). Les auteurs tiennent à remercier Christiane Hudon, Peter Lawton et David Robichaud pour leurs commentaires sur le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Able, K. W., K. L. Heck, Jr., M. P. Fahay et C. T. Roman. 1988. Use of salt-marsh peat reefs by small juvenile lobsters on Cape Cod, Massachusetts. *Estuaries* 11: 83-86.
- Aiken, D. E. 1980. Molting and growth, p. 91-163. *In* J. S. Cobb and B. F. Phillips [ed.]. The biology and management of lobsters. Vol. 1. Physiology and behavior. New-York, USA, Academic Press.
- Aiken, D. E. et S. L. Waddy. 1986. Environmental influence on recruitment of the American lobster, *Homarus americanus*: A perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2258-2270.
- Anonyme. 1978. Distribution and abundance of lobster larvae in Block Island Sound. Final report produced by Raytheon Company for New England Power Co., Contract no 24091-A, Westboro, MA. 88 p.
- Anonyme. 1980. Seabrook ecological studies, January through December 1978. Plankton. Technical report X-5. Prepared by Normandeau Associates Inc. for the Public Service Company of New Hampshire, Manchester, New Hampshire. 100 p.
- Atema, J., S. Jacobson, E. Karnofsky, S. Oleszko-Szuts et L. S. Stein. 1979. Pair formation in the lobster, *Homarus americanus*: behavioral development, pheromones and mating. *Mar. Behav. Physiol.* 6: 277-296.
- Atema, J., D. F. Leavitt, D. E. Barshaw et M. C. Cuomo. 1982. Effects of drilling muds on behavior of the American lobster, *Homarus americanus*, in water column and substrate exposure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 675-690.
- Attard, J. et P. Fradette. 1985. Développement des oeufs et fécondité des femelles de homard (*Homarus americanus*) aux Iles-de-Madeleine, Québec. CSCPCA Doc. Rech. 85/15. 22p.
- Barshaw, D. E. 1988. The substrate-related behavior and predator-prey interactions of the early juvenile lobster, *Homarus americanus*. Thèse Ph.D. Boston University. 105 p.
- Barshaw, D. E. 1989. Growth and survival of early juvenile American lobsters, *Homarus americanus*, on a diet of plankton. *Fish. Bull.* 87: 366-370.
- Barshaw, D. E., K. E. Able et K. L. Heck, Jr. 1994. Salt marsh peat reefs as protection for postlarval lobsters *Homarus americanus* from fish and crab predators: comparisons with other substrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106: 203-206.
- Barshaw, D. E. et D. R. Bryant-Rich. 1988. A long-term study on the behavior and survival of early juvenile American lobster, *Homarus americanus*, in three naturalistic substrates: eelgrass, mud, and rock. *Fish. Bull.* 86: 789-796.

- Barshaw, D. E. et K. L. Lavalli. 1988. Predation upon postlarval lobsters *Homarus americanus* by cunners *Tautogolabrus adspersus* and mud crabs *Neopanope sayi* on three different substrates: eelgrass, mud and rocks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 48: 119-123.
- Beck, G. C., M. O. Hammill et T.G. Smith. 1993. Seasonal variation in the diet of harp seals (*Phoca groenlandica*) from the Gulf of St. Lawrence and western Hudson Strait. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1363-1371.
- Benoît, D. et W. D. Bowen. 1990. Seasonal and geographic variation in the diet of grey seals (*Halichoerus grypus*) in Eastern Canada, p. 215-226. *In*: W. D. Bowen [ed.] Population biology of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) in relation to its intermediate and seal hosts. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 222.
- Bergeron, J. 1967. Contribution à la biologie du homard (*Homarus americanus*) des Iles-de-la-Madeleine. *Naturaliste Can.* 94: 169-207.
- Berrill, M. 1974. The burrowing behavior of the newly-settled lobsters, *Homarus vulgaris* (Crustacea-Decapoda). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 54: 797-801.
- Bertran, R. 1984. Sélection du substrat et construction d'abris par le jeune homard européen (*Homarus gammarus*). Thèse de doctorat de 3ième cycle, Université de Rennes I. 233 p.
- Bérubé, M. 1989. Partage des ressources entre le crabe tourteau, *Cancer irroratus* Say, et le crabe araignée, *Hyas araneus* Linnée, au nord du golfe du Saint-Laurent. Thèse M.Sc. Université Laval, QC. 109 p.
- Bibb, B. G., R. L. Hersey et R. A. Marcello, Jr. 1983. A comparison of lobster larvae sampling using neuston and Tucker nets. U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-775: 63-64.
- Bigelow, H. B. et W. C. Schroeder. 1953. Fishes of the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin* 74. Fishing Bulletin of the fish and wildlife Service. 53. 577 p.
- Bigford, T. E. 1979. Synopsis of the biological data on the rock crab, *Cancer irroratus* Say. NOAA Technical Rep. NMFS Circ. 426 U.S.A. 26 p.
- Boghen, A. D. et J. D. Castell. 1982. The effects of several dietary protein concentrations and different lipid levels on growth and development of juvenile lobsters (*Homarus americanus*). *J. Shellfish Res.* 2: 109.
- Bologna, P. A. X. et R. S. Steneck. 1993. Kelp beds as habitat for American lobster *Homarus americanus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100: 127-134.

- Botero, L. et J. Atema. 1982. Behavior and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. J. Crust. Biol. 2(1): 59-69.
- Boudreau, B., E. Bourget et Y. Simard. 1990. Benthic invertebrate larval response to substrate characteristics at settlement: shelter preferences of the American lobster *Homarus americanus*. Mar. Biol. 106:191-198.
- Boudreau, B., Y. Simard et E. Bourget. 1991. Behavioural responses of the planktonic stages of the American lobster, *Homarus americanus* to thermal gradients, and ecological implications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 76: 13-23.
- Boudreau, B., Y. Simard et E. Bourget. 1992. Influence of a thermocline on vertical distribution and settlement of post-larvae of the American lobster *Homarus americanus* Milne-Edwards. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 162: 35-49.
- Boudreau, B., E. Bourget et Y. Simard. 1993a. Behavioural responses of competent lobster postlarvae to odor plumes. Mar. Biol. 117: 63-69.
- Boudreau, B., E. Bourget et Y. Simard. 1993b. Effect of age, injury, and predator odors on settlement and shelter selection by lobster *Homarus americanus* postlarvae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 93: 119-129.
- Brawn, V. M., D. L. Peer, et R. J. Bentley. 1968. Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret's Bay, Nova Scotia. J. Fish. Res. Board Can. 25(9): 1803-1811.
- Breen, P. A. 1974. Relations among lobsters, sea urchins and kelp in Nova Scotia. Thèse Ph.D. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia. 190 p.
- Caddy, J. F. et C. Stamatopoulos. 1990. Mapping growth and mortality rates of crevice-dwelling organisms onto a perforated surface: the relevance of "cover" to the carrying capacity of natural and artificial habitats. Estuar. Coast. Shelf Sci. 31: 87-106.
- Campbell, A. 1986. Migratory movements of ovigerous lobsters, *Homarus americanus*, tagged off Grand Manan, Eastern Canada. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2197-2205.
- Campbell, A. et A. B. Stasko. 1985. Movements of tagged American lobsters, *Homarus americanus*, off southwestern Nova Scotia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 229-238.
- Campbell, A. et A. B. Stasko. 1986. Movement of lobster (*Homarus americanus*), tagged in the Bay of Fundy, Canada. Mar. Biol. 92: 393-404.
- Carter, J. A. et D. H. Steele. 1982a. Attraction to and selection of prey by immature lobsters (*Homarus americanus*). Can. J. Zool. 60: 326-336.

- Carter, J. A. et D. H. Steele. 1982b. Stomach contents of immature lobsters (*Homarus americanus*) from Placentia Bay, Newfoundland. *Can. J. Zool.* 60: 337-347.
- Castell, J. D. et S. D. Budson. 1974. Lobster nutrition: the effect on *Homarus americanus* of dietary protein levels. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 1363-1370.
- Chao, L. N. 1973. Digestive system and feeding habits of the cunner, *Tautoglabrus adspersus*, a stomachless fish. *Fish. Bull.* 71: 565-586.
- Chiasson, L. 1984. Écologie des stades larvaires et juvéniles du crabe tourteau (*Cancer irroratus* Say, 1817), dans le détroit de Northumberland, Canada. Thèse M.Sc. Université de Moncton. 42 p.
- Cobb, J. S. 1968. Delay of moult by the larvae of *Homarus americanus*. *J. Fish. Res. Board Can.* 25(10): 2251-2253.
- Cobb, J. S. 1971. The shelter related behavior of the lobster, *Homarus americanus*. *Ecology* 52: 109-115.
- Cobb, J. S., T. Gulbransen, B. F. Phillips, D. Wang et M. Syslo. 1983. Behavior and distribution of larval and early juvenile *Homarus americanus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 2184-2188.
- Cobb, J. S., D. Wang, R. A. Richards et M. J. Fogarty. 1986. Competition among lobsters and crabs and its possible effects in Naragansett Bay, Rhode Island, p. 282-290. *In* G. S. Jamieson and N. Bourne [ed.]. North Pacific workshop on stock assessment and management of invertebrates. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 92.
- Collings, W. S., C. Cooper-Sheehan, S. C. Hughes et J. L. Buckley. 1983. The spatio-temporal distribution of American lobster, *Homarus americanus*, larvae in the Cape Cod Canal and approaches. *U. S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF* 775: 35-40.
- Cooper, R. A. 1970. Retention of marks and their effects on growth, behavior, and migrations of the American lobster, *Homarus americanus*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99: 409-417.
- Cooper, R. A. et J. R. Uzmann. 1971. Migrations and growth of deep-sea lobsters, *Homarus americanus*. *Science* 171: 288-290.
- Cooper, R. A., R. A. Clifford et C. D. Newell. 1975. Seasonal abundance of the American lobster, *Homarus americanus*, in the Boothbay Region of Maine. *Trans. Am. Fish. Soc.* 104: 669-674.

- Cooper, R. A. et J. R. Uzmann 1977. Ecology of juvenile and adult clawed lobsters, *Homarus americanus*, *Homarus gammarus*, and *Nephrops norvegicus*, p. 187-208. In: B. F. Phillips and J. S. Cobb [ed.]. Workshop on lobster and rock lobster ecology and physiology. Cir. Csiro, Div. Fish. Oceanogr. (Aust.) 7.
- Cooper, R. A. et J. R. Uzmann. 1980. Ecology of juvenile and adult *Homarus*, p. 97-142. In J. S. Cobb and B. F. Philips [ed.]. The biology and management of lobsters. Vol. II, Academic Press, New York, NY.
- Dibacco, C. et J. D. Pringle 1992. Larval lobster (*Homarus americanus*, H. Milne Edwards, 1837) distribution in a protected Scotian Shelf bay. J. Shellfish Res. 11(1): 81-84.
- Drummond-Davis, N. C., K. H. Mann et R. A. Pottle. 1982. Some estimates of population density and feeding habits of the rock crab, *Cancer irroratus*, in a kelp bed in Nova Scotia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 636-639.
- Dow, R. L. 1974. American lobsters tagged by Maine commercial fishermen, 1957-59. Fish. Bull. 72: 622-623.
- Duarte, W. E., F. Jara et C. A. Moreno. 1980. Energetic content of several benthic invertebrates from the Chilean coast and annual fluctuation of *Mytilus chilensis*, Hupe 1854. Bol. Inst. Oceanogr. Sao Polo. 29(2): 157-162.
- Dubé, P. 1984. Analyse des déplacements du homard (*Homarus americanus*) sur les côtes des Iles-de-la-Madeleine, à partir des données de marquage et de recaptures, de 1978 à 1983. CSCPCA Doc. Rech. 84/37. 98 p.
- Elnor, R. W. et A. Campbell 1987. Natural diets of lobster *Homarus americanus* from barren ground and macroalgal habitats off southwestern Nova Scotia, Canada. Mar. Ecol. Prog. Ser. 37: 131-140.
- Elnor, R. W., et G. S. Jamieson 1979. Predation of sea scallops, *Placopecten magellanicus*, by the rock crab, *Cancer irroratus*, and the American lobster, *Homarus americanus*. J. Fish. Res. Board Can. 36: 537-543.
- Ennis, G. P. 1973. Food, feeding and condition of lobsters, *Homarus americanus*, throughout the seasonal cycle in Bonavista Bay, Newfoundland, J. Fish. Res. Board Can. 30: 1905-1909.
- Ennis, G. P. 1983. Observations on the behavior and activity of lobsters, *Homarus americanus*, in nature. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1165: 26 p.
- Ennis, G. P. 1984. Territorial behavior of the American lobster *Homarus americanus*. Trans. Am. Fish. Soc. 113: 330-335.

- Evans, P. D. et K. M. Mann. 1977. Selection of prey by American lobsters (*Homarus americanus*) when offered a choice between sea urchins and crabs. J. Fish. Res. Board Can. 34: 2203-2207.
- Fair, J. J. Jr. 1980. U.S. surveys of lobster larvae, p. 153-155. In: V. C. Anthony and J. F. Caddy [ed.]. Proceedings of the Canada-U.S. workshop on status of assessment science for N.W. Atlantic lobster (*Homarus americanus*) stocks (St. Andrews, N.B., Oct. 24-26, 1978). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 932.
- Finsterle, K. 1995. Investigations on competition for shelter between the common crab (*Cancer pagurus*) and the European lobster (*Homarus gammarus*). The Crab Newsletter 2(1): 9.
- Fernandez, M., D. Armstrong et O. Iribane. 1993. First cohort of young-of-the-year Dungeness crab, *Cancer magister*, reduces abundance of subsequent cohorts in intertidal shell habitat. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 2100-2105.
- Fogarty, M. J. 1976. Competition and resource partitioning in two species of *Cancer* (Crustacea, Brachyura). Thèse M.Sc. University of Rhode Island, RI. 150 p.
- Fogarty M. J., D. V. D. Borden et H. J. Russell. 1980. Movements of tagged American lobster, *Homarus americanus*, off Rhode Island. Fish. Bull. 78: 771-780.
- Fogarty, M. J. et J. S. Idoine. 1986. Recruitment dynamics in an American lobster (*Homarus americanus*) population. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2368-2376.
- Gendron, L. et C. Cyr. 1994. Distribution bathymétrique et saisonnière du crabe commun (*Cancer irroratus*) au large d'Anse-à-Beaufils, Québec. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 2014: ix+53 p.
- Gendron, L., C. Cyr et P. Fradette. 1994. Détermination du potentiel de pêche au homard (*Homarus americanus*) le long du versant nord de la péninsule gaspésienne. Rapp. tech. can. halieut. aquat. 1980: viii + 35 p.
- Gendron, L. et S. Hébert. 1991. Rendement et sélectivité de sept différents types de casiers utilisés pour la pêche au crabe commun *Cancer irroratus*, et caractérisation des prises incidentes de homards *Homarus americanus*. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 1773: vii + 22p.
- Giese, A. C. 1966. On the biochemical composition of some echinoderms. In R. A. Boolootian [ed.]. Physiology of Echinodermata. Interscience Publishers, New York, NY. 822 p.
- Govind, C. K. 1984. Development of asymmetry in the neuromuscular system of lobster claws. Biol. Bull. 167: 94-119.

- Grabe, S. A., J. W. Shipman et W. S. Bosworth. 1983. New Hampshire lobster larvae studies. U. S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 775: 53-58.
- Grégoire, F. et M. Castonguay. 1989. L'alimentation du maquereau bleu (*Scomber scombus*) dans le golfe du St-Laurent et sur le plateau néo-écossais, avec une application du test de Mantel. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 1673: vi + 23.
- Hacunda, J. S. 1981. Trophic relationships among demersal fishes in a coastal area of the Gulf of Maine. Fish. Bull. 79: 775-788.
- Haefner, P. A. Jr. et W. A. Van Engel. 1975. Aspects of molting, growth and survival of male rock crabs, *Cancer irroratus*, in Chesapeake Bay. Chesapeake Science 16(4): 253-265.
- Harding, G. C., K. F. Drinkwater et W. P. Vass. 1983. Factors influencing the size of American lobster (*Homarus americanus*) stocks along the Atlantic coast of Nova Scotia, Gulf of St. Lawrence, and Gulf of Maine: a new synthesis. Can. J. Fish. Aquat. 40: 168-184.
- Harding, G. C., J. D. Pringle, W. P. Vass, S. Pearre Jr. et S. J. Smith. 1987. Vertical distribution and daily movements of larval lobsters *Homarus americanus* over Browns Bank, Nova Scotia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 41: 29-41.
- Harding, G. C. et R. W. Trites. 1988. Dispersal of *Homarus americanus* larvae in the Gulf of Maine from Browns Bank. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 416-425.
- Harding, G. C., W. P. Vass et K. F. Drinkwater. 1982. Aspects of larval American lobster (*Homarus americanus*) ecology in St. Georges Bay, Nova Scotia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1117-1129.
- Herrick, F. H. 1895. The American lobster: A study of its habits and development. Bull. of the U.S. Fish. Commission. 25: 1-252.
- Herrick, F. H. 1911. Natural history of the American lobster. Bull. of the Bureau of Fisheries U.S. 29: 149-408.
- Howard, A. E. 1980. Substrate controls on the size composition of lobster (*Homarus gammarus*) populations. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 39: 130-133.
- Hudon, C. 1987. Ecology and growth of postlarval and juvenile lobster, *Homarus americanus*, off Îles-de-la-Madeleine (Québec). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 1855-1869.
- Hudon, C., P. Fradette et P. Legendre. 1986. La répartition horizontale et verticale des larves de homard (*Homarus americanus*) autour des Îles-de-la-Madeleine, golfe du Saint-Laurent. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2164-2176.

- Hudon, C. et P. Fradette. 1993. Wind-induced advection of larval decapods into Baie de Plaisance (Iles-de-la-Madeleine, Québec). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1422-1434.
- Hudon, C. et G. Lamarche. 1989. Niche segregation between American lobster *Homarus americanus* and rock crab *Cancer irroratus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: 155-168.
- Hughes, J. T. et G. C. Matthiessen. 1962. Observations on the biology of the American lobster, *Homarus americanus*. *Limnol. Oceanogr.* 7: 414-421.
- Hyatt, G. W. 1983. Qualitative and quantitative dimensions of crustacean aggression, p. 113-141. *In* S. Rebach and D. W. Dunham [ed.]. *Studies in adaptation: the behavior of higher crustacea*. Wiley Interscience, NY.
- Jalbert, P. 1986. La répartition des populations de *Buccinum undatum* et des autres prédateurs benthiques dans la communauté infralittorale du nord du golfe du Saint-Laurent. Thèse M.Sc., Université Laval, 56 p.
- Jarvis, C. W. 1985. Prey selection by stage I and stage II larval lobsters (*Homarus americanus* Milne-Edwards) in St. Margaret's Bay, Nova Scotia. Mémoire B.Sc. Acadia University, NS. 66 p.
- Jeffries, H. P. 1966. Partitioning of the estuarine environment by two species of *Cancer*. *Ecology* 47: 477-481.
- Johns, P. M. et K. M. Mann. 1987. An experimental investigation of juvenile lobster habitat preference and mortality among habitats of varying structural complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109: 275-285.
- Juinio, M. A. et J. S. Cobb. 1992. Natural diet and feeding habits of the postlarval lobster, *Homarus americanus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 85: 83-91.
- Karnofsky, E. B., J. Atema et R. H. Elgin. 1989a. Field observations of social behavior, shelter use, and foraging in the lobster, *Homarus americanus*. *Biol. Bull.* 176: 239-246.
- Karnofsky, E. B., J. Atema et R. H. Elgin. 1989b. Natural dynamics of population structure and habitat use of the lobster, *Homarus americanus*, in a shallow cove. *Biol. Bull.* 176: 247-256.
- Katz, C. H., J. S. Cobb et M. Spaulding. 1994. Larval behavior, hydrodynamic transport, and potential offshore-to-inshore recruitment in the American lobster *Homarus americanus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103: 265-273.
- Knudsen, J. W. 1964. Observations of the reproductive cycles and ecology of the common Brachyura and crablike Anomura of Puget Sound, Washington. *Pacif. Sci.* 18: 3-33.

- Krouse, J. S. 1972. Some life history aspects of the rock crab, *Cancer irroratus*, in the Gulf of Maine. J. Fish. Res. Board Can. 29: 1479-1482.
- Krouse, J. S. 1976. Size composition and growth of young rock crab, *Cancer irroratus*, on a rocky beach in Maine. Fish. Bull. 74: 949-954.
- Krouse, J. S. 1980. Distribution and catch composition of the Jonah crab, *Cancer borealis*, and the rock crab, *Cancer irroratus*, near Boothbay Harbor, Maine. Fish. Bull. 77: 685-693.
- Lang, F., C. K. Govind et W. J. Costello 1977. Developmental neuroethology: changes in the escape and defensive behavior during growth of the lobster. Science 197: 682-685.
- Lavalli, K. L. 1991. Suspension feeding by early juvenile American lobster, *Homarus americanus*. J. Shellfish Res. 10: 286.
- Lavalli, K. L. et D. E. Barshaw. 1986. Burrows protect postlarval lobsters *Homarus americanus* from predation by the non-burrowing cunner *Tautoglabrus adspersus*, but not from the burrowing mud crab *Neopanope texani*. Mar. Ecol. Prog. ser. 32:13-16.
- Lavalli, K. L. et D. E. Barshaw. 1989. Post-larval American lobster (*Homarus americanus*) living in borrows may be suspension feeding. Mar. Behav. Physiol. 15: 255-264.
- Lawton, P. 1987. Diel activity and foraging behavior of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 1195-1205.
- Lawton, R., E. Kouloheras, P. Brady, W. Sides et M. Borgatti. 1983. Distribution and abundance of larval American lobsters, *Homarus americanus* Milne-Edwards, in the western inshore region of Cape Cod Bay, Massachusetts. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 775: 47-52.
- Leavitt, D. F., R. C. Bayer, M. L. Gallagher et J. H. Rittenburg. 1979. Dietary intake and nutritional characteristics in wild American lobsters (*Homarus americanus*). J. Fish. Res. Board Can. 36: 965-969.
- Lebour, M. V. 1922. The food of plankton organisms. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 12: 644-677.
- Logan, D. T. et C. E. Epifanio. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Homarus americanus*. Mar. Biol. 47: 381-389.
- Lund, W. A. Jr. et L. L. Stewart. 1970. Abundance and distribution of larval lobsters, *Homarus americanus*, off the coast of southern New England. Proc. Natl. Shellfish. Assoc. 60: 40-49.

- Lux, F. E., G. F. Kelly et C. L. Wheeler. 1983. Distribution and abundance of larval lobsters (*Homarus americanus*) in Buzzards Bay, Massachusetts, during 1976-79. U. S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 775: 29-34.
- Matthiessen, G. C. et M. D. Scherer. 1983. Observations on the seasonal occurrence, abundance, and distribution of larval lobsters (*Homarus americanus*) in Cape Cod Bay. U. S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-775: 41-46.
- McLeese, D. W. 1970. Detection of dissolved substances by the American lobster (*Homarus americanus*) and olfactory attraction between lobsters. J. Fish. Res. Board Can. 27: 1371-1378.
- Miller, R. J. 1989. Catchability of American lobsters (*Homarus americanus*) and rock crabs (*Cancer irroratus*) by traps. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 1652-1657.
- Miller, R. J., A. Campbell, G. J. Sharp et C. Hudon. 1992. Are small juvenile lobsters habitat limited ?, p.55-61. In Y. de Lafontaine, T. Lambert, G.R. Lilly, W. D. McKone et R. J. Miller [éd.]. Les stades juvéniles: le chaînon manquant en recherche sur les pêches. Rapport d'atelier de travail. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 1890.
- Miller, R. J., R. E. Duggan, D. G. Robinson et Z. Zheng. 1989. Growth and movement of *Homarus americanus* on the outer coast of Nova Scotia. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1716: v + 17 p.
- Miller, R. J., K. M. Mann et D. J. Scarratt 1971. Production potential of a seaweed-lobster community in eastern Canada. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1733-1738.
- Moody, K. E. et R. S. Steneck. 1993. Mechanisms of predation among large decapod crustaceans of the Gulf of Maine Coast: functional vs. phylogenetic patterns. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 168: 111-124.
- Morrissey, T. D. 1971. Movements of tagged American lobsters, *Homarus americanus*, liberated off Cape Cod, Massachusetts. Trans. Am. Fish. Soc. 100: 117-120.
- Munro, J. et J. C. Therriault. 1983. Migrations saisonnières du homard (*Homarus americanus*) entre la côte et les lagunes des Îles-de-la-Madeleine. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 905-918.
- Ojeda, F. P. 1987. Rocky subtidal community structure in the Gulf of Maine: the role of mobile predators. Thèse Ph.D. University of Maine at Orono, Maine. 192 p.
- Ojeda, F. P. et J. H. Dearborn. 1991. Feeding ecology of benthic mobile predators: experimental analyses of their influence in rocky subtidal communities of the Gulf of Maine. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 149: 13-44.

- Petersen, M. R. 1981. Population, feeding ecology, and molt of Steller's eiders. *Condor* 83: 256-262.
- Pezzack, D. S. et D. R. Duggan. 1986. Evidence of migration and homing of lobsters (*Homarus americanus*) on the Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2206-2211.
- Pezzack, D. S., M. J. Tremblay, C. Hudon et R. J. Miller. 1992. The inshore-offshore lobster issue in southwestern Nova Scotia. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2165: 198 p.
- Pottle, R. A. et R.W. Elnor. 1982. Substrate preference behavior of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*, in gravel and sand silt-clay sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 928-932.
- Reddin, D. 1973. The ecology and feeding habits of the American lobster (*Homarus americanus* (Milne-Edwards, 1837) in Newfoundland. Thèse M.Sc. Memorial University, St. John's, Newfoundland. 101 p.
- Reilly, P. N. 1975. The biology and ecology of juvenile and adult rock crabs, *Cancer irroratus* Say, in Southern New England waters. Thèse M.Sc. University of Rhode Island, RI. 146p.
- Richards, R. A. 1984. Relative body size, competition and habitat selection in the American lobster (*Homarus americanus*) and the Jonah crab (*Cancer borealis*). Thèse Ph.D. University of Rhode Island, RI. 174 p.
- Richards, R. A. et J. S. Cobb. 1986. Competition for shelter between lobsters (*Homarus americanus*) and Jonah crabs (*Cancer borealis*): effects of the relative size. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 2250-2255.
- Roach, S. G. 1983. Survivorship, growth and behavior of juvenile lobsters *Homarus americanus* Milne-Edwards in controlled environments in nature. MS Tech. Rep. Sr. 83-02. N.S. Dept. of Fish. 60 p.
- Roff, J. C., L. P. Fanning et A. B. Stasko. 1984. Larval crab (Decapoda: Brachyura) zoeas and megalopas of the Scotian Shelf. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1264: 26 p.
- Saila, S. B. et J. M. Flowers. 1968. Movements and behavior of berried female lobsters displaced from offshore areas to Narragansett Bay, Rhode Island. *J. Cons. perm. int. Expl. Mer* 31: 342-351.
- Sandifer, P. A. 1975. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York River Estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuarine Coastal Mar. Sci.* 3: 269-279.

- Scarratt, D. J. 1964. Abundance and distribution of the lobster larvae (*Homarus americanus*) in Northumberland Strait. J. Fish. Res. Board Can. 21: 661-680.
- Scarratt, D. J. 1968. An artificial reef for lobsters, *Homarus americanus*. J. Fish. Res. Board Can. 25: 2683-2690.
- Scarratt, D. J. 1973. Abundance, survival, and vertical and diurnal distribution of lobster larvae in Northumberland Strait, 1962-63, and their relationships with commercial stocks. J. Fish. Res. Board Can. 30: 1819-1824.
- Scarratt, D. J. 1980. The food of the lobster, p. 66-91. In: J. D. Pringle, G. J. Sharp and J. F. Caddy [ed.]. Proceedings of the workshop on the relationship between sea urchin grazing and commercial plant/animal harvesting. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 954.
- Scarratt, D. J. et R. Lowe. 1972. Biology of the rock crab (*Cancer irroratus*) in Northumberland Strait. J. Fish. Res. Board Can. 29: 161-166.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition, Am. Nat. 122: 240-285.
- Smith, B. D. et G. S. Jamieson. 1991. Possible consequences of intensive fishing for males on the mating opportunities of Dungeness crabs. Trans. Am. Fish. Soc. 120: 650-653.
- Smith, B. D. et G. S. Jamieson. 1994. The possible consequences of a high exploitation rate of male Dungeness crabs (*Cancer magister*) on population egg production: what might be learned from experimental management, p. 52-61. In: L. Gendron and S. Robinson [eds.]. The development of underutilized invertebrate fisheries in Eastern Canada. Workshop proceedings. Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2247.
- Stasko, A. B. 1980. Lobster larval surveys in Canada, p. 157-165. In: V. C. Anthony and J. F. Caddy [ed.]. Proceedings of the Canada-U.S. workshop on status of assessment science for N.W. Atlantic lobster (*Homarus americanus*) stocks (St. Andrews, N.B., Oct. 24-26, 1978). Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 932.
- Stasko, A. B. et D. J. Gordon. 1983. Distribution and relative abundance of lobster larvae off southwestern Nova Scotia, 1977-1978. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1175: 26 p.
- Stehlik, L. L. 1993. Diets of the brachyuran crabs *Cancer irroratus*, *C. borealis* and *Ovalipes ocellatus* in the New York Bight. Journal of Crustacean Biology. 13(4): 723-735.
- Stehlik, L. L., C. L. MacKenzie Jr. et W. W. Morse. 1991. Distribution and abundance of four brachyuran crabs on the Northwest Atlantic Shelf. Fish. Bull. 89: 473-492.
- Stewart, L. L. 1970. A contribution to the life history of the lobster, *Homarus americanus* (Milnes-Edwards). Thèse M.Sc. University of Connecticut, Storrs, CT. 50 p.

- Stewart, L. L. 1972. The seasonal movements, population dynamics and ecology of the lobster, *Homarus americanus* (Milne-Edwards), off RAM Island, Connecticut. Thèse Ph.D. University of Connecticut, Storrs, CT. 112 p.
- Strong, K. W. et G. R. Daborn. 1978. Seasonal variation in ash and caloric content of *Idotea baltica* (Pallas) (Crustacea: Isopoda). Can. J. Zool. 56: 1917-1921.
- Templeman, W. 1935. Lobster tagging in the Gulf of St. Lawrence. J. Biol. Board Can. 1: 269-278.
- Templeman, W. 1937. Habits and distribution of larval lobsters (*Homarus americanus*). J. Biol. Board Can. 3: 343-347.
- Templeman, W. 1939. Investigations into the life history of the lobster (*Homarus americanus*) on the west Coast of Newfoundland, 1938. Research Bulletin no.7 (Fisheries). Department of Natural Resources. St-John's, Newfoundland.p. 1-52.
- Templeman, W. 1940. Lobster tagging on the West Coast of Newfoundland, 1938. Research Bulletin no.8 (Fisheries). Department of Natural Resources. St-John's, Newfoundland. 16p.
- Templeman, W. et S. N. Tibbo. 1945. Lobster investigations in Newfoundland 1938 to 1941. Research Bulletin no.16 (Fisheries). Department of Natural Resources. St-John's, Newfoundland. 98 p.
- Terretta, R.T. 1973. Relative growth, reproduction and distribution of the rock crab, *Cancer irroratus*, in Chesapeake Bay during the winter. Thèse M.Sc. College of William and Mary, VA. 104 p.
- Thomas, M. L. H. 1968. Overwintering of American lobsters, *Homarus americanus*, in burrows in Bideford River, Prince Edward Island. J. Fish. Res. Board Can.25: 2725-2727.
- Uzmann, J. R., R. A. Cooper et K. J. Pecci. 1977. Migration and dispersion of tagged American lobsters, *Homarus americanus*, on the Southern New England continental shelf. NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF 705. 64 p.
- Varma, C. P. 1979. Natural food of the lobster larvae in the Northumberland Strait, New Brunswick, Canada. Biol. Mem. Vol. 4 (1-2): 206-214.
- Vonk, H. J. 1960. Digestion and metabolism. In T. H. Waterman [ed.]. The physiology of the Crustacea. Academic Press, Inc., New York. NY. 670 p.
- Wahle, R. A. 1990. Recruitment, habitat selection, and the impact of predators on the early benthic phase of the American lobster (*Homarus americanus* Milne Edwards). Thèse Ph.D. University of Maine at Orono, ME. 137 p.

- Wahle, R. A. 1992. Substratum constraints on body size and the behavioral scope of shelter use in the American lobster. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 159: 59-75.
- Wahle, R. A. et R. S. Steneck. 1991. Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: a demographic bottleneck? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 231-243.
- Wahle, R. A et R. S. Steneck. 1992. Habitat restrictions in early benthic life: experiments on habitat selection and in situ predation with the American lobster. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157: 91-114.
- Waldron, K. D. 1958. The fishery and biology of the Dungeness crab (*Cancer magister* Dana) in Oregon waters. *Contr. Oregon Fish. Comm.*, No. 24: 43 p.
- Wang, D. 1982. The behavioral ecology of competition among three decapod species, the American lobster, *Homarus americanus*, the Jonah crab, *Cancer borealis* and the rock crab, *Cancer irroratus* in rocky habitats. Thèse Ph.D. University of Rhode Island, RI. 92 p.
- Weiss, H. M. 1970. The diet and feeding behavior of the lobster, *Homarus americanus*, in Long island Sound. Thèse Ph.D. University of Connecticut, Storrs, CT. 80 p.
- Wilder, D. G. 1958. Canada's lobster fishery. Queen's Printer, Ottawa. 23 p.
- Wilder, D. G. 1963a. Movements, growth, and survival of marked and tagged lobsters liberated in Egmont Bay, Prince Edward Island. *J. Fish. Res. Board Can.* 20: 305-318.
- Wilder, D. G. 1963b. Lobsters are local. *Trade News*, 16: 3-5. Dept. of Fish., Ottawa.
- Wilder, D. G. 1973. Abundance and possible sustained commercial yield of rock crab (*Cancer irroratus*) from the southern Gulf of St-Lawrence. *Fish. Res. Board Can. Ms Report Series* 1279.
- Wilder, D. G. et R. C. Murray. 1958. Do lobsters move offshore and onshore in the fall and spring ? *Fish. Res. Board Can. Atl. Prog. Rep. No.* 69: 12-15.
- Williams, L. W. 1907. The stomach of the lobster and the food of the larval lobster. *Ann. Rep. Comm. Inland Fish. RI.* 37: 20-178.

Tableau 1. Liste et cote d'abondance des proies ingérées par le crabe commun et le homard au cours des phases pélagique et benthique. (+: présence en faible quantité, ++: présence en quantité moyenne, +++: espèce abondante ou dominante. La cote retenue correspond à la cote la plus élevée dans l'ensemble des références consultées).

	<i>Cancer irroratus</i> phase benthique	<i>Homarus americanus</i> phase benthique	phase pélagique
<i>Algae</i>			
<i>Chlorophyceae</i>	++	++	
<i>Rhodophyceae</i>	+	++	
<i>Corallina officinalis</i>	++	++	
autres	++		
<i>Phaeophyceae</i>	++	++	
autres non identifiées	++	++	
Phytoplancton		+	+
Plantes vascularisées			++
<i>Zostera marina</i>		++	
Fibres végétales			++
<i>Protozoa</i>			
<i>Foraminiferida</i>	++	++	
<i>Porifera</i>	+	+	
<i>Cnidaria</i>		++	
<i>Hydrozoa</i>			
<i>Hydroida</i>	++	++	
<i>Thuiaria cupressina</i>		+	
Méduses		+	
<i>Actinaria</i>		+	
<i>Platyhelminthes</i>			
<i>Turbellaria</i>	+	+	
<i>Nemertea</i>		+	
<i>Nematoda</i>		+	
<i>Mollusca</i>			
<i>Polyplacophora</i>			
<i>Tonicellarubra</i>	++	+	
<i>Tonicella marmorea</i>		+	
<i>Chiton</i> sp.	+	++	
<i>Tectura testidunalis</i>		+	
<i>Gasteropoda</i>			
<i>Gasteropoda</i> (larves)			+++
<i>Acmea testidunalis</i>	++	++	
<i>Anachis</i> sp.		+	
<i>Aporrhais occidentalis</i>	++		
<i>Bittium alternatum</i>		+	
<i>Buccinum undatum</i>	+++	++	
<i>Crepidula plana</i>		+	
<i>Crucibulum striatum</i>		+	
<i>Lacuna vincta</i>	++	+++	
<i>Littorina</i> sp.	++		
<i>Littorina littorea</i>	++	++	
<i>Lorabicarinata</i>		+	
<i>Lunatia heros</i>		+	
<i>Margarites</i> sp.	+	+	

Tableau 1. suite

	<i>Cancer irroratus</i> phase benthique	<i>Homarus americanus</i> phase benthique	phase pélagique
<i>Halacaridae</i>	+	+	
<i>Crustacea</i>			
nauplii			+
<i>Podon</i>			+++
<i>Evadne</i>			+
<i>Ostracoda</i>	+	+	
<i>Copepoda</i>		+++	
<i>Calanus</i> sp. IV et V			++
<i>Calanus finmarchicus</i>			+++
<i>Calanus hyperboreus</i>			++
<i>Centropages</i> V			++
<i>Centropages</i> VI			+++
<i>Centropages hamatus</i>			++
<i>Pseudocalanus</i> VI			++
<i>Temora</i> IV			++
<i>Temora</i> V			+++
<i>Temora</i> VI			+++
<i>Temora longicornis</i>			+++
<i>Eurytemora herdmanii</i>			+
<i>Tortanus</i> VI			++
<i>Tortanus discaudatus</i>			++
<i>Harpacticoida</i>			+
<i>Cirripedia</i>		+	
<i>Balanus</i> sp.	++	++	
<i>Balanus balanoides</i>		+	
<i>Malacostraca</i>			
<i>Mysidacea</i>		++	
<i>Cumacea</i>	+		
<i>Isopoda</i>	+	++	
<i>Idothea</i> sp.	+	++	
<i>Amphipoda</i>	++	++	
<i>Ampithoe rubricata</i>		++	
<i>Corophium</i> sp.	+	+	
<i>Gammarus</i> sp.	++		
<i>Gammarus lawrencianus</i>		+	
<i>Ischyrocerus</i> sp.	+	+	
<i>Jassafalcata</i>	+		
<i>Monoculodes</i> sp.	+		
<i>Psammonyx nobilis</i>	+		
<i>Caprellidea</i>		+	

Tableau 1. suite

	<i>Cancer irroratus</i> phase benthique	<i>Homarus americanus</i> phase benthique	phase pélagique
<i>Decapoda</i>			
oeufs		+	
larves		+	
<i>Caridea</i>		+	
<i>Callinassa</i> (larves)			+
<i>Caridion</i> sp.		+	
<i>Hyppolytidae</i>		+	
<i>Crangonidae</i>	++		
<i>Crangon septemspinosus</i>		++	
<i>Paguridae</i>	+	+	
larves			+
<i>Pagurus longicarpus</i>		++	
<i>Pagurus pollicaris</i>		++	
<i>Pagurus acadianus</i>	+++	++	
<i>Pagurus arcuatus</i>		++	
<i>Cancridae</i>	++	+++	
<i>Cancer borealis</i>		++	
<i>Cancer irroratus</i>	++	+++	
<i>Cancer irroratus</i> (larves)			
stades I à III			++
stade IV			+++
<i>Carcinus maenas</i>		++	
<i>Homarus americanus</i>	+	+++	
<i>Hyas araneus</i>		+++	
<i>Hyas coarctatus</i>		++	
<i>Libinia emarginata</i>		++	
<i>Neopanope texana sayi</i>		++	
<i>Ovalipes ocellatus</i>		++	
<i>Ovalipes</i> (larves)			+
autres non identifiés	++	++	
<i>Insecta</i> (larves)			++
<i>Bryozoa</i>	+++	++	
<i>Eucratea</i> sp.		+	
<i>Echinodermata</i>			
<i>Asteroidea</i>	+	++	
<i>Asterias vulgaris</i>	++	++	
<i>Leptasterias polaris</i>		++	
<i>Solaster endeca</i>		+	
<i>Ophiuroidea</i>		++	
<i>Ophiopholis aculeata</i>	++	++	
<i>Amphiopholis squamata</i>		+	
<i>Stroglyocentrotus droebachiensis</i>	+++	+++	
<i>Echinarachius parma</i>	+	+	

Tableau 1. suite

	<i>Cancer irroratus</i> phase benthique	<i>Homarus americanus</i> phase benthique	phase pélagique
<i>Holothuria</i>		++	
<i>Psolus</i> sp.		+	
<i>Cucumaria</i> sp.		+	
<i>Chordata</i>			
<i>Tunicata</i>	+	++	
<i>Asciacea</i>		+++	
<i>Halocynthia pyriformis</i>		+	
<i>Vertebrata</i>			
<i>Osteichthyes</i>	++	++	
oeufs		+	++
<i>Pseudopleuronectes americanus</i>		+	
Matière organique amorphe	+++	+++	++
Matière inorganique	+++	++	
synthétique	+	++	
sable	+	++	++

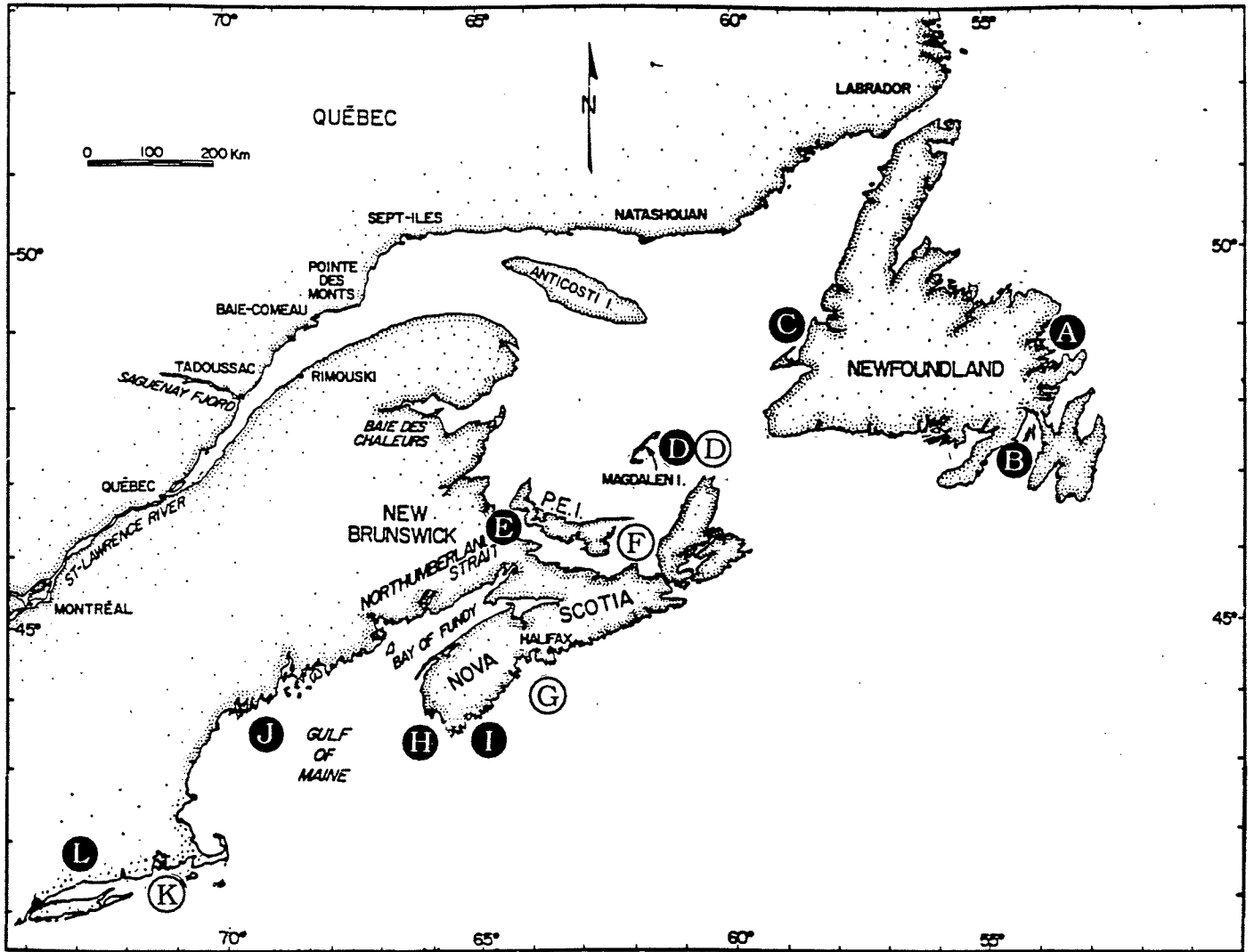


Figure 1. Carte montrant les régions où des analyses de contenus stomacaux de homard ont été réalisées. Les résultats des analyses sont résumés aux Figures 2 et 3AB. Phase pélagique: lettres noires sur fond blanc; phase benthique: lettres blanches sur fond noir.

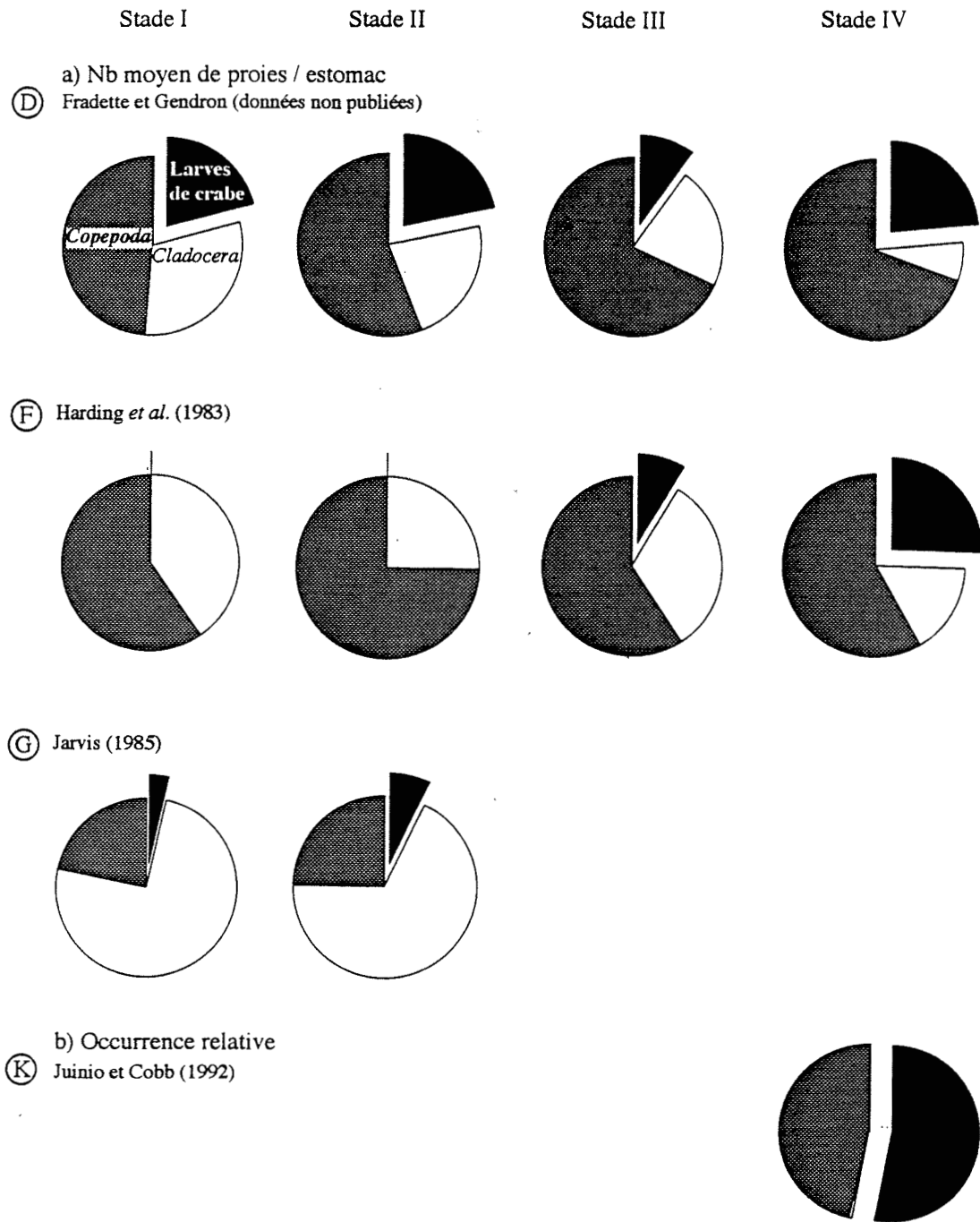
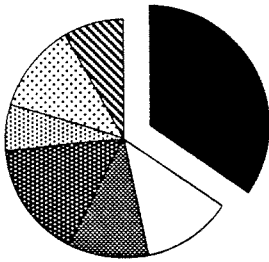
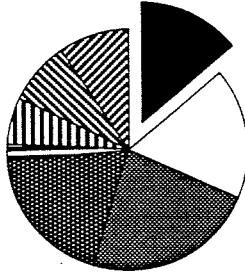


Figure 2. Importance relative de l'abondance (nombre moyen d'individus ou occurrence) des principales proies retrouvées dans les estomacs des larves (stades I à III) et des postlarves (stade IV) de homard. La lettre encadrée réfère au lieu d'échantillonnage indiqué sur la carte présentée à la Figure 1.

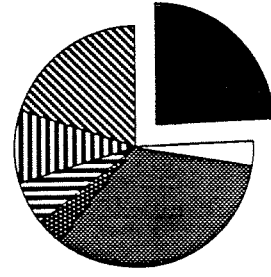
A Ennis (1973)
(47-113 mm LCT; diverses saisons)



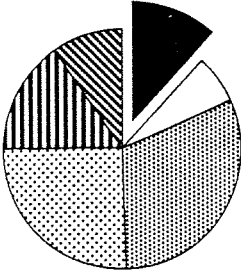
B Carter et Steele (1982a)
(12-73 mm LCT; été et aut.)



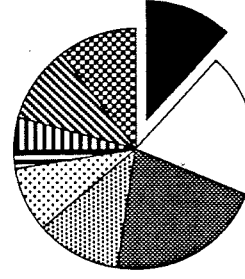
C Squires (1970)
(66-113 mm LCT; juil. à oct.; roche)



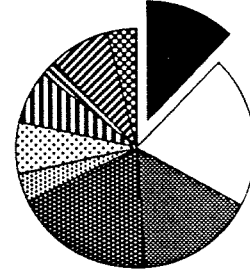
D Scarratt (1980)
(15-158 mm LCT; mai à oct.)



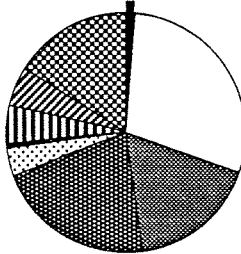
H Elner et Campbell (1987)
(50-133 mm LCT; août; roche et algues)



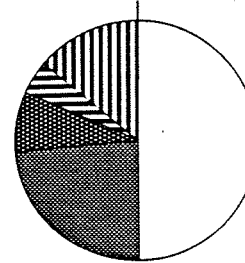
I Elner et Campbell (1987)
(11-142 mm LCT; sept.; roche dénudée)



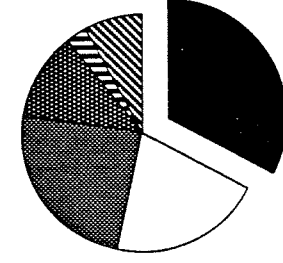
I Elner et Campbell (1987)
(11-78 mm LCT; juil. et août)
roche dénudée)



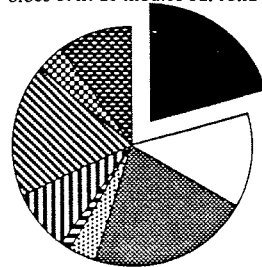
I Elner et Campbell (1987)
(8-75 mm LCT; fév. et mars;
roche dénudée)



J Ojeda (1987)
(63-107 mm LCT; juin à oct.; roche)



L Weiss (1970)
(20-100 mm LCT; diverses saisons;
blocs et lit de moules sur fond vaseux)



■ Cancer
□ Mytilus et Modiolus
▨ Polychaeta
▩ Strongylocentrotus
▪ Ascidiacea
▫ Asteroidea

▧ Autres
▨ Hydroida
▩ Littorina et Lacuna
▪ Ophiuroidea
▫ Pagurus
▬ Zostera marina

Figure 3A. Importance relative de l'occurrence des principales proies retrouvées dans les estomacs de homard au cours de la phase benthique. La taille des homards, la période d'échantillonnage et l'habitat sont indiqués entre parenthèses lorsque précisés par les auteurs. La lettre encadrée réfère au lieu d'échantillonnage indiqué sur la carte présentée à la Figure 1.

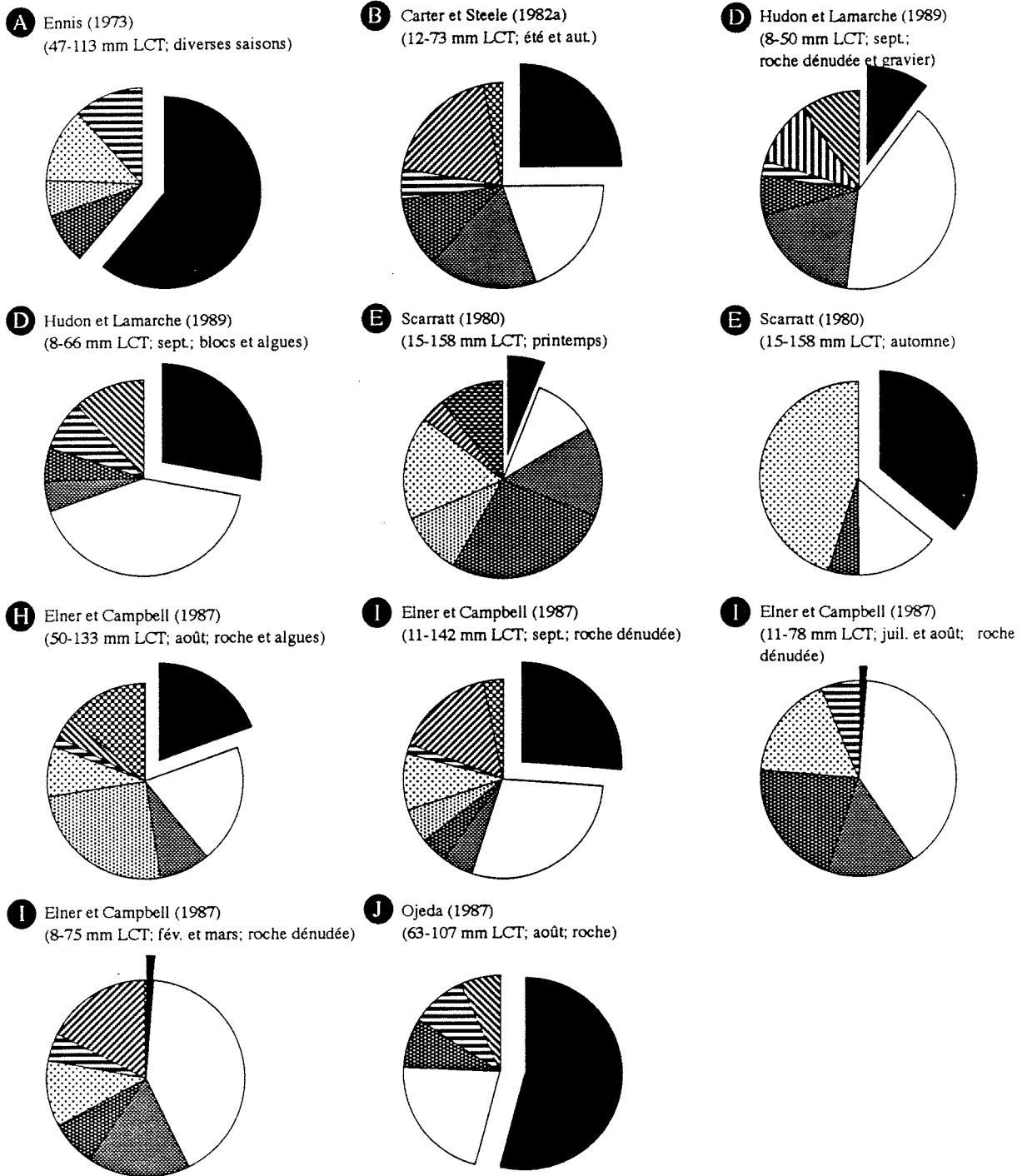


Figure 3B. Importance relative de l'abondance en poids ou en volume des principales proies retrouvées dans les estomacs de homard au cours de la phase benthique. La taille des homards, la période d'échantillonnage et l'habitat sont indiqués entre parenthèses lorsque précisés par les auteurs. La lettre encadrée réfère au lieu d'échantillonnage indiqué sur la carte présentée à la Figure 1.