

Étude biométrique de la taille à première maturité sexuelle de *Geryon maritae* Manning et Holthuis, 1981 du Sénégal

Geryonidae
Crabes
Taille à maturité
Biométrie
Équation logistique
Geryonidae
Crabs
First maturity
Biometry
Logistic equation

Daniel GAERTNER*, Francis LALOË

ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le développement en coopération) et Centre de Recherches Océanographiques de Dakar Thiaroye (C.R.O.D.T.), BP 2241, Dakar, Sénégal.

* Adresse actuelle : ORSTOM, apartado 373, Cumana 6101, Venezuela.

Reçu le 2/9/85, révisé le 7/4/86, accepté le 15/4/86.

RÉSUMÉ

Au cours des campagnes d'évaluation au casier de l'abondance en crabes rouges des profondeurs (*Geryon maritae*) du Sénégal, une étude de la taille à première maturité sexuelle a été réalisée à l'aide d'une analyse biométrique. En effet, les relations d'allométries entre les organes qui portent des caractères « sexuels secondaires » et une longueur de référence peuvent montrer une rupture de pente qui est mise à profit pour déterminer la taille à laquelle 50% des individus sont capables de se reproduire. La comparaison entre la droite de régression construite à partir des juvéniles et celle représentant l'état adulte doit être faite uniquement avec des individus dont l'appartenance avec un de ces deux groupes est supposée connue. Si le test statistique conclut à l'existence de deux relations d'allométries différentes, les individus situés dans la zone intermédiaire et dont l'état de maturité est inconnu, sont alors classés en fonction de leur position par rapport aux deux droites préalablement prolongées. La proportion d'individus matures par classe de taille peut être ajustée par une fonction logistique. Une reparamétrisation de cette équation est proposée afin d'une part, d'estimer directement la taille de première maturité sexuelle ainsi que sa précision et d'autre part, de fournir deux estimateurs pratiquement indépendants. L'application de cette méthode, qui se veut surtout comme une tentative d'amélioration d'une technique statistique, aux *G. maritae* femelles donne la taille de 83 mm de largeur de carapace comme taille à première maturité.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 4, 479-487.

ABSTRACT

Biometrical study of the size at first maturity of *Geryon maritae* Manning and Holthuis, 1981 off Senegal

The size at first maturity of *G. maritae* was tentatively estimated by biometry. The deep-sea red crabs were caught by traps on the continental slope in Senegal. The allometric relationships between the body parts which bear "secondary sexual characteristics" and a reference length show a breaking point of the slope which is used to define the size at which 50% of individuals are mature. Comparison between the regression lines fitted for the juveniles and for the adults should be made only for individuals which are known to belong to one of these groups. If the statistical test shows the existence of two different allometrical relationships, the crabs which are in the intermediate area and of unknown sexual maturity stage are classified with respect to their position relative to the extrapolated lines. The curve representing the proportion of mature individuals versus size class is modelled by a logistic equation. A modification of the parameters of the logistic equation provides means of directly estimating the size at 50% maturity, and its confidence limits. The two redefined parameters are independent. Females of *G. maritae* achieve 50% maturity at 83 mm carapace width.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 4, 479-487.

INTRODUCTION

L'espèce qui est étudiée dans ce travail : *Geryon maritae* Manning et Holthuis, 1981, est plus connue sous le nom de crabe rouge des profondeurs. Elle peuple, dans l'Atlantique, le talus continental africain depuis la Namibie (Melville-Smith, 1983) jusqu'au Sénégal, où elle a fait l'objet de campagnes de prospection au casier (Gaertner *et al.*, 1985). Bien qu'actuellement au Sénégal la seule exploitation des stocks profonds soit l'œuvre d'une flotte de chalutiers espagnols (Thiam *et al.*, 1983), le développement d'une pêcherie au casier sur des secteurs accidentés, impraticables au chalutage, n'est pas à exclure. Une étude de la taille à laquelle 50% des individus sont capables de se reproduire pour la première fois, et qui peut être définie comme la taille de première maturité sexuelle, a donc été entreprise afin de mettre en place toutes les dispositions nécessaires pour une exploitation rationnelle de cette espèce. En effet, dans l'hypothèse où il existe des relations stock-recrutement, la connaissance de ce paramètre permet de fixer une taille minimale de capture qui, si elle lui est supérieure, réduit considérablement le danger que représente un mauvais renouvellement de la population exploitée.

Le passage de l'état juvénile à celui d'adulte dépend essentiellement de deux facteurs principaux qui sont l'âge et la taille des individus. Bien que ces deux variables soient intimement liées, l'hypothèse selon laquelle la principale source d'induction du développement de la fonction de reproduction reste la taille (âge physiologique), paraît réaliste. De plus, l'échantillonnage de cette dernière variable ne pose pas de problèmes, à la différence de la détermination de l'âge calendaire qui ne peut être faite que par l'analyse collective des fréquences de tailles. Compte tenu de cela, notre choix s'est porté sur la relation qui existe entre la largeur de la carapace et la proportion d'individus matures. Ce mot, qui est pris ici au sens figuré, où il signifie une capacité acquise définitivement, caractérisera dans la suite du texte les crabes susceptibles de se reproduire. Parmi les principales techniques utilisées pour différencier les individus immatures de ceux qui ont atteint la taille de première maturité sexuelle, l'observation macroscopique des gonades, l'étude de l'indice gonado-somatique, ou encore les analyses histologiques, paraissent mal adaptées. En effet, elles ne rendent compte que de l'apparition de la maturité physiologique, ce qui ne signifie pas obligatoirement que les crabes sont capables de se reproduire. Il est donc plus judicieux de rechercher d'autres critères, qui apparaissent après l'acquisition des gonades fonctionnelles et qui mettent mieux en évidence le passage de l'état juvénile à celui d'adulte.

La présence de bouchons spermatiques dans les conduits génitaux de la femelle a été employée dans ce but. Toutefois, ce type de formation n'a jamais été observé dans cette étude, ni chez *Geryon maritae*, ni chez une seconde espèce de crabes rouges *G. affinis* (Milne Edwards, Bouvier, 1881) que l'on trouve en faible quantité sur les fonds sénégalais. Il est possible

que la périodicité de notre plan d'échantillonnage soit trop étendue pour déceler ces structures qui, d'une manière générale, semblent avoir une existence relativement brève (3 à 8 semaines après la reproduction chez *Cancer pagurus*, d'après Le Foll, 1982). Cependant, comme Haefner (1977) signale également leur absence chez *G. quinquedens* (Smith, 1879) de l'Atlantique Nord-Ouest, on peut supposer qu'elles n'existent pas chez les Geryonidae. Dans le même ordre d'idées, Haefner (*op. cit.*) utilise la présence de traces noirâtres sur le pourtour des orifices génitaux de la femelle pour déterminer la taille à laquelle survient le premier accouplement. En effet, comme le montrent les observations réalisées en laboratoire par Mori et Relini (1982) sur *Geryon longipes* (Milne Edwards, 1881), la fécondation est interne, et se produit juste après la mue de la femelle. C'est au cours de cet acte que la pression des organes copulateurs mâles sur l'exosquelette mou de la femelle provoque ce type de marques. Haefner (*op. cit.*) prend soin toutefois de valider cette méthode en s'assurant de la présence conjointe de spermatozoïdes dans la spermathèque des femelles. On notera que ces traces ne persisteront que jusqu'à la prochaine mue de croissance, du moins lorsqu'elles existent chez les femelles adultes, ce qui ne semble pas être toujours vérifié. De plus, il est possible que certaines femelles en état de procréer ne participent pas à la reproduction pour diverses raisons : absence de mâles disponibles (déséquilibre dans le sexe-ratio provenant d'une augmentation du vecteur de mortalité par pêche sur les mâles) ou même, comme nous l'avons observé dans plusieurs cas, à cause d'une « mauvaise copulation » (traces à l'extérieur de l'abdomen et non sur les orifices génitaux). En raison des erreurs qui peuvent être commises par la seule utilisation de ces variables, il est apparu préférable de rechercher des caractères pérennes qui rendent mieux compte de l'acceptation que nous accordons au mot mature. Sous la réserve qu'ils coïncident avec l'apparition de la capacité de reproduction, les caractères morphométriques seront de bons indicateurs du passage de l'état juvénile à celui d'adulte.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Comme le montrent les synthèses réalisées par Mayrat (1967) et par Hartnoll (1978), la recherche d'une rupture dans la pente des relations d'allométries entre une longueur de référence et celle d'une partie du corps liée avec la sexualité, a souvent été faite dans le but de déterminer la taille à laquelle les individus d'une population deviennent adultes. Cette brusque variation dans l'allométrie, qui survient au moment de la mue de « puberté », permet de séparer deux droites d'ajustement calculées, d'une part sur les juvéniles, et d'autre part sur les reproducteurs. De bonnes illustrations de ces phénomènes sont données par les deux auteurs ci-dessus ou encore par George et Morgan (1979). Il convient néanmoins de signaler que cette phase de transition peut se faire en plusieurs étapes, comme chez les Majidae où une modification de l'allométrie s'amorce déjà lors d'une mue de « prépuberté ». Ces

cas sont malgré tout assez rares. Parmi les organes, ou parties du corps, qui peuvent présenter un dimorphisme de maturité, les pinces des mâles, en raison de leur rôle éventuel au cours de l'accouplement ou dans le comportement agressif (bien que l'éthologie des Geryons soit peut-être éloignée de celle des crustacés décapodes à forte territorialité), et l'abdomen des femelles, sous lequel sont incubés les œufs, apparaissent comme les plus fiables.

Les variables employées dans ce travail sont donc les suivantes :

— chez les mâles, la hauteur du propodite de la patte mâchoire droite (pince broyeuse), lorsqu'elle est supérieure à celle de son homologue gauche (pince coupante). Ce test présente l'avantage d'éliminer un certain nombre d'organes régénérés, même si certains crabes sont naturellement « gauchers » (pince broyeuse à gauche). La hauteur du propodite sera étudiée par rapport à la largeur du céphalothorax (carapace) ;

— chez les femelles, où le changement de morphologie de l'abdomen est reconnaissable *de visu*, la relation d'allométrie entre la longueur de l'abdomen et la longueur du thorax (partant toutes deux du bord postérieur de l'abdomen et allant à l'autre extrémité de l'abdomen pour la première, jusqu'aux maxillipèdes pour la seconde) a été retenue. En effet, à l'essai, la relation « largeur abdomen-largeur de la carapace » n'est pas parue pratique à cause de la trop grande variabilité qui affectait la mesure de la largeur de l'abdomen, faite au pied à coulisse entre deux segments abdominaux.

Toutes ces mesures sont faites au millimètre près.

Le passage de l'état d'immature à celui d'adulte peut se faire à des tailles très différentes selon les individus. Il est donc nécessaire de mettre au point une méthode qui permette de classer d'une manière objective les crabes présents dans cette zone intermédiaire dans l'un de ces deux groupes, dont l'état de maturité est bien défini.

L'approche qui va être décrite est largement inspirée de celle proposée par Somerton (1980). Après transformation logarithmique des données initiales, l'axe des abscisses est divisé graphiquement en trois secteurs :

— sur la gauche les crabes dont on est certain de leur état juvénile ;

— sur la droite, ceux qui participent à la reproduction ;

— dans la partie centrale, entre une borne inférieure (limite des juvéniles : LJ) et une borne supérieure (limite des adultes : LA), le mélange des individus dont l'état de maturité n'est pas connu (fig. 1).

La relation d'allométrie qui tient compte d'un effet lié à la maturité peut être formulée ainsi :

$$\text{Log } Y_{ij} = A_i + b_i \cdot \text{Log } X_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

ou :

y_{ij} = longueur de l'organe sur lequel porte le dimorphisme de maturité du jème individu ;

X_{ij} = longueur de référence du jème individu ;

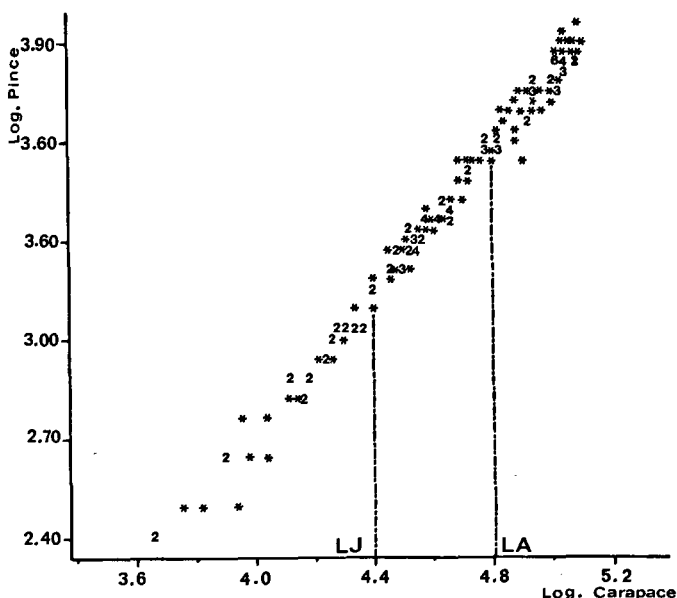


Figure 1

Relation d'allométrie entre la hauteur de la pince droite (mm) et la largeur de la carapace (mm) chez les mâles de *Geryon maritae*. LJ = limite des juvéniles; LA = limite des adultes. Bien que cette relation ne permette pas de discriminer les adultes des juvéniles, la méthodologie employée par Somerton conduit à un F significatif.

Allometric relationships modelling of right chela height (mm) versus body width (mm) for males of Geryon maritae. LJ = juvenile limit; LA = adult limit. Whereas this relationship does not discriminate adults from juveniles, the methodology used by Somerton leads to a significant F value.

A_i et b_i respectivement abscisse à l'origine et pente au stade i (juvénile ou adulte) ;

$i = 1$ si $X < LJ$ (juvéniles), $i = 2$ si $H > LA$ (adultes) ;

$j = 1 \dots N$; $N = n_1 + n_2$ = nombre de crabes dont l'état de maturité est connu.

Les deux groupes de points correspondant aux individus immatures et aux reproducteurs sont ajustés par des régressions prédictives. En effet, bien que l'axe majeur réduit soit préconisé dans les relations d'allométries (Mayrat, 1967), les droites des moindres carrés s'utilisent plus facilement dans les tests statistiques ci-dessous. D'un point de vue pratique, les estimations des paramètres A et b de la droite d'ajustement, calculées selon ces deux techniques de minimisation, sont en fait très proches pour des coefficients de corrélation voisins de 1.

Le test permettant de savoir si la relation d'allométrie des juvéniles diffère significativement de celle des adultes sera réalisé à ce niveau de l'étude à l'aide de la statistique F, tel que :

$$F = \frac{(S.C.R._1 - S.C.R._2)/2}{S.C.R._2/(N-4)}$$

dans lequel F suit un F de Fisher pour (2; N-4) degrés de liberté (Draper, Smith, 1966) avec :

S.C.R._1 = somme des carrés résiduels du modèle prenant en compte une seule droite de la forme :

$$\text{Log } Y_j = A + b \cdot \text{Log } X_j + \varepsilon_j;$$

S.C.R._2 = somme des carrés résiduels du modèle construit sur l'existence de deux droites (présence d'un caractère sexuel morphométrique).

Si les paramètres des deux droites ne diffèrent pas significativement, il est inutile d'essayer de classer les points compris dans la zone intermédiaire. Il faut alors rechercher d'autres caractères morphométriques (dans la mesure où ils existent et où ils traduisent bien cette phase transitoire).

Dans l'hypothèse contraire, où il y a une rupture dans la pente de la relation d'allométrie ou un « décrochement » entre deux droites parallèles, les individus compris dans la zone intermédiaire sont classés en fonction du plus faible écart résiduel avec l'une ou l'autre des deux droites, que l'on a pris soin de prolonger. Une fois cette étape réalisée, la proportion d'individus matures pour chaque classe de taille peut être calculée aisément. Signalons qu'au lieu d'effectuer le test d'égalité des deux droites avec l'ensemble des individus (y compris ceux de la partie centrale qui sont classés après un processus itératif) comme le propose Somerton (1980), nous ne le ferons qu'à partir des N crabes dont on a supposé connu l'état de maturité sexuelle. En effet, le test consiste à observer si la somme des carrés des écarts au modèle construit sur l'existence de deux droites est significativement plus petite que celle correspondant au modèle qui n'en comporte qu'une. Il se trouve que, si pour les points du secteur central le critère de classification est justement déterminé par la droite la plus proche, le test aura *a priori* une forte probabilité d'être significatif sous l'hypothèse H_0 d'égalité des deux droites. D'un point de vue pratique, le processus de classification itérative adopté par Somerton (*op. cit.*) risque d'accentuer toute différence, même non significative au départ, pour aboutir au rejet de l'hypothèse H_0 .

La forme sigmoïde de la courbe, qui représente la proportion d'individus matures par rapport à une longueur de référence, peut être ajustée au moyen de plusieurs équations qui vont de la loi normale cumulée (Wenner *et al.*, 1974; Chittleborough, 1976), à la fonction logistique (Somerton, 1980; Morizur, 1983). C'est cette dernière équation qui a été retenue en raison de la simplicité de sa formulation, soit :

$$Y = \frac{1}{1 + A \cdot e^{B \cdot X}} + \varepsilon;$$

avec :

Y = proportion d'individus matures;

X = longueur de référence;

A et B = constantes du modèle à déterminer.

Cette fonction peut être reparamétrisée sous une forme plus « biologique » en y incluant la longueur à laquelle 50% des crabes sont capables de reproduire pour la première fois ($X_{0,5}$), ce qui donne :

$$Y = \frac{1}{1 + A^{(1 - X/X_{0,5})}} + \varepsilon;$$

pour les calculs se référer à l'annexe I.

Comme il sera montré par la suite, cette reparamétrisation a l'avantage de rendre les estimateurs de A et de $X_{0,5}$ pratiquement indépendants, ce qui est loin d'être le cas pour ceux de A et de B.

Sous la réserve que les résidus inexplicables soient de moyenne nulle, de même variance, et ne soient pas corrélés deux à deux, le critère d'optimalité des moindres carrés équivaut à celui du maximum de vraisemblance. L'algorithme d'ajustement non linéaire, dérivé de celui de Newton, est décrit dans le manuel en langue française du progiciel statistique Genstat (Astier *et al.*, 1982).

Le système étant non linéaire, le contour exact de la région de confiance des deux paramètres, au seuil α' proche de α , sera l'ensemble des points (A et B dans un cas, A et $X_{0,5}$ dans l'autre) tels que la somme des carrés résiduels correspondants soit égale à une somme des carrés critiques (S.C.C.) calculée de la manière suivante :

$$S.C.C. = S.C.R. \left[1 + \left(\frac{p}{n-p} \right) \cdot F_{(\alpha) (p; n-p)} \right],$$

d'après Draper et Smith (1966), où

S.C.R. = somme des carrés résiduels de l'ajustement conduit à l'aide de la fonction logistique;

p = nombre de paramètres du modèle (ici p = 2);

n = nombre de couples de points sur lesquels porte l'ajustement.

RÉSULTATS

Étude de la relation d'allométrie entre la hauteur de la pince et la largeur du céphalothorax (carapace) chez les mâles

L'observation macroscopique des gonades des mâles capturés au cours des campagnes d'évaluation indique que l'acquisition de la fonction de reproduction se réalise approximativement, pour les plus petits individus, vers 100 mm de largeur de carapace. Comme d'après l'analyse biométrique faite par Le Loeuff *et al.* (1978), cette taille se situerait entre 105 et 115 mm, la limite supérieure des juvéniles (LJ) et la limite inférieure des adultes (LA) ont été fixées respectivement à 81,5 et 121,5 mm (soit 4,4 et 4,8 en logarithmes népériens; fig. 1). Les résultats des analyses de variance obtenus selon la méthode de Somerton (1980), ou avec la modification apportée dans ce travail sont présentés dans le tableau 1.

Alors que pour notre part nous ne pouvons pas rejeter l'hypothèse H_0 d'égalité entre les deux droites, la deuxième procédure de calcul mène à un F très hautement significatif. Les raisons de cette divergence proviennent du fait que nous effectuons le test sur l'ajustement avant la classification des points de la zone intermédiaire ($LJ < X < LA$), tandis que Somerton les assigne d'abord à la droite la plus proche puis effectue le calcul de la statistique F (d'où le nombre de degrés de liberté supérieur dans ce dernier cas).

En conclusion, on retiendra que, contrairement à certaines espèces de crabes, comme par exemple *Chionoecetes bairdi* (Somerton, *op. cit.*), l'acquisition de la taille de première maturité ne semble pas se manifester sur les pinces des mâles chez *G. maritae*. L'étude

de l'allométrie de la pince a peut-être été utilisée avec abus chez beaucoup d'espèces. Comme ce travail se veut surtout comme une tentative d'amélioration d'une technique statistique, nous n'avons pas recherché d'autres caractères morphométriques.

Étude de la relation d'allométrie entre la longueur de l'abdomen et celle du thorax chez les femelles

Par simple observation de la face ventrale des femelles, on peut s'apercevoir qu'aux alentours de 80 mm de largeur du céphalothorax, l'abdomen s'élargit et recouvre le thorax. Ce phénomène, qui se traduit par une modification d'allométrie entre ces deux variables, est visualisé dans la figure 2 et par le test F correspondant, qui est très hautement significatif (tab. 2). Les femelles dont la longueur de référence est comprise entre les deux bornes (LJ et LA) vont donc pouvoir à leur tour être classées dans une de ces deux catégories, après que les deux droites définies ci-dessus aient été prolongées dans cette zone intermédiaire (fig. 3). Le critère d'assignation étant le plus petit écart résiduel entre chacun de ces points et les deux droites, selon l'axe des ordonnées. Après être repassé à la largeur du céphalothorax (carapace), qui est plus démonstrative que la longueur du thorax (grâce à des mesures faites individuellement), l'ajustement de la proportion de femelles matures est réalisé au moyen de l'équation logistique dans ses deux versions. Le nombre de femelles par classe de taille étant sensiblement équivalent, aucune pondération n'a été faite lors de l'ajustement.

Que ce soit pour les résultats obtenus sous la forme initiale ou après reparamétrisation, on remarque la faible précision de l'estimation de A (tab. 3). En contrepartie, les intervalles de variations de B et de $X_{0,5}$ sont

Tableau 1

Analyses de variance et comparaison des ajustements conduits avec une seule droite (modèle 1) et deux droites (modèle 2), pour la relation d'allométrie Log (hauteur pince)/Log (largeur carapace) chez les mâles de *Geryon maritae*; N.S. = non significatif à 5%; *** = significatif à 0,1%. Dans le présent travail, les régressions portent uniquement sur les crabes dont la maturité est connue.

*Analysis of variance using one regression (model 1) and two regressions (model 2) for the allometric relation between Log (chela height) versus Log (body width) in Geryon maritae males; N.S. = non significant at 5%; *** = significant at 0.1%; only individuals of known sexual maturity were used for regressions.*

Méthode	Modèle	Source de variation	Degrés de libertés	Somme des carrés	F
Présent travail	1	Régression	1	20,9433	1,476
		Résiduelle	98	0,2114	
		Totale	99	21,1548	
Présent travail	2	Régression	3	20,9495	N.S.
		Résiduelle	96	0,2052	
		Totale	99	21,1548	
Méthode de Somerton	1	Régression	1	21,8328	15,643
		Résiduelle	162	0,2684	
		Totale	163	22,1013	
Méthode de Somerton	2	Régression	3	21,8766	***
		Résiduelle	160	0,2246	
		Totale	163	22,1013	

Tableau 2

Analyses de variance et comparaison des ajustements conduits avec une seule droite (modèle 1) et deux droites (modèle 2), pour la relation d'allométrie Log (longueur abdomen)/Log (longueur thorax) chez les femelles de *Geryon maritae*; *** = significatif à 0,1%.

*Analysis of variance using one regression (model 1) and two regressions (model 2) for the allometric relationships modelling Log (abdomen length) versus Log (chest length) in Geryon maritae females; *** = significant at 0.1%.*

Méthode	Modèle	Source de variation	Degrés de libertés	Somme des carrés	F
Présent travail	1	Régression	1	9,5167	8,227
		Résiduelle	94	0,2346	
		Totale	95	9,7512	
Présent travail	2	Régression	3	9,5529	***
		Résiduelle	92	0,1984	
		Totale	95	9,7512	
Méthode de Somerton	1	Régression	1	11,0163	66,615
		Résiduelle	247	0,4839	
		Totale	248	11,5003	
Méthode de Somerton	2	Régression	3	11,1896	***
		Résiduelle	245	0,3107	
		Totale	248	11,5003	

beaucoup plus étroits. Le deuxième point à retenir a trait aux coefficients de corrélation entre les estimateurs. Alors que, dans l'ajustement conduit avec l'équation logistique sous sa forme initiale (avec les paramètres A et B), cette statistique est élevée ($r = -0,9894$), la reparamétrisation fournit deux estimateurs (A et $X_{0,5}$) pratiquement indépendants

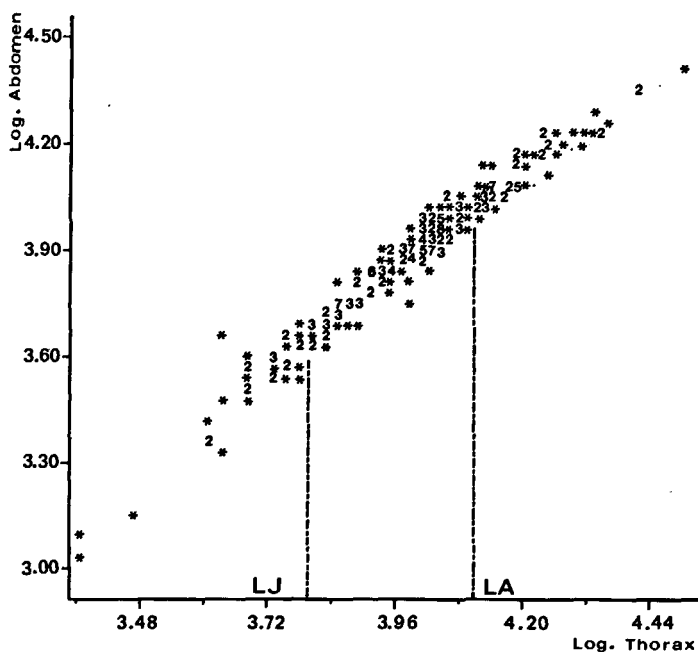


Figure 2

Relation d'allométrie entre la longueur de l'abdomen (mm) et la longueur du thorax (mm) chez les femelles de *Geryon maritae*. LJ = limite des juvéniles; LA = limite des adultes. Cette relation montre une rupture de pente qui peut être mise à profit pour étudier la taille de première maturité sexuelle.

Allometric relationships modelling of abdomen length (mm), versus chest length (mm) for females of Geryon maritae. LJ = juvenile limit; LA = adult limit. This relationship shows a breaking point which is used to define the size at first maturity.

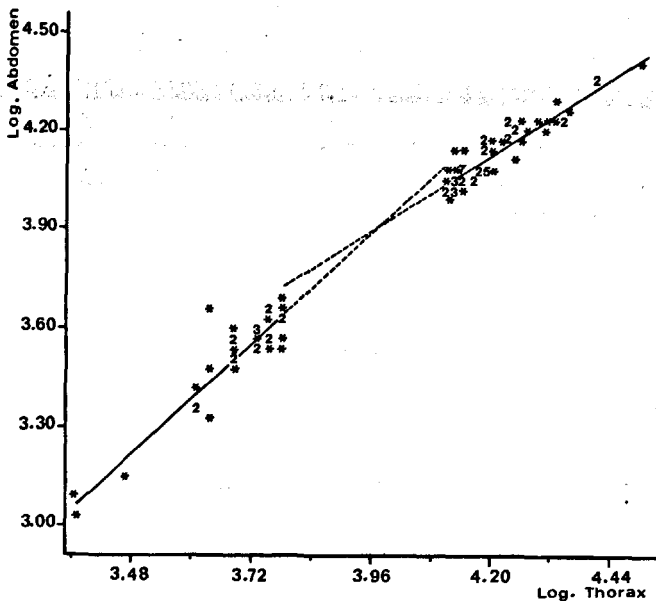


Figure 3

Relation d'allométrie entre la longueur de l'abdomen (mm) et la longueur du thorax (mm) chez les femelles de *Geryon maritae*. LJ = limite des juvéniles; LA = limite des adultes. Les ajustements (régressions prédictives) des relations d'allométries des juvéniles et des adultes ont été réalisés à partir d'individus dont l'état de maturité est supposé connu (traits continus). Les extrapolations de ces droites à la zone intermédiaire (LJ < X < LA) sont représentées par des traits en pointillés.

Allometric relationships modelling of abdomen length (mm) versus chest length (mm) for females of Geryon maritae. LJ = juvenile limit; LA = adult limit. Regression lines (fitted by least squares) were adjusted only for individuals of which sexual maturity stage is known (solid line). Extrapolations into the intermediate area (LJ < X < LA) are represented by dotted lines.

($r = 0,0861$). Les régions de confiance des deux couples de paramètres, qui ont été partiellement représentées (fig. 4 et fig. 5) aux seuils approchés de 5% et de 1%, illustrent parfaitement cette situation. On peut voir que toute estimation de B dépend de celle de A (pour $A = 50$, B varie entre $-0,136$ et $-0,122$ tandis que pour $A = 300$, B varie entre $-0,142$ et $-0,164$), ce qui n'est pas le cas de $X_{0,5}$. Signalons que, pour une somme des carrés résiduels (S.C.R.) de 0,094, corres-

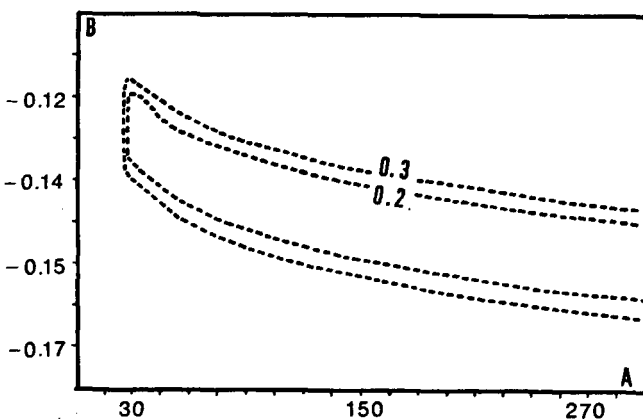


Figure 4

Représentation partielle de la région exacte de confiance des paramètres A et B aux seuils approchés de 5% (somme des carrés critiques = S.C.C. = 0,2) et de 1% (S.C.C. = 0,3). On remarquera que l'estimation de B est étroitement liée à celle de A.

Partial representation of exact confidence region for estimates of parameters A and B at an approximate level of 5% (sum of critical squares = S.C.C. = 0.2) and at 1% (S.C.C. = 0.3). The estimates of B and A are not independent.

Tableau 3

Estimation des statistiques correspondantes aux paramètres utilisés dans les deux options de la fonction logistique qui décrit la proportion d'individus matures par rapport à la largeur de la carapace pour les femelles de *Geryon maritae*.

Statistic estimates corresponding to parameters used in both options of the logistic equation which relates the proportion of mature individuals to body width.

Équation logistique	Paramètre	Estimation	Écart type	Corrélation
Forme initiale	A	25 155,988	36 364,977	-0,9894
	B	-0,122	0,018	
Forme reparamétrisée	A	25 152,781	43 496,805	0,0861
	$X_{0,5}$	82,854	1,730	

pondant aux valeurs fournies par le tableau 3, le calcul des sommes des carrés critiques (S.C.C.) donne respectivement 0,199 et 0,297 (valeurs arrondies à 0,2 et 0,3 dans les figures 4 et 5). Notons également que les parties représentées ne sont pas fermées, ce qui signifie que le paramètre A peut atteindre de très fortes valeurs. En fait, on peut démontrer que lorsque A tend vers l'infini, la somme des carrés résiduels reste bornée (annexe II).

En ce qui concerne l'application biologique de cette méthode, la principale information à retenir est que la taille à laquelle 50% des femelles de *G. maritae* sont capables de se reproduire pour la première fois est de l'ordre de 83 mm (tab. 3 et fig. 6). Ce résultat concorde avec les travaux réalisés en Côte-d'Ivoire par Le Loeuff *et al.* (1978), qui fournissent l'intervalle : 80-85 mm. A titre de comparaison, les femelles de *G. quinquedens* de l'Atlantique nord-ouest arrivent à maturité entre 80 et 91 mm de largeur de carapace (Haefner, 1977). On remarquera que la gamme de taille dans laquelle tous les individus passent de l'état juvénile à celui d'adulte est relativement étendue (approximativement entre 70 et 100 mm). Signalons à ce propos que les plus petites

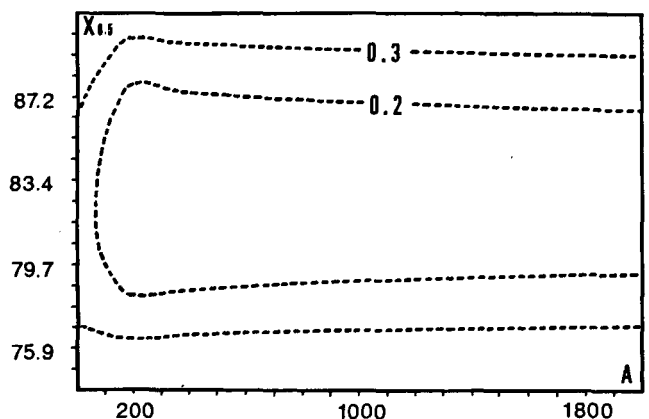


Figure 5

Représentation partielle de la région exacte de confiance des paramètres A et $X_{0,5}$ aux seuils approchés de 5% (somme des carrés critiques = S.C.C. = 0,2) et de 1% (S.C.C. = 0,3). A la différence de ce que l'on observe dans la figure 4, $X_{0,5}$ est pratiquement indépendant de A.

Partial representation of exact confidence region for estimates of parameters A and $X_{0,5}$ at an approximate level of 5% (sum of critical squares = S.C.C. = 0.2) and at 1% (S.C.C. = 0.3). In contrast with Figure 4, the estimate of $X_{0,5}$ is practically independent of the estimate of A.

féelles grainées, capturées au Sénégal par les casiers, appartiennent à la classe de taille : 7,5 cm (mesures au demi-centimètre inférieur).

La faible qualité de l'ajustement de la proportion d'adultes en fonction de la largeur de la carapace amène à conserver un certain esprit critique. Cela semble cependant plus le fait d'un nombre relativement restreint de données qu'une remise en cause de la fonction logistique elle-même, qui s'est avérée satisfaisante dans d'autres études (Morizur, 1983); dans notre exemple, toutes les courbes présentant une allure sigmoïde, ou même une simple droite de régression, auraient conduit à des solutions similaires.

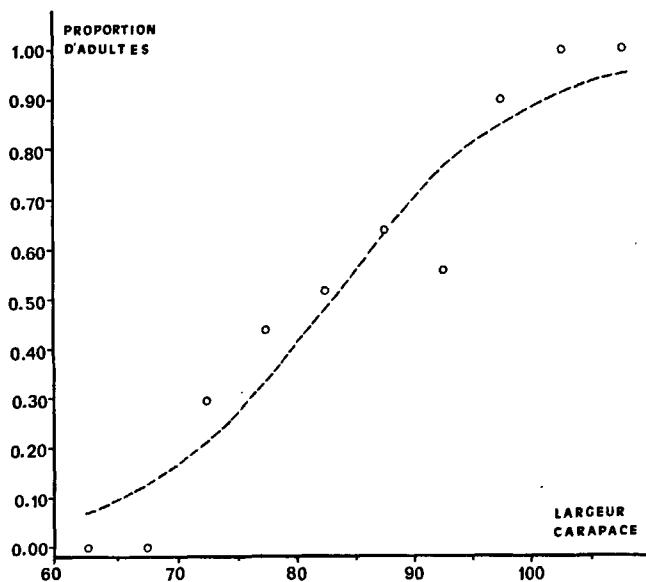


Figure 6

Ajustement par une équation logistique de la proportion d'individus adultes en fonction de la largeur de la carapace (mm) pour les femelles de *Geryon maritae*. Le caractère morphométrique qui a permis de discriminer les adultes des juvéniles est la longueur de l'abdomen (fig. 3).

Logistic equation fitted to the proportion of adult individuals versus body width in females of *Geryon maritae*. Sexual maturity was determined from abdomen length (Fig. 3).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Lorsque l'on désire déterminer la taille à laquelle 50% des individus sont capables de se reproduire, l'utilisation de descripteurs saisonniers peut présenter de nombreuses difficultés. Parmi ces dernières, citons la disparition au cours des périodes de repos sexuel des caractères qualitatifs ou quantitatifs propres aux individus adultes, ou encore la diminution de leur vulnérabilité (prise de nourriture, mobilité, agilité, etc.) à l'engin de pêche. Chez de nombreuses espèces de crabes, il existe toutefois des caractères morphologiques acquis définitivement lors du passage de l'état juvénile à celui d'adulte, qui permettent une connaissance plus fiable de la taille de première maturité sexuelle. L'analyse

biométrique de ces caractères consiste à rechercher les relations d'allométrie qui montrent une rupture de pente entre la partie composée uniquement d'individus immatures et celle qui ne comprend que des adultes. Cela suppose deux hypothèses implicites :

— la maturité apparaît en même temps que le changement d'allométrie;

— la différence de pente observée entre les relations des petits et des grands individus est bien due à l'acquisition de la fonction de reproduction.

Le principal objectif de ce travail était d'affiner la méthode biométrique proposée par Somerton (1980). En premier lieu, nous avons montré qu'il est indispensable de comparer les deux droites d'allométrie avant la classification des crabes dont l'état de maturité est inconnu. Dans le cas contraire, il y a une forte probabilité de conclure à la présence d'un dimorphisme de maturité, même si ce dernier n'existe pas. Deuxièmement, la description de la proportion du nombre de crabes adultes en fonction d'une longueur de référence est faite à l'aide d'une courbe logistique qui peut être reparamétrisée. Cette nouvelle équation permet d'avoir, d'une part une estimation directe du $X_{0,5}$ et de sa variance, et d'autre part, de s'affranchir de la très forte dépendance qui existe entre les deux paramètres de l'équation logistique présentée sous sa forme initiale.

Chez la principale espèce de crabes rouges des profondeurs qui vit sur la pente continentale du Sénégal (*Geryon maritae*), seule la relation d'allométrie entre le logarithme de la longueur de l'abdomen et celui de la longueur du thorax a permis de discriminer les femelles susceptibles de se reproduire de celles qui sont immatures. Cette taille de première maturité, qui est de l'ordre de 83 mm de largeur de carapace, concorde avec les estimations fournies en Côte-d'Ivoire par Le Loeuff *et al.* (1978), qui avaient suivi une procédure de calcul beaucoup plus simple que la notre. Cela montre qu'en l'absence d'importants moyens de calcul, on peut employer des méthodes moins élaborées qui donnent néanmoins des résultats satisfaisants. Parmi ces méthodes, les observations biologiques peuvent donner une première estimation de la taille à laquelle 50% des individus deviennent matures. Rappelons que le calcul de ce paramètre, tel qu'il a été fait dans le présent travail, bénéficie de ce type d'observation (détermination des seuils LJ et LA).

Cependant, à défaut d'améliorer les résultats, les méthodes statistiques se justifient, ne serait-ce que pour démontrer que les limites de confiance des estimateurs ont une échelle de variation assez large. De même dans le cas de deux droites d'allométrie qui ne se coupent pas mais qui montrent un « décrochement », ou si l'on souhaite connaître le pourcentage d'adultes par classe de taille afin de bâtir un schéma d'aménagement d'une pêcherie, basé sur la notion de fécondité par recrue, il est évident que l'utilisation de techniques statistiques aussi fines est à préconiser.

Remerciements

Nous remercions P. Cayré et A. Caverivière, chercheurs de l'ORSTOM affectés au C.R.O.D.T. de l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, qui ont relu ce manuscrit, ainsi que A. Sylla, technicien au C.R.O.D.T., pour sa participation à la collecte des données. Les commentaires faits par les arbitres de la revue ont également été très précieux.

Les programmes informatiques, écrits à l'aide du progiciel Genstat (Rothamsted experimental station) par l'un d'entre nous (F. Laloë), ont été utilisés sur l'IBM 4331 (VM-SP) du C.R.O.D.T.

RÉFÉRENCES

- Astier R., Bouvier A., Coursol J., Denis J. B., Dervin C., Jolivet E., Lesquoy E., Pons O., Tomassone R., Vila J. P., 1982. Genstat, un langage statistique, I.N.R.A. biométrie, Paris, 555 p.
- Chittleborough R. G., 1976. Breeding of *Panulirus longipes cygnus* George under natural and controlled conditions, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 27, 499-516.
- Draper N. R., Smith H., 1966. *Applied regression analysis*, John Wiley and Sons, Inc., New York, 407 p.
- Gaertner D., Le Hir Y., Sylla A., 1985. Analyse des campagnes exploratoires de pêche au casier des crabes rouges (*Geryon maritae* Manning et Holthuis, 1981 et *Geryon affinis* Milne Edwards et Bouvier, 1894) du talus continental sénégalais, *Doc. Sci. C.R.O.D.T. Dakar*, 96, 1-44.
- George R. W., Morgan G. R., 1979. Linear growth stages in the rock lobster (*Panulirus versicolor*) as a method for determining size at first physical maturity, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 175, 182-185.
- Haefner P. A., 1977. Reproductive biology of the female deep-sea red crab *Geryon quinquedens* from the Chesapeake bight, *Fish. Bull.*, 75, 1, 91-102.
- Hartnoll R. G., 1978. The determination of relative growth in crustaceans, *Crustaceana*, 34, 281-293.
- Le Foll A., 1982. La pêcherie du tourteau *Cancer pagurus* sur les côtes de Bretagne sud; déplacements-croissance-reproduction, *Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale, Brest*, 206 p.
- Le Loeuff P., Cayré P., Intes A., 1978. Étude du crabe rouge profond *Geryon quinquedens* en Côte-d'Ivoire. II: Éléments de biologie et d'écologie avec référence aux résultats obtenus au Congo, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 9, 2, 17-65.
- Mayrat A., 1967. Croissance et développement chez les crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes), *Mém. Inst. Fond. Afr. Noire*, 77, 499-648.
- Melville-Smith R., 1983. Abundance of deep-sea red crab *Geryon maritae* in south west African waters from photography, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 1, 123-131.
- Mori M., Relini G., 1982. Mating behaviour of *Geryon longipes* A. Milne Edwards 1881 (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in captivity, *Quad. Lab. Technol. Pesca*, 3, 2-5, 173-178.
- Morizur Y., 1983. Utilisation de critères fonctionnels (présence de spermatozoaires, maturation des ovaires) pour la détermination de la taille et de l'âge à maturité sexuelle des *Nephrops norvegicus*, femelles de la région sud-Bretagne, *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 41, 28-36.
- Somerton D. A., 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 1488-1494.
- Thiam D., Caverivière A., Thiam M., 1983. La pêche des crevetiers espagnols au large du Sénégal en 1980 et récapitulatif sommaire des résultats pour la période 1977-1980, *Doc. Sci. C.R.O.D.T. Dakar*, 91, 1-35.
- Wenner A. M., Fusaro C., Oaten A., 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations, *Can. J. Zool.*, 52, 1095-1106.

ANNEXE I

En effet, si on part de l'équation logistique sous sa forme initiale :

$$Y = \frac{1}{1 + A \cdot e^{(B \cdot X)}}$$

on remarque que l'on peut linéariser cette équation par transformation logarithmique, soit :

$$\text{Log}\left(\frac{1-Y}{Y}\right) = \text{Log}(A) + B \cdot X.$$

Une estimation initiale de A et de B peut être calculée par un ajustement sur les moindres carrés, ce qui permet de fournir une première valeur de la taille statistique à laquelle 50% des crabes deviennent matures ($X_{0,5}$). Pour cela on pose $Y = 0,5$, ce qui donne :

$$X_{0,5} = \frac{-\text{Log}(A)}{B}.$$

Les estimations préliminaires de A et de B peuvent être optimisées si on les replace dans l'équation logistique par un ajustement sur les moindres carrés d'une régression non linéaire.

En procédant ainsi, Somerton (1980) donne également une estimation de la variance du $X_{0,5}$ par la méthode Delta dont une approximation du premier ordre donne :

$$\text{VAR}(X_{0,5}) = \left(\frac{1}{A \cdot B}\right)^2 \cdot \text{VAR}(A) + \left(\frac{\text{Log}(A)}{B^2}\right)^2 \cdot \text{VAR}(B) - \frac{2 \cdot \text{Log}(A)}{A \cdot B^3} \cdot \text{COV}(A, B).$$

Cependant, les estimations du $X_{0,5}$ et de sa variance peuvent être réalisées directement d'une manière plus simple en remarquant que :

$$B = \frac{-\text{Log}(A)}{X_{0,5}} \text{ d'où } Y = \frac{1}{1 + A \cdot e^{(-\text{Log}(A)/X_{0,5}) \cdot X}}.$$

Le dénominateur peut encore s'écrire de la façon suivante :

$$1 + A \cdot e_{\text{Log}(A) \cdot (-X/X_{0,5})} = 1 + A \cdot A^{(-X/X_{0,5})},$$

ce qui donne bien

$$Y = \frac{1}{1 + A^{(1-X/X_{0,5})}}.$$

ANNEXE II

Lorsque A tend vers l'infini ($A \rightarrow \infty$), on a :

$$\begin{matrix} f(X) \rightarrow 0 \\ (A \rightarrow \infty) \end{matrix} \text{ si } X < X_{0,5} \text{ et } \begin{matrix} f(X) \rightarrow 1 \\ (A \rightarrow \infty) \end{matrix} \text{ si } X > X_{0,5}$$

Comme les valeurs observées Y et celles de f(X) ne varient qu'entre 0 et 1, la somme des carrés résiduels sera toujours inférieure au nombre d'observations, quels que soient $X_{0,5}$ et A (pour A strictement positif). De plus, on observe (pour $A \rightarrow \infty$) que :

$$\text{S.C.R.}_{(X_{0,5}, A)} = \sum (Y - f(X))^2 \rightarrow \begin{matrix} \sum Y^2 \\ (\text{pour } X < X_{0,5}) \\ + \\ \sum (1 - Y)^2 \\ (\text{pour } X > X_{0,5}) \end{matrix}$$

On peut montrer que :

$$\lim \text{S.C.R.}_{(X_{0,5}, A)} > \text{S.C.C.}_{(\alpha=1\%)}, \forall X_{0,5},$$

la région de confiance est donc fermée; toutefois A peut prendre des valeurs très élevées (par exemple le couple 82, 20.10⁶ donne une somme des carrés résiduels de 0,1859).