

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA CREVETTE ROSE**  
***PALAEMON SERRATUS* (PENNANT)**  
**EXPLOITATION, BIOLOGIE <sup>(1)</sup>**

par Albert CAMPILLO

---

(1) Cet article constitue une partie d'une thèse de Doctorat d'Etat, soutenue le 29 juin 1979, à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc.

---



## SOMMAIRE

	PAGES
INTRODUCTION .....	297
<b>I. Importance économique et pêche .....</b>	<b>299</b>
1. Répartition géographique .....	299
2. Saisons de pêche .....	299
3. Les fonds de pêche .....	300
4. Modes et engins de pêche .....	300
5. Evolution du nombre d'unités et de leur type .....	300
6. Effort de pêche et rendement .....	302
<b>II. Aspect biologique et écologique .....</b>	<b>304</b>
1. Préliminaires .....	304
2. Relation taille-poids et croissance relative .....	305
a) Relation poids/longueur du céphalothorax ( $W/Lct\ 1$ ) .....	306
b) Relation $Lct\ 2/Lct\ 1$ .....	307
3. Etude de l'âge et de la croissance des crevettes de la région de Roscoff-Carantec .....	308
a) Etude de la croissance à l'aide de la méthode de Petersen .....	309
b) Etude de la croissance par la méthode de Harding .....	311
4. Expression mathématique de la croissance .....	315
5. Comparaison de nos résultats avec ceux d'autres auteurs. Longévité .....	317
a) Taille atteinte à la fin de chaque saison de croissance .....	317
b) Taille atteinte à chaque anniversaire (juin) .....	319
c) Longévité .....	319
6. Répartition quantitative des mâles et des femelles (sex-ratio) ..	319
a) A l'île d'Yeu .....	319
b) Dans le secteur de Roscoff-Carantec .....	321
c) Hypothèses envisagées pour expliquer le sex-ratio à l'avantage des femelles .....	322
7. Estimation des stocks par marquage .....	326
a) Les marquages de l'île d'Yeu .....	328
b) Les marquages du secteur de Roscoff .....	333
8. Estimation du taux de mortalité à partir des marquages (île d'Yeu)	333
9. Résumé et conclusion .....	335

---

	PAGES
<b>III. Reproduction</b> .....	336
<b>1. But et méthode</b> .....	336
<b>2. Reproduction de la classe O</b> .....	338
a) <i>Secteur de Roscoff-Carantec</i> .....	338
b) <i>Secteur de l'île d'Yeu</i> .....	340
<b>3. Reproduction des classes 1 et 2 du secteur de Roscoff-Carantec</b> ..	340
a) <i>Evolution des ovaires des femelles non ovigères</i> .....	340
b) <i>Evolution embryonnaire des œufs</i> .....	341
c) <i>Evolution des ovaires des femelles ovigères</i> .....	343
d) <i>Variations du pourcentage des femelles ovigères en fonction des périodes de ponte et d'incubation</i> .....	344
e) <i>Rapport entre la taille du céphalothorax (Lct 1), le nombre d'œufs et le nombre de larves émises</i> .....	345
<b>4. Résumé et conclusion</b> .....	346
<b>Résumé et conclusions générales</b> .....	347
BIBLIOGRAPHIE .....	350

## INTRODUCTION

La pêche de la crevette rose *Palaemon serratus* constitue une part importante de l'activité artisanale dans de nombreux ports de nos côtes de l'Atlantique et de la Manche. Ses apports, s'ils sont relativement modestes par leur tonnage (de 200 à 600 t), jouent un rôle non négligeable, par les prix élevés qu'ils atteignent, dans l'économie halieutique du pays.

De plus, la demande régulièrement croissante de crustacés sur les divers marchés a provoqué chez nous comme dans divers autres pays, à l'exemple du Japon, des essais d'élevage que la valeur de tels produits pouvait, *a priori*, rendre intéressants.

Dans le cadre de la pêche, l'effort trop souvent porté au maximum entraîne un risque de surexploitation, donc d'appauvrissement des fonds et des stocks de l'espèce, qui conduit à définir le seuil au-delà duquel des captures excessives diminuent la rentabilité de cette activité.

Dans celui de l'élevage qui réclame des investissements coûteux pour des résultats souvent aléatoires, il est indispensable — de malheureux exemples l'ont prouvé — de réunir au préalable bon nombre de connaissances qui donnent une certaine garantie à l'entreprise. Dans l'un et l'autre cas se posent un certain nombre de questions au sujet de la biologie de l'espèce, de sa physiologie, de son écologie, de son alimentation, soit, plus généralement, des divers facteurs qui conditionnent son développement et son comportement dans le milieu naturel aussi bien qu'en captivité.

Or, les études sur la crevette rose *Palaemon serratus* sont relativement peu nombreuses en France, particulièrement en ce qui concerne la biologie et l'exploitation de cette espèce.

Aucune étude systématique, basée sur des observations régulières mensuelles, de lots provenant de différents secteurs n'a été entreprise. Aussi, les observations recueillies, pour cette espèce, sur sa croissance, sa longévité et l'âge auquel survient sa maturité sexuelle, apparaissent-elles souvent contradictoires.

Le développement embryonnaire et larvaire de *Palaemon serratus* a été décrit par SOLLAUD en 1916 et 1923. Le nombre et les caractères morphologiques des stades larvaires ont été définis à partir de larves récoltées dans le plancton ou élevées au laboratoire le temps d'une ou plusieurs mues.

Les données sur la croissance sont plus fragmentaires. NOUVEL (1934) indique que la taille maximale atteinte par *Palaemon serratus* dans la région de Roscoff est de 71 mm pour les mâles et de 106 mm pour les femelles. En 1937, le même auteur établit une relation entre la taille et l'âge des crevettes.

La durée de vie de cette espèce est, selon SOLLAUD (1923), 5 à 6 ans pour les femelles. NOUVEL (1934) ramène cette durée à 2 ans pour les mâles et 3 ans au moins pour les femelles.

La maturité sexuelle serait atteinte chez les femelles à l'âge de 18 mois d'après SOLLAUD (1923). Le développement et la maturation des ovaires ont été décrits par PANNOUSE (1948) et,

selon cet auteur, à Roscoff, la ponte s'étale de janvier à juin en général, pouvant débuter en novembre lorsque l'été a été particulièrement chaud.

En Vendée et en Charente-Maritime, cette période se situe entre décembre et juin (KURC, 1965). Sur le littoral atlantique, les éclosions, commencées en avril, se poursuivent en mai et juin (DESBROSSES, 1951).

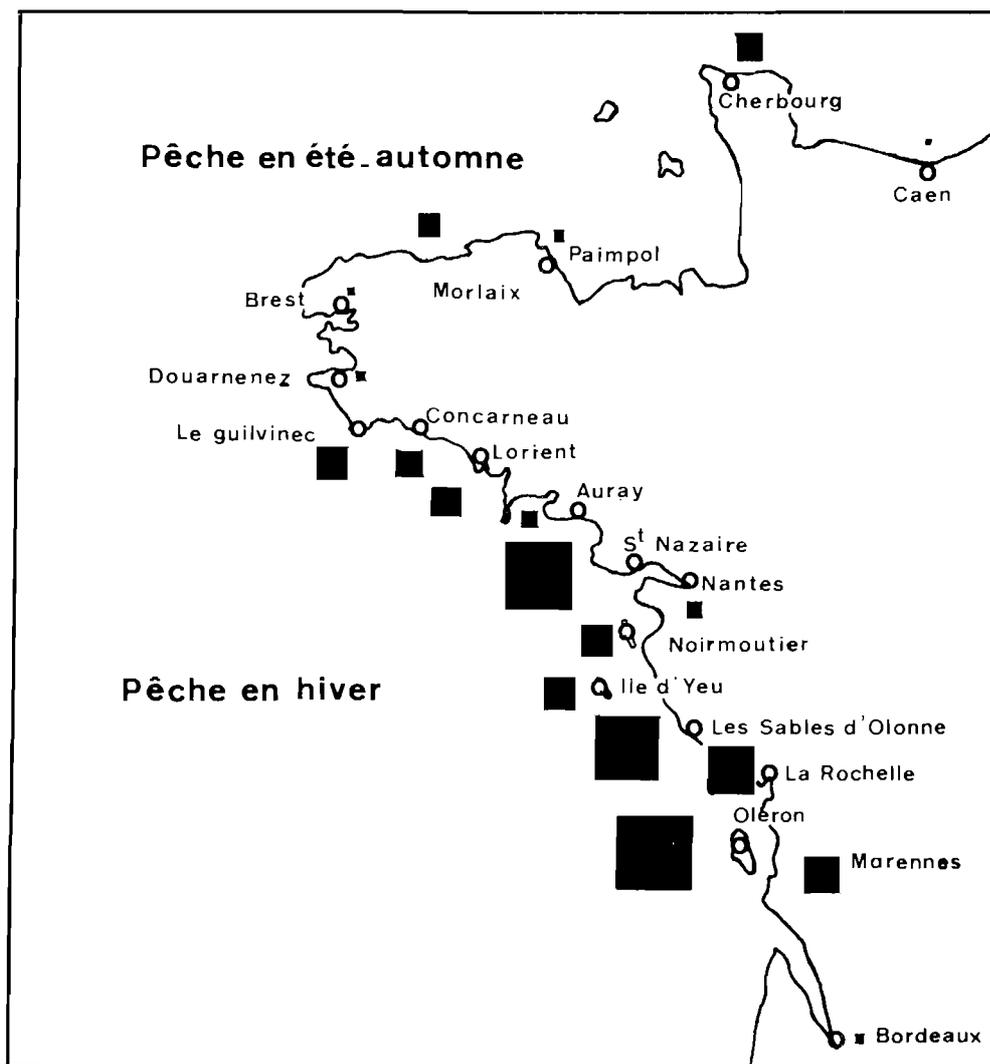


FIG. 1. — Moyenne des tonnages de crevette rose *P. serratus* débarqués dans les quartiers français de la Manche et de l'Atlantique de 1960 à 1973 (1 mm<sup>2</sup> = 1 t).

Le problème de la répartition des sexes dans les captures et des migrations de *Palaemon serratus* a été abordé par SOLLAUD, NOUVEL et KURC.

En Grande-Bretagne, les observations faites sur les populations de *Palaemon serratus* précisent davantage les différents aspects de la biologie du bouquet. FORSTER (1951-1959) pour le secteur de Plymouth et COLE (1956) pour le secteur de Conway au Pays de Galles ont suivi l'évolution de ces populations d'après des pêches régulières. Ils ont ainsi défini plusieurs classes d'âge pour lesquelles ils ont indiqué la vitesse de croissance des mâles et des femelles, les périodes de reproduction et la durée d'incubation des œufs.

Nous avons donc procédé d'abord à une étude des moyens de pêche et de l'évolution statistique des captures, à partir d'observations mensuelles suivies.

Parallèlement, au laboratoire de l'Institut des Pêches de Roscoff et à l'île d'Yeu, nous avons étudié durant plusieurs années différents paramètres, permettant de préciser de nombreux aspects biologiques de *P. serratus* qui restaient incertains.

## I. Importance économique et pêche.

### 1. Répartition géographique.

*Palaemon serratus* est une espèce des eaux méditerranéennes et de l'Atlantique nord tempéré. On la rencontre en effet depuis la Grèce jusqu'au détroit de Gibraltar et du Maroc à l'Irlande et à la Hollande. C'est aussi une espèce côtière. Sur les côtes atlantiques françaises, l'importance respective des ports spécialisés dans la pêche (fig. 1) reflète bien le développement du peuplement de ce crustacé : maximal entre Loire et Gironde (Le Croisic, Les Sables-d'Olonne, Oléron), il est nettement plus faible sur les côtes de la Manche (nord Finistère et Normandie).

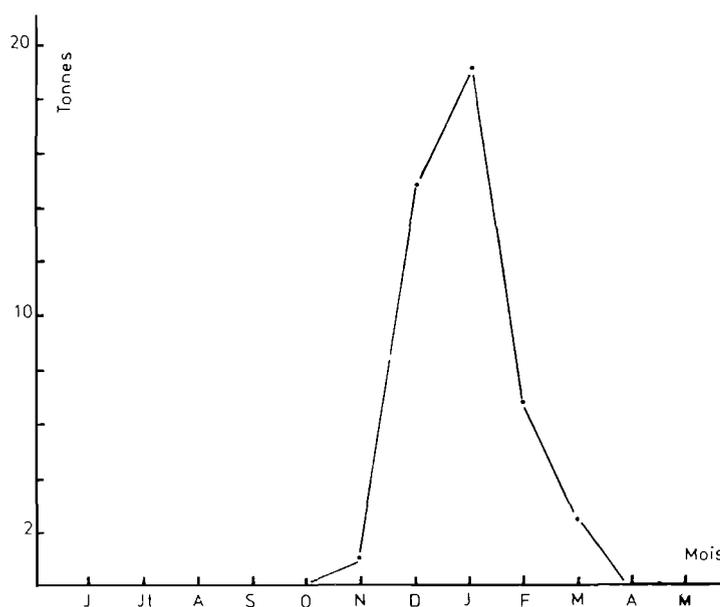


FIG. 2. - Evolution des apports mensuels durant la saison de pêche 1970-1971 à l'île d'Yeu.

### 2. Saisons de pêche.

Les diverses périodes de l'année où s'exerce la pêche de *P. serratus* sont un indice significatif des regroupements de populations. Elles renseignent aussi sur l'influence qu'exercent les conditions du milieu sur ces concentrations.

Au nord, sur les côtes de la Manche, la pêche est estivale au sens large du terme. Elle débute en juin et se termine généralement en octobre-novembre.

En revanche, de la Bretagne sud à la Gironde où elle est la plus importante, cette pêche débute en novembre pour se terminer au plus tard en mars. La figure 2, tracée à partir des apports mensuels de Port-Joinville, île d'Yeu, pour la saison 1970-1971, illustre bien son caractère hivernal. Toutefois, les artisans travaillant à très faible profondeur dans la zone des laminaires peuvent en prendre de petites quantités en juin.

Il est intéressant de noter cette opposition des saisons de pêche entre la zone la plus productive du golfe de Gascogne, et la Manche, à la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Dans le paragraphe consacré aux migrations, nous essaierons de fournir des explications au comportement différent de *P. serratus* en fonction des saisons.

### 3. Les fonds de pêche.

L'opposition précitée apparaît aussi dans les biotopes respectifs de ces peuplements. En Manche, cette crevette se pêche sur des fonds accidentés rocheux, sa limite inférieure étant celle des laminaires.

Il en va différemment dans le golfe de Gascogne où les zones de pêche s'étendent de la côte aux fonds sablo-vaseux de 40 à 50 m de profondeur. Dans les parages de l'île d'Yeu et de Noirmoutier, les crevettes se situent au niveau des sables moyens caractérisés par *Nephtys cirrosa* et *Ophelia borealis*, des sables grossiers à *Amphioxus* et des gravelles (cf. l'Étude sédimentologique de ce secteur par GLÉMAREC, 1969). Nous devons indiquer aussi que, près de l'estuaire de la Vilaine, se font les meilleures captures sur des fonds riches en algues *Gracilaria verrucosa*. Il est à remarquer que ces divers secteurs du golfe sont tous fortement influencés par des apports souvent considérables d'eau douce provenant des fleuves côtiers : Vilaine, Loire, Charente et Gironde.

### 4. Modes et engins de pêche.

Les modes de capture sont de deux types, suivant la nature et la richesse des fonds : la pêche au casier et la pêche au chalut.

Sur les fonds accidentés, souvent rocheux, du Finistère nord, on utilise les casiers (fig. 3). Leur forme et leur poids sont fonction de la nature du sol sur lequel on les pose. Ils peuvent être à fond plat et fortement lestés, posés de préférence isolés en eau calme. Certains sont aveugles, c'est-à-dire sans espace entre les lattes de bois qui les composent ; une épaisse couche de ciment leur donne un poids de 20 à 25 kg. C'est le type employé par certains pêcheurs de Carantec (fig. 3 A). A Roscoff, on utilise des engins métalliques plus légers (fig. 3 B).

Sur la côte atlantique, les casiers sont de section ovale, leur armature est en châtaignier (fig. 3 C). La pêche s'effectuant en dehors des zones rocheuses et à profondeur plus grande, les casiers sont disposés en filière de 30 à 40 pièces. Ce procédé nécessite une mer assez houleuse afin que les sédiments entrent en suspension, mais pas trop forte cependant, car les casiers dérapent alors et roulent sur le fond, perdant ainsi de leur efficacité. La présence de sédiments en suspension est importante pour une bonne pêche. Les pêcheurs savent d'ailleurs que les « eaux blanches », autrement dit turbides, apportées par les fleuves, les favorisent, tandis que les eaux claires du large, lorsque les apports fluviaux sont dressés à la côte par les vents du sud et du sud-ouest, leur sont défavorables.

La pêche au chalut se pratique de la Bretagne à Oléron. Les chaluts sont soit de type vendéen, soit « carrés » de type charentais, soit encore de type Devismes, suffisamment bien connus pour n'avoir pas à être décrits ici (KURC, FAURE et LAURENT, 1965).

### 5. Evolution du nombre d'unités et de leur type.

La pêche à la crevette étant artisanale, les bateaux sont en général de faible tonnage, mais divers. En 1973, par exemple, pour 14 quartiers maritimes et une flottille de 926 embarcations au total : 92,6 % étaient inférieures à 10 tx, 7 % comprises entre 10 et 20 tx, 0,4 % seulement entre 25 et 50 tx.

Mais, pour les trois quartiers de Saint-Nazaire, Les Sables-d'Olonne et Oléron (les plus importants pour cette spécialité bien qu'ils ne groupent que 184 unités), les bateaux sont plus puissants : 23 % d'entre eux jaugent de 10 à 25 tx et 1 % plus de 25 tx.

Les chiffres ci-dessus, de même que ceux qui vont suivre, ne sont pas d'une rigueur absolue, surtout quand il s'agit de petites embarcations et du nombre de casiers utilisés. Il en est de même pour la flottille et la production annuelle, difficile à estimer car, en maints endroits où la pêche est le fait de petits artisans, ceux-ci vendent souvent leurs produits sans passer par les criées.

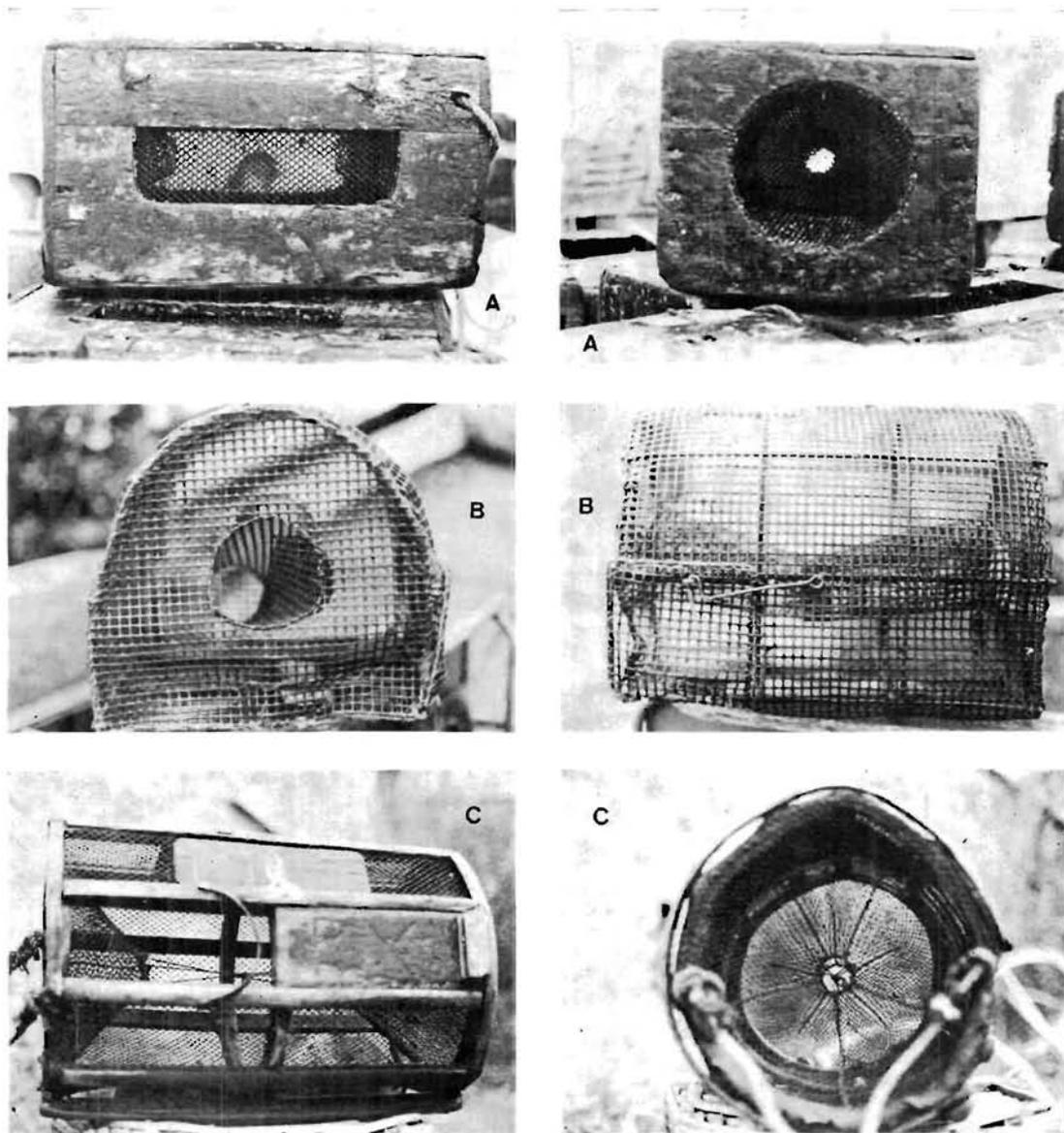


FIG. 3. — Différents types de casiers utilisés pour la pêche à la crevette rose ; A, B : secteur de Roscoff-Carantec ; C : secteur de l'île d'Yeu.

Toutefois, dans les ports les plus productifs (fig. 1), la quasi-totalité des apports passant par ces criées permettent de se faire une assez juste idée des tonnages débarqués. Leurs statistiques autorisent aussi à apprécier l'évolution de ceux-ci relativement au nombre des bateaux et des engins utilisés, autrement dit à calculer le rendement en fonction de l'effort de pêche.

### 6. Effort de pêche et rendement.

Nous avons relevé dans les statistiques recueillies auprès des quartiers maritimes, les tonnages respectifs des années 1960 à 1977 (fig. 4). Bien que ces chiffres ne soient que d'une rigueur relative et sans doute inférieurs à la réalité, l'histogramme obtenu montre une certaine irrégularité entre un minimum de 204 t (en 1964) et un maximum de 667 t en 1966 (fig. 4). Après un

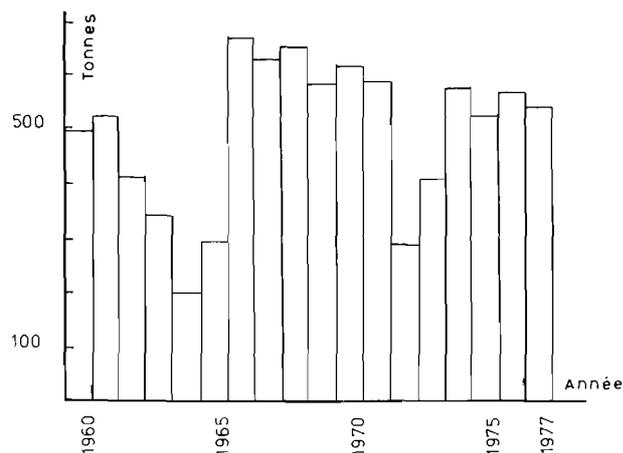


FIG. 4. — Evolution des tonnages de *P. serratus* débarqués dans les différents quartiers des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche de 1960 à 1977.

sommet de 525 t en 1961, les apports subissent une forte diminution en 1963-1964, remontent jusqu'à un chiffre maximum entre 1966 et 1971 pour chuter à nouveau en 1972. A partir de 1973, on assiste de nouveau à un accroissement des tonnages débarqués ; ils dépassent 500 t

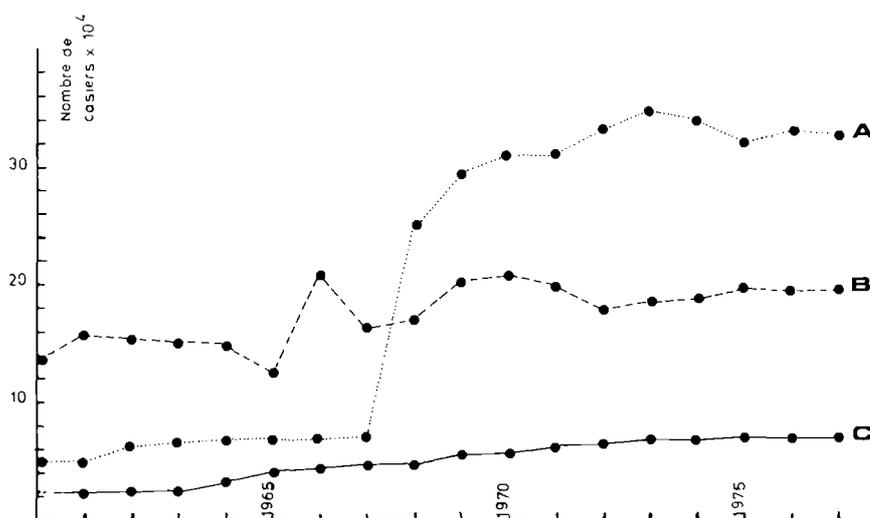


FIG. 5. — Evolution du nombre de casiers utilisés par saison de pêche dans les quartiers des Sables-d'Olonne (A), Saint-Nazaire (B) et Concarneau (C).

par an de 1974 à 1977. L'hypothèse d'une surexploitation des fonds a été envisagée. A l'aide des données complètes que nous avons pu recueillir pour trois quartiers, il nous a été possible de suivre, de 1960 à 1977, l'évolution du nombre de bateaux, du nombre de casiers, et le rendement par casier et par saison de pêche.

En ce qui concerne Concarneau, le nombre de bateaux a presque doublé et le nombre de casiers triplé entre 1960 et 1977 (fig. 5 et 6). Il en est de même dans le quartier des Sables-d'Olonne (fig. 5 et 6) où l'on observe que la flottille a doublé, tandis que le nombre de casiers a été multiplié par sept. Par contre, dans le quartier de Saint-Nazaire, la flottille n'a pratiquement pas augmenté, le nombre de casiers n'ayant été multiplié que par 1,4 (fig. 5 et 6).

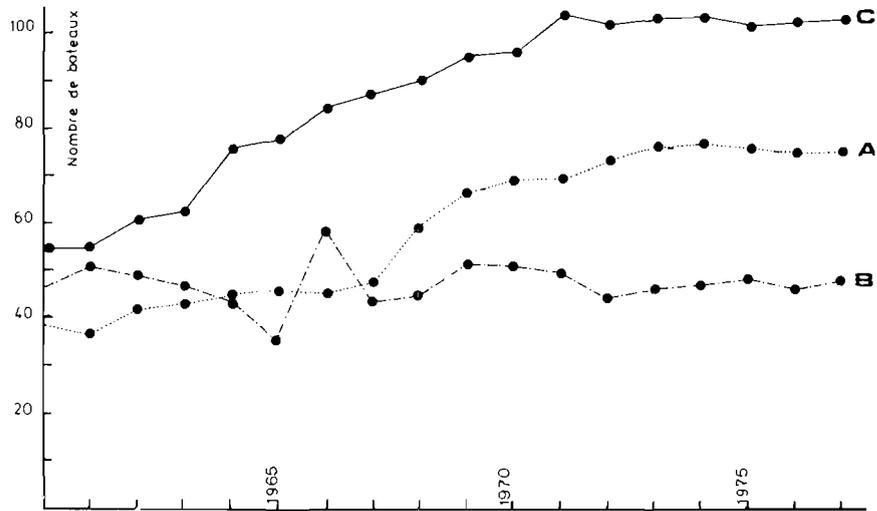


FIG. 6. — Evolution du nombre de bateaux pratiquant la pêche de la crevette au casier dans les quartiers des Sables-d'Olonne (A), Saint-Nazaire (B) et Concarneau (C).

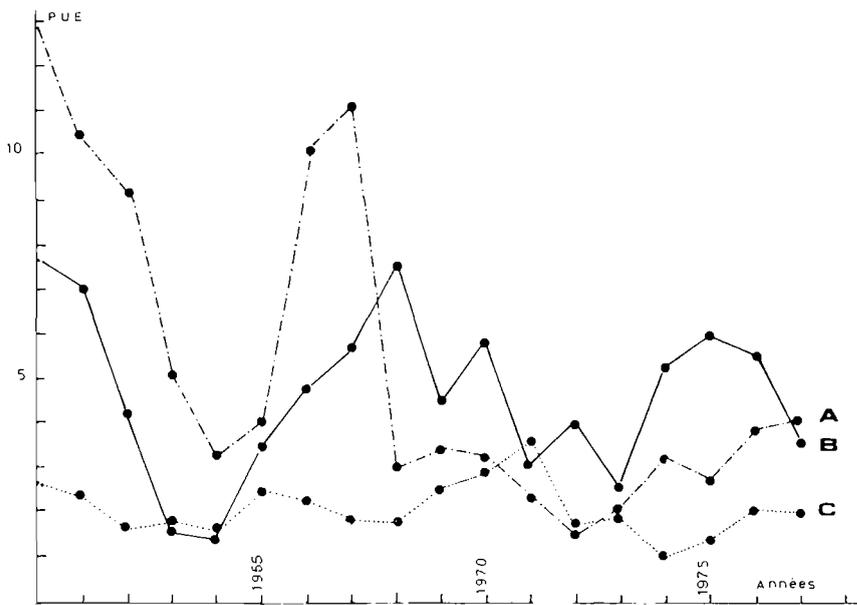


FIG. 7. — Evolution de la P.U.E. (kg de crevettes/casier/saison de pêche) pour les quartiers des Sables-d'Olonne (A), Saint-Nazaire (B) et Concarneau (C).

Si cette forte augmentation de l'effort de pêche dans les quartiers de Concarneau et des Sables-d'Olonne (bateaux, casiers) peut rendre compte de la forte poussée des tonnages globaux de 1966 à 1970, elle n'explique pas la diminution des apports de 1972 et 1973, suivie d'une augmentation des apports de 1974 à 1977.

Nous avons défini la prise par unité d'effort (P.U.E.) comme étant égale au poids de crevettes capturées par casier et par saison de pêche dans un secteur donné. Cette valeur, qui traduit l'abondance, a été déterminée pour les trois quartiers considérés. Elle nous fait envisager la situation sous un tout autre aspect. En effet, la valeur de la P.U.E. pour les trois quartiers subit des fluctuations parfois concordantes (diminution marquée pour 1964 (fig. 7), mais le plus souvent sans relation entre elles. C'est ainsi qu'en 1968, la P.U.E. dans le quartier des Sables accuse une chute marquée, tandis qu'à Saint-Nazaire, on observe l'inverse. A Concarneau, la P.U.E. reste pratiquement identique de 1960 à 1977. Ceci nous amène à considérer que d'autres facteurs peuvent intervenir. En effet, des fluctuations hydrologiques et climatiques doivent interférer sur le comportement, la biologie des populations de crevettes des régions considérées, et donc sur la P.U.E. Nous avons en effet estimé la P.U.E. par saison de pêche (décembre à mars). Or, durant cette période, l'état de la mer et l'hydrologie peuvent considérablement varier suivant les années. La pêche à la crevette nécessite une mer houleuse et des eaux turbides. Des périodes prolongées de mauvais temps ou de calme peuvent intervenir dans un pourcentage élevé sur l'évaluation de la P.U.E.

Les faibles valeurs des apports enregistrés de 1963 à 1965 pourraient avoir pour origine l'hiver rigoureux de 1962-1963. Selon KURC (1964), « l'hydrologie du golfe de Gascogne au cours de l'hiver 1963 est définie par le caractère boréal des eaux littorales du secteur compris entre l'île de Sein et les Sables-d'Olonne où l'on a noté près de terre des températures de l'ordre de 2 à 3° C ». Dans le même secteur géographique, les températures à 25 m de fond étaient comprises entre 5 et 7° C, nettement inférieures aux températures habituelles qui oscillent entre 8°5 et 9°5 C.

Ce refroidissement aurait eu pour effet de prolonger la période d'incubation des œufs de la ponte hivernale, empêchant probablement les femelles âgées de pondre une deuxième fois. D'ailleurs, COLE (1956) a remarqué que les femelles adultes du Pays de Galles ne pondent généralement qu'une fois par an, conséquence des températures habituellement basses de cette région.

Sur un autre plan, KURC (1964) signale également que l'influence de l'hiver rigoureux de 1963 n'a pas manqué de se faire sentir sur d'autres espèces telles que les jeunes sardines. L'étude de la mortalité effectuée chez *P. serratus* en 1975 à partir de marquages montre que la ponction effectuée par la pêche sur les classes âgées de 2 et 3 ans est faible. Ce travail, développé dans le paragraphe consacré aux marquages et migrations, semble confirmer qu'il n'y a pas surexploitation du stock. Seules les conditions météorologiques interviendraient de façon marquée sur la pêche.

Nous retiendrons donc, pour clore ce chapitre, que même si l'hypothèse d'une surexploitation des stocks dans certains secteurs peut être envisagée, l'affaîsissement global des captures de certaines années peut avoir pour origine essentielle les conditions météorologiques défavorables observées durant ces époques.

Il apparaît donc indispensable, afin de mieux cerner le problème, de rechercher dans l'avenir toutes les conditions entourant la pêcherie afin d'avoir une meilleure idée des facteurs conditionnant la pêche.

## II. Aspect biologique et écologique.

### 1. Préliminaires.

L'étude des différents aspects biologiques et écologiques de *Palaemon serratus* implique d'abord, nous semble-t-il, une connaissance des classes d'âge qui constituent les populations, notamment celle de Roscoff, station dont le laboratoire nous offrait le plus de possibilités.

Deux notions sont nécessaires pour acquérir cette connaissance.

D'abord la (ou les) période d'éclosion des œufs. Nous verrons dans le détail du chapitre III que cette période se situe en deux saisons de l'année au sens large, le printemps et l'été.

Ensuite la croissance, indiquant les tailles successives que *P. serratus* atteint au cours de son développement, ce qui conduit à procéder à de nombreuses mensurations. La précision de

celles-ci étant difficile à obtenir lorsqu'elles sont faites sur les lieux de pêche, nous avons préféré mesurer la seule longueur du céphalothorax (Lct 1) (de la pointe du rostre au bord postérieur du céphalothorax), (fig. 8) plutôt que la longueur totale, nous réservant de mesurer cette dernière, de même que Lct 2 (de la cavité orbitaire au bord postérieur du céphalothorax) au laboratoire en vue de comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs.

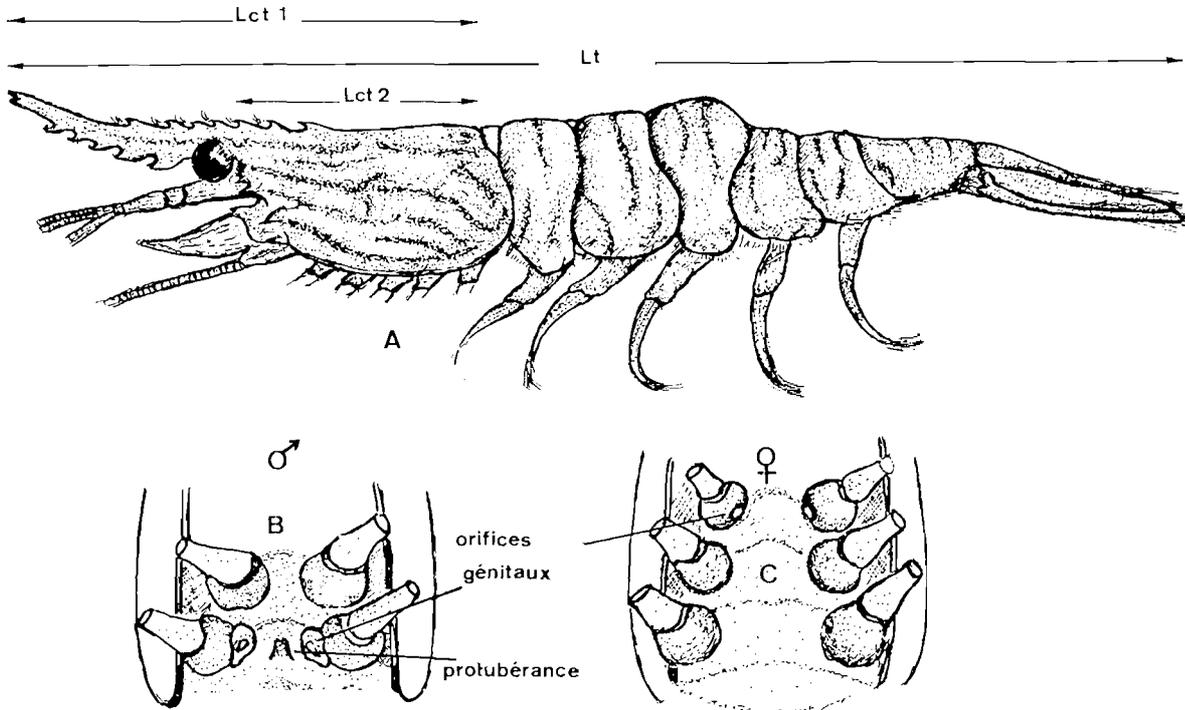


FIG. 8. — A : mensurations effectuées chez *P. serratus* ; Lct 1 : de l'extrémité du rostre au bord postérieur du céphalothorax ; Lct 2 : de la cavité orbitaire au bord postérieur du céphalothorax ; Lt : longueur totale, mesurée de l'extrémité du rostre au bord postérieur du telson ; B et C : vues ventrales du céphalothorax ; apparition d'une protubérance marquée chez les mâles entre les bases des 5<sup>es</sup> péréiopodes ; écartement entre les bases des 5<sup>es</sup> péréiopodes plus prononcé chez les femelles que chez les mâles.

En troisième lieu, pour serrer de plus près la question, nous avons fait des élevages, à la température du milieu naturel, à partir de crevettes nées au laboratoire et métamorphosées en juin, c'est-à-dire en période normale d'éclosion des larves à la mer.

Bien que la croissance de ces sujets d'élevage puisse être quelque peu modifiée par les conditions de captivité, son allure générale, du moins jusqu'à l'âge d'un an, nous a permis de mieux préciser la croissance dans le milieu naturel. En ce qui concerne ce dernier, nos observations, d'une durée d'un an, de septembre 1972 à août 1973, ont porté sur 2 366 mâles et 5 791 femelles traités séparément, afin de mettre en évidence les différences de croissance entre les sexes.

## 2. Relation taille-poids et croissance relative.

Les équations des droites de régression ( $W/Lct 1$ ) et  $Lct 2/Lct 1$  pour chacun des sexes ont été établies par la méthode des moindres carrés (axe majeur réduit).

Pour chaque équation, nous avons indiqué l'effectif, le coefficient de corrélation, l'écart type des X et des Y. Les interprétations graphiques des courbes obtenues sont ensuite vérifiées mathématiquement par la méthode dite du test t (MAYRAT, 1959), applicable aux axes majeurs réduits. Les différences entre les pentes des droites ont été comparées à leur erreur standard en formant le rapport :

$$tpe (ddL = N - 4) = \frac{a1 - a2}{\sqrt{\text{var} (a1 - a2)}}$$

avec a1 et a2 = pentes des droites et N = nombre total des couples. Si les droites sont parallèles, leur pente est semblable. Mais le test de position permet de vérifier si leur différence de position est statistiquement significative.

A cet effet, on remplace les couples de droites expérimentales par des couples correspondants de droites auxiliaires. Ces dernières sont parallèles, passent par le centre de gravité des échantillons et ont une pente intermédiaire commune (régression combinée). La distance entre ces deux droites est ensuite comparée à son erreur standard en formant le rapport :

$$tpo (ddL = N - 4) = \frac{\bar{y}1 - \bar{y}2 - ap ( \bar{x}1 - \bar{x}2 )}{\sqrt{S^2 Yp \left( \frac{1}{n1} + \frac{1}{n2} \right) \frac{2}{1 + Rp} + \left( \frac{\bar{x}1 - \bar{x}2}{NS^2 xp} \right)^2}}$$

avec  $\bar{y}1, \bar{y}2, \bar{x}1, \bar{x}2$ , moyenne des x et des y des deux droites expérimentales ; n1 et n2 = leurs effectifs ; ap = pente commune des deux droites auxiliaires ; Rp = coefficient de corrélation moyen ;  $S^2 Yp$  = variance liée des Y ;  $NS^2 xp$  = covariance de la régression combinée (avec N = nombre de couples).

a) *Relation poids/longueur du céphalothorax (W/Lct1).*

Les mensurations ont porté sur 736 femelles et 192 mâles provenant d'une pêche effectuée en septembre 1974. Les points représentatifs de ces échantillons pour chacun des sexes forment un nuage d'aspect curviligne en coordonnées arithmétiques. L'anamorphose linéaire permet d'obtenir un alignement sensiblement rectiligne pour ces points en coordonnées logarithmiques, ainsi que le montrent les valeurs proches de 1 des coefficients de corrélation (tabl. 1). La méthode des moindres carrés permet de calculer les équations de ces droites ( $\log W = n \log Lct1 + \log K$ ) (tabl. 1).

	Sexe	n	r	Axe majeur réduit		Sy	Sx
W/Lct1 (log-log)	M	182	0,99	Log W = 2,478 6	Log Lct1 - 3,35	1,24	7,78
W/Lct1 (log-log)	F	736	0,99	Log W = 2,822 6	Log Lct1 - 3,75	3,65	11,0
Lct2/Lct1 (arith.)	M	250	0,97	Lct2 = 0,271	Lct1 + 4,452	1,70	6,20
Lct2/Lct1 (arith.)	F	320	0,98	Lct2 = 0,437	Lct1 + 0,78	3,29	7,34

TABL. 1. — Relations entre le poids (W) et la longueur du céphalothorax (Lct1) d'une part, entre Lct2 et Lct1 d'autre part, chez les mâles et les femelles de *P. serratus* (n = effectifs, r = coefficient de corrélation. Sy et Sx = écarts types des x et des y).

Les équations de ces relations sous leur forme arithmétique ( $W = K Lct1^n$ ) sont les suivantes :

$$\begin{aligned} \text{mâles} : W &= 0,000 446 Lct1^{2,478 6} \\ \text{femelles} : W &= 0,000 177 Lct1^{2,822 6} \end{aligned}$$

Ces relations sont représentées graphiquement sur la figure 9. Les tests de pente et de position (tabl. 2) sont positifs (valeurs du tpe et tpo supérieures à celles lues sur les tables de t de Student au seuil de sécurité de 95 %, pour un nombre de degrés de liberté compris entre 120 et l'infini).

Ainsi, l'observation graphique selon laquelle pour une même longueur de Lct1 les femelles sont plus lourdes que les mâles est confirmée.

Il est possible, d'autre part, de calculer les coordonnées du point d'intersection de ces deux droites, en égalant leurs équations :

$$2,478 6 \log Lct1 - 3,35 = 2,822 6 \log Lct1 - 3,75,$$

d'où  $\log Lct1 = 1,162 79$  et  $Lct1 = 14,54$  mm, correspondant à un poids de 340,48 mg.

Cette valeur est à rapprocher de nos observations sur des crevettes d'élevage, chez lesquelles les caractères sexuels secondaires, en particulier l'*appendix masculina*, apparaissent aux alentours de 300 mg. Au-delà du point d'intersection, pour un Lct 1 donné, les femelles sont plus lourdes que les mâles.

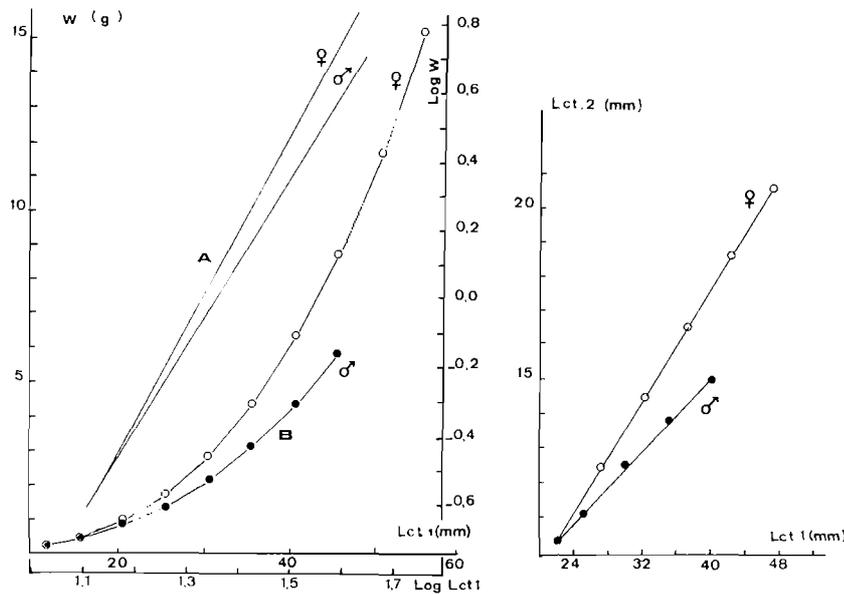


FIG. 9 (à gauche). — Relation W/Lct 1 chez les mâles et femelles de *P. serratus*: A: coordonnées logarithmiques; B: coordonnées arithmétiques. FIG. 10 (à droite). — Evolution de la relation Lct 2/Lct 1 chez les mâles et femelles de *P. serratus*.

b) Relation Lct 2/Lct 1.

Les coefficients de corrélation obtenus pour les nuages des points en coordonnées arithmétiques sont voisins de l'unité (tabl. 1) et significatifs au seuil de sécurité de 99 %. La méthode des moindres carrés permet de calculer leurs équations avec Lct 1 et Lct 2 en millimètres. Ces droites sont représentées graphiquement sur la figure 10.

Droites comparées	n	ddl	Test pente			Test position		
			tpe	ss	Dpe	tpo	ss	Dpo
W/Lct1 F/W/Lct1 M	928	(n-4)	22,95	to,05 (ddl > 120    1,96)	+	4,65	to,05 (ddl > 120    1,96)	+
Lct2/Lct1 F/Lct2/ Lct1 M	570	(n-4)	3,96	to,05 (ddl > 120    1,96)	+	3,39	to,05 (ddl > 120    1,96)	+

TABLE. 2. - Comparaison des pentes et des positions des droites des figures 9 et 10 par la méthode du test t: ddl = nombre de degrés de liberté; Dpe et Dpo = significations statistiques des différences observées entre les pentes ou les positions des droites comparées (+: différences significatives, -: pas de différence; F: femelles; M: mâles); n = effectifs; ss = valeurs maximales tabulées du t de Student au seuil de sécurité de 95%; tpe et tpo = valeurs respectives du test t pour la comparaison des pentes et des positions.

Pour les mâles, nous avons:  $Lct\ 2 = 0,271\ Lct\ 1 + 4,452$ ; pour les femelles, nous avons:  $Lct\ 2 = 0,437\ Lct\ 1 + 0,78$ .

Les tests de pente et de position sont positifs (tabl. 2). Les pentes étant dissemblables, on peut, en égalant les deux équations, calculer les coordonnées de leur point d'intersection qui sont :  $Lct1 = 22,12$  mm et  $Lct2 = 10,44$  mm. À partir de cette taille, la figure 10 montre que pour une longueur donnée de  $Lct2$ , la valeur du  $Lct1$  est plus grande pour les mâles que pour les femelles. Ceci indique que la longueur du rostre croît plus rapidement chez les mâles que chez les femelles. Contrairement à ce qu'a indiqué NOUVEL (1934), nous constatons que la vitesse de croissance du rostre n'est pas la même pour chacun des deux sexes. La longueur du rostre peut être considérée comme un caractère sexuel secondaire, et ceci est très apparent chez les adultes.

### 3. Etude de l'âge et de la croissance des crevettes de la région de Roscoff-Carantec.

Tandis que chez les poissons l'âge peut être déterminé directement par la lecture du nombre des anneaux de croissance sur les otolithes, écailles ou vertèbres, chez les crustacés, par contre, il n'y a aucune possibilité de lecture directe des anneaux de croissance sur les pièces anatomiques.

On est donc amené à déterminer l'âge par des méthodes indirectes. Pour ce faire, on étudie la distribution d'un caractère mesurable, et la répartition de cette distribution en classes d'âge. Dans le cas de *Palaemon serratus*, nous avons mesuré la longueur du céphalothorax ( $Lct1$ ). L'intervalle de classe retenu est le millimètre, car il nous a permis de mieux suivre l'évolution des modes.

Deux méthodes ont été retenues pour mener à bien notre travail ; celle de Petersen et celle de Harding. La première étudie l'évolution des modes des histogrammes de fréquences des tailles. Son application est assujettie à deux conditions (POSTEL, 1973) :

les tailles des individus appartenant à une même classe d'âge sont normalement distribuées (courbe de Gauss) ;

la croissance est telle que la distribution des tailles des différentes classes d'âge ne se recouvrent pas totalement ;

on admet que l'apparition des modes correspond à des classes d'âge successives.

La seconde méthode permet de mieux faire ressortir les composantes gaussiennes d'une population et d'analyser avec plus de rigueur des classes d'âge qui n'apparaissent pas d'une façon évidente avec la méthode classique de Petersen. Pour ce faire, on reporte les pourcentages cumulés des fréquences de tailles sur papier de probabilité. En coordonnées gaussio-arithmétiques, la fonction des répartitions d'une loi normale de moyenne  $m$  et d'écart type  $s$  est représentée par la droite de Henry. La courbe obtenue est formée de segments de droites correspondant à des classes d'âge et de lignes sinueuses correspondant aux zones de chevauchement des classes d'âge. L'ordonnée du premier point d'inflexion permet de définir le pourcentage de la première classe d'âge dans l'échantillon total, celle du deuxième point le pourcentage cumulé des première et deuxième classes d'âge, etc. Chacune des classes est traitée séparément, d'abord en fréquences cumulées, puis en pourcentages cumulés. Les moyennes des tailles des différentes classes d'âge se lisent à la verticale des points d'intersection de ces droites avec l'horizontale 50. Les écarts type des distributions s'observent aux verticales des points d'intersections des horizontales 0.

Avant d'aller plus loin, quelques remarques s'imposent :

dans les deux méthodes utilisées, il est essentiel d'attribuer un âge au premier mode. Nous avons résolu ce problème à l'aide d'élevages effectués au laboratoire. Pour cela, nous avons utilisé des postlarves métamorphosées en juin et maintenues à température ambiante. Lorsque les sexes ont pu être définis, nous avons déterminé les courbes de croissances séparées des mâles et des femelles, et ce pour deux années.

Le problème de l'échantillonnage a une importance capitale ; en effet, les crevettes se tiennent à différentes profondeurs en fonction de leur âge et de leur sexe. Nous avons donc, dans la mesure du possible, regroupé nos données pour des crevettes pêchées avec les mêmes casiers, aux mêmes périodes, et à des profondeurs différentes. De cette façon, on peut admettre avoir une représentation réelle de la population.

Enfin, la sélectivité du casier doit intervenir sur la taille de première sélection. Pour éviter ce biais, nous avons utilisé des casiers « aveugles », c'est-à-dire sans espacement entre les lattes ;

théoriquement, toutes les crevettes devraient être retenues dans ces casiers. Mais nous ne savons pas, d'une part, si l'appât utilisé est aussi attractif pour les petites et grandes tailles, et, d'autre part, si l'échappement qui intervient au niveau du goulot d'entrée affecte davantage les petites crevettes que les grandes.

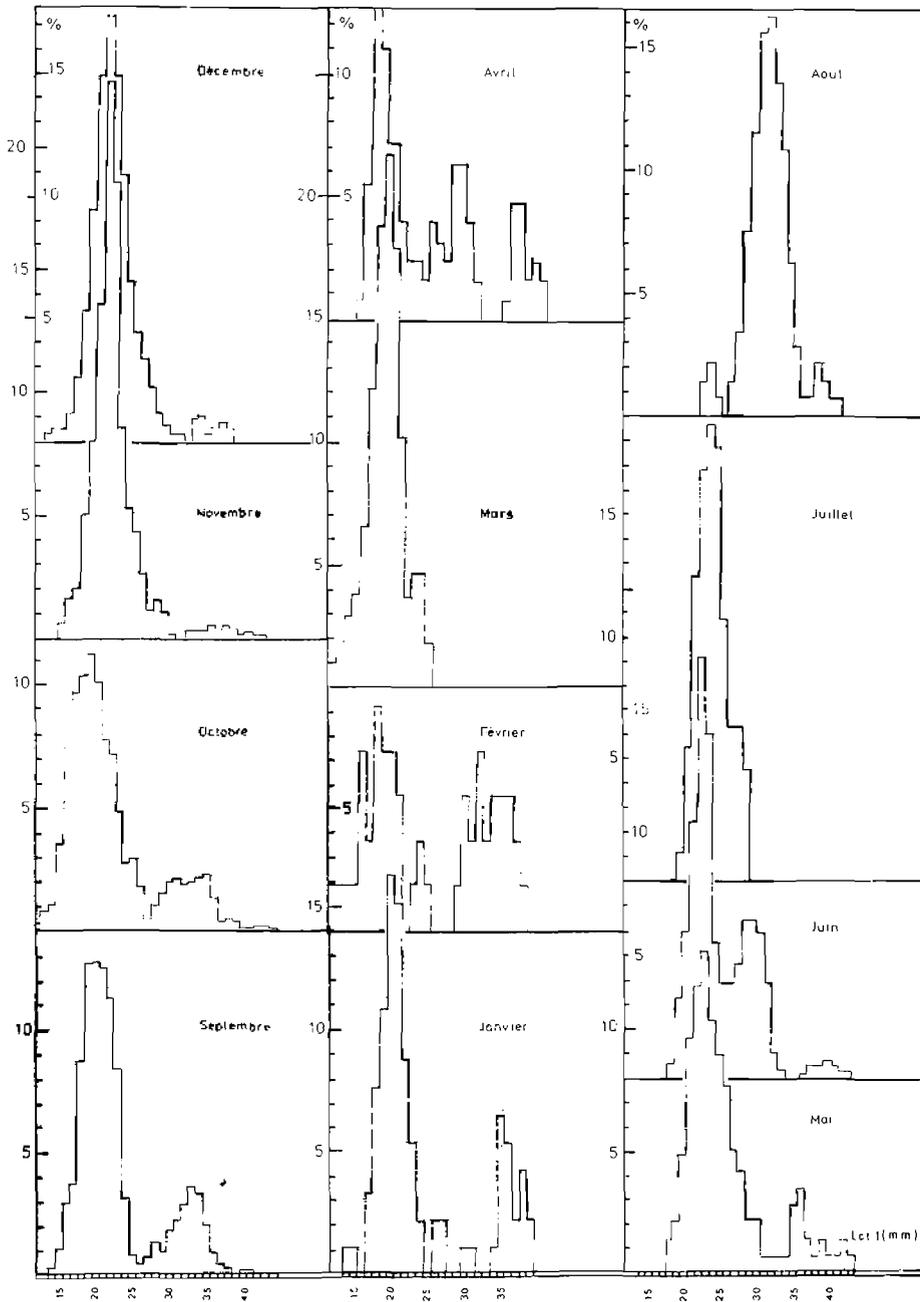


FIG. 11. Evolution de la fréquence de la longueur du céphalothorax chez les mâles de *P. serratus* capturés à Roscoff-Carantec, de septembre 1971 à août 1972.

a) Etude de la croissance à l'aide de la méthode de Petersen.

Les deux séries d'histogrammes de fréquence de tailles (Lct 1, par classes de 1 mm) des figures 11 (pour les mâles) et 12 (pour les femelles) montrent comment se répartissent les crevettes,

mois par mois, au cours de l'année 1972-73, à partir de septembre. En septembre et octobre, on a affaire à deux groupes de tailles (Lct 1), l'un de 15 à 25 mm, l'autre de 30 à 45 mm, numériquement à peu près équivalents chez les femelles, dissymétriques chez les mâles en faveur du premier groupe. En novembre et décembre, le second groupe s'amenuise, les crevettes qui le

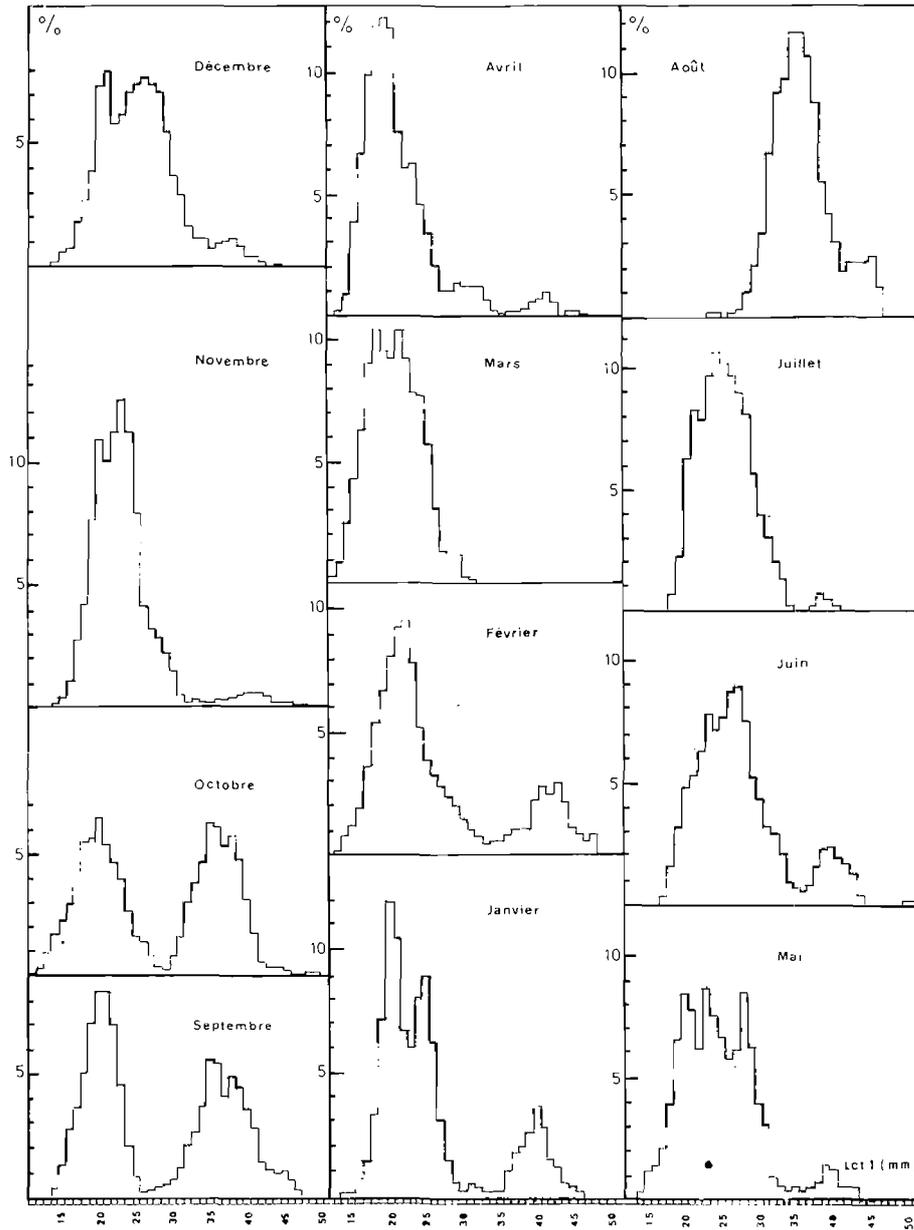


FIG. 12. — Evolution de la fréquence de la longueur du céphalothorax chez les femelles de *P. serratus* capturées à Roscoff-Carantec de septembre 1971 à août 1972.

composent se raréfient sur les lieux de pêche où se maintiennent celles du premier groupe. Elles réapparaissent en janvier et février, mais en petit nombre, pouvant même totalement disparaître en mars et finalement se retrouver faiblement représentées les mois suivants. De telles variations peuvent tenir à diverses causes :

les vicissitudes de la pêche ;

mais surtout, la répartition différente des groupes d'âge, phénomène qui sera précisé ultérieurement.

Si on examine de plus près chacun de ces deux groupes, on remarque d'abord que les modes principaux des histogrammes restent pratiquement les mêmes durant les mois d'hiver. Ceci est certainement dû à ce que la croissance à cette période de l'année est faible. Mais à partir de mai, tout au moins pour le premier groupe, ces modes s'écartent vers la droite, indication que la croissance s'accélère au cours de cette période. En fin d'année, le groupe 1 est devenu le groupe 2, un nouveau groupe 1 n'étant pas encore apparu, qui se présentera en septembre et octobre.

Une deuxième remarque est à faire. Le groupe des petites tailles, le plus jeune, homogène en septembre et octobre, présente par la suite des irrégularités. Un mode secondaire se dessine, non loin du principal. Bien que nos casiers ne soient pas sélectifs en théorie, la taille de première sélection calculée pour plusieurs pêches est de 16 mm de Lct 1. Ainsi, le second mode qui apparaît en novembre, décembre, devrait correspondre aux crevettes issues de la deuxième ponte des femelles âgées de deux ans et plus et de l'unique ponte des crevettes de moins d'un an.

Le groupe des grandes tailles manque plus encore d'homogénéité. Les histogrammes ne nous permettent pas de distinguer un ou deux modes.

Enfin, si l'on compare entre eux les graphiques des femelles et des mâles, on voit pour le groupe des petites tailles que si les mâles, au début des observations, sont sensiblement de même taille que les femelles, ils se laissent distancer dès le printemps de manière évidente. Leur croissance absolue est donc moindre que celle de l'autre sexe. Ceci est plus net encore avec les grandes tailles. Les pêcheurs savent d'ailleurs que les crevettes les plus grosses sont toujours des femelles, et orientent leur pêche dans ce sens.

b) *Etude de la croissance par la méthode de Harding.*

L'étude a été effectuée au mois de juin 1975 et porte sur 882 femelles et 424 mâles. Ces crevettes ont été capturées à l'aide de casiers « aveugles », calés à des profondeurs telles que toutes les classes d'âge sont représentées. A cette période de l'année, on retrouve dans cette population (fig. 13) :

des crevettes âgées de 12 à 14 mois, issues des larves métamorphosées en avril, mai, juin 1974. Elles proviennent de la première ponte des crevettes âgées de deux ans et plus ;

des crevettes âgées de 10 à 11 mois, provenant de larves métamorphosées en juillet et août 1974. Ces animaux sont issus de la deuxième ponte des crevettes âgées de deux ans et plus et de l'unique ponte des crevettes ayant accompli une année en avril-mai 1974 ;

des crevettes âgées dans leur majorité de 22 à 26 mois ;

des crevettes âgées dans leur majorité de 34 à 38 mois.

Crevettes âgées de (en mois)	Lct 1 moyen (mm)	Ecart type	% de la population
10 à 11	23,5	3	40
12 à 14	30,8	1,6	24
22 à 26	38,6	2,4	34
34 à 38	48	1	1,6
de 3 à 4 ans max.	50,5	0,8	0,4

Cas des femelles : les données concernant les femelles sont consignées sur le tableau 3. Les moyennes des longueurs céphalothoraciques des différents groupes d'âge définis, les écarts types ainsi que leurs pourcentages respectifs sont détaillés ci-dessus.

Tailles Lct 1 mm	Fréquences	Fréquences cumulées	% cumulé	Fréquences groupe cumulées	% groupe cumulé
17	3	3	0,34	3	0,83
18	10	13	1,47	13	3,60
19	14	27	3,06	27	7,48
20	23	50	5,67	50	13,85
21	27	77	8,73	77	21,33
22	31	108	12,24	108	29,92
23	32	140	15,87	140	38,78
24	38	178	20,18	178	49,31
25	40	218	24,72	218	60,39
26	52	270	30,61	270	74,79
27	53	323	36,62	323	89,47
28	38	361	40,93	361	100
29	27	388	43,99	27	14,29
30	31	419	47,51	58	30,69
31	36	455	51,59	94	49,74
32	38	493	55,90	132	69,84
33	45	538	61,00	177	93,65
34	12	550	62,36	189	100,00
35	19	569	64,51	19	6,03
36	27	596	67,57	46	14,60
37	35	631	71,54	81	25,71
38	43	674	76,42	124	39,37
39	45	719	81,52	169	53,65
40	48	767	86,96	217	68,89
41	37	804	91,16	254	80,63
42	36	840	95,24	290	92,06
43	12	852	96,60	302	95,87
44	7	859	97,39	309	98,10
45	5	864	97,96	314	99,68
46	1	865	98,07	315	100
47	2	867	98,30	2	15,38
48	4	871	98,75	6	46,15
49	7	878	99,55	13	100
50	1	879	99,66	1	25
51	2	881	99,89	3	75
52	1	882	100	4	100

TABLE 3. — Données permettant le tracé des distributions de tailles par la méthode de Harding (observations portant sur 882 femelles du secteur de Roscoff-Carantec, pêchées au mois de juin 1975).

Le diagramme de Harding (fig. 14) nous permet de mettre en évidence les deux modes des crevettes âgées de 10 à 14 mois, issues des deux éclosions annuelles de l'année 1974. Par ailleurs, nous constatons que, du moins dans le secteur prospecté, les femelles âgées de 34 à 38 mois et de 3 à 4 ans présentent des modes voisins ; les intervalles de confiance montrent un chevauchement de ces deux classes. Ceci indique une très faible croissance des crevettes au-delà de trois ans.

Tailles (Lct I mm)	Fréquences	Fréquences cumulées	% cumulé	Fréquences groupe cumulées	% groupe cumulé
18	2	2	0,47	2	0,98
19	6	8	1,89	8	3,90
20	8	16	3,77	16	7,80
21	16	32	7,55	32	15,61
22	18	50	11,79	50	24,39
23	21	71	16,75	71	34,63
24	25	96	22,64	96	46,83
25	32	128	30,19	128	62,44
26	28	156	36,79	156	76,10
27	24	180	42,45	180	87,80
28	25	205	48,35	205	100,00
29	28	233	54,95	28	24,56
30	37	270	63,68	65	57,02
31	15	285	67,22	80	70,18
32	13	298	70,28	93	81,58
33	8	306	72,17	101	88,60
34	13	319	75,24	114	100,00
35	19	338	79,72	19	20,43
36	21	359	84,67	40	43,01
37	37	396	93,40	77	82,80
38	12	408	96,23	89	95,70
39	1	409	96,46	90	96,77
40	3	412	97,17	93	100,00
41	7	419	98,82	7	58,33
42	3	422	99,53	10	83,33
43	2	424	100,00	12	100,00

TABL. 4. — Données permettant le tracé des distributions de tailles par la méthode de Harding (observations portant sur 424 mâles du secteur de Roscoff-Carantec, pêchés au mois de juin 1975).

Cas des mâles : les données concernant les mâles sont consignées dans le tableau 4. La longueur céphalothoracique moyenne des différentes classes d'âge, leurs écarts types, ainsi que leurs pourcentages respectifs sont les suivants :

Crevettes âgées de (en mois)	Lct I moyen (mm)	Ecart type	% de la population
10 à 11	24,2	2,8	40
12 à 14	30,0	2,2	30
22 à 26	36	1,2	26
34 à 38	40,6	1,4	7

Le diagramme de Harding (fig. 15) montre la présence des deux groupes de crevettes âgées de 10 à 14 mois, issues des deux éclosions annuelles de 1974. Il n'apparaît pas de

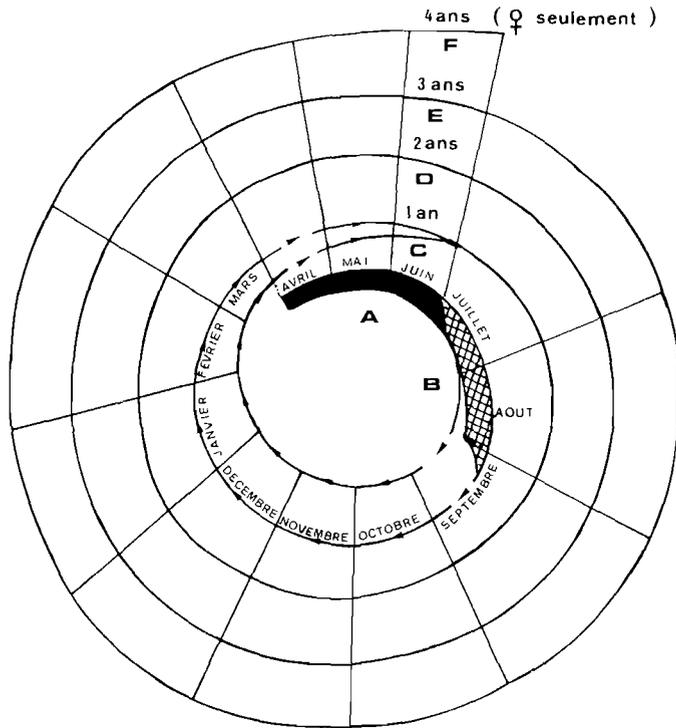


FIG. 13. — Représentation graphique du devenir d'un lot de postlarves provenant des deux pontes annuelles (observations effectuées en juin) ; A : postlarves provenant de la ponte hivernale (1<sup>re</sup> ponte) ; B : postlarves provenant de la ponte printanière ; C : crevettes âgées de 10 à 11 mois et de 12 à 14 mois, issues des deux pontes de l'année précédente ; les deux modes sont discernables par la méthode de Harding (♂ et ♀) ; D : crevettes âgées de 22 à 26 mois (♂ et ♀) ; E : crevettes âgées de 34 à 38 mois (♂ et ♀) ; dans ces deux derniers cas, il n'est plus possible de discerner les crevettes issues des deux pontes annuelles ; F : crevettes âgées de 3 à 4 ans (♀ seulement, représentant un très faible pourcentage des captures).

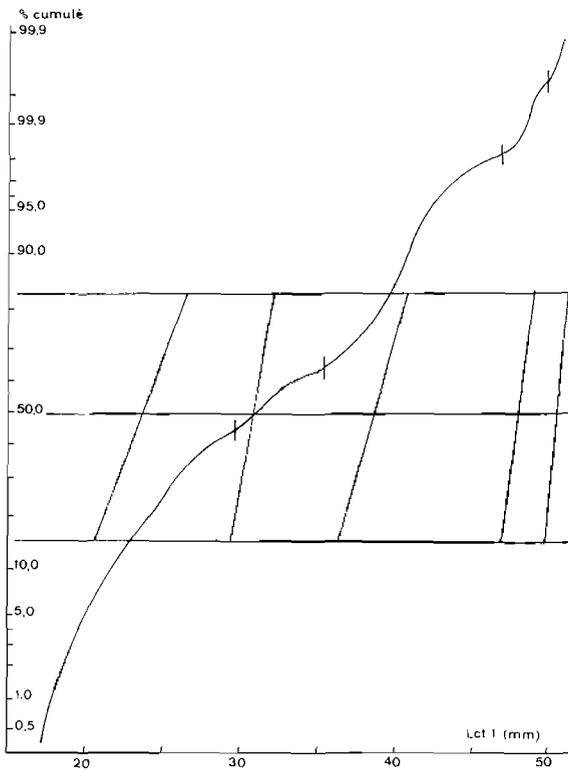


FIG. 14. — Analyses des distributions de tailles par la méthode de Harding chez un lot de femelles capturées en juin 1975 (Roscoff).

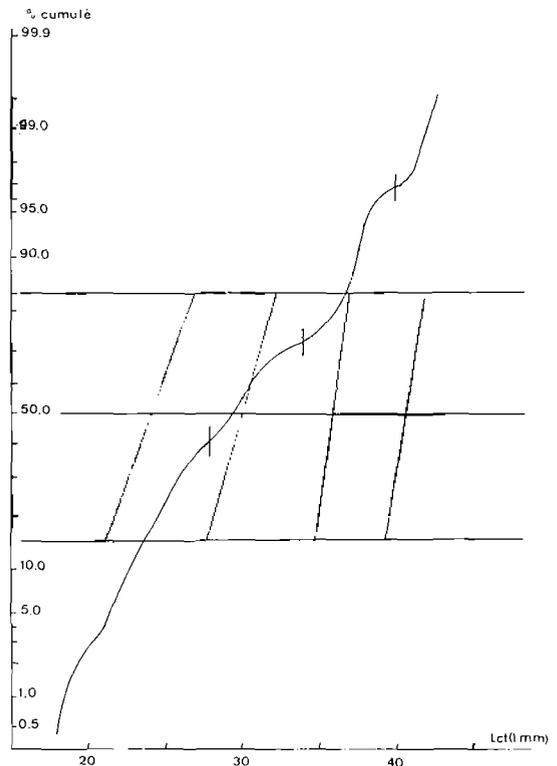


FIG. 15. — Analyses des distributions de tailles par la méthode de Harding chez un lot de mâles capturés en juin 1975 (Roscoff).

mode au-delà de 38 mois, ce qui laisse supposer, soit une mortalité plus forte chez les mâles que chez les femelles, soit un arrêt de croissance au-delà de 42 mm de Lct 1.

#### 4. Expression mathématique de la croissance.

A partir des données obtenues, il nous a été possible d'exprimer mathématiquement la croissance en utilisant l'équation de Von Bertalanffy :

$$Lct\ 1 = Lct\ 1_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

dans laquelle :

Lct 1 exprime la longueur moyenne au temps t ; Lct 1<sub>∞</sub> est la valeur du Lct 1 quand t tend vers l'infini. Cette valeur ne doit pas être confondue avec la longueur maximale que peut atteindre l'espèce, définie comme la moyenne des tailles des animaux ayant terminé leur croissance. t<sub>0</sub> définit l'instant où l'animal aurait la longueur 0 ; K est une constante représentative du métabolisme.

L'utilisation des graphes de Ford-Walford permet de déterminer les valeurs du Lct 1<sub>∞</sub> et du K. La valeur du t<sub>0</sub> s'obtient par la formule :

$$t - t_0 = \frac{\log Lct\ 1_{\infty} - \log (Lct\ 1_{\infty} - Lct\ 1)}{K \log e}$$

Les équations obtenues sont les suivantes :

croissance dans la nature (à partir du mois de juin) :

mâles :  $Lct\ 1 = 45,520\ 9 [1 - e^{-0,660(t + 0,370\ 7)}]$

femelles :  $Lct\ 1 = 56,436\ 1 [1 - e^{-0,545\ 2(t + 0,203\ 0)}]$

croissance en élevage à température ambiante (à partir de postlarves du mois de juin) :

mâles :  $Lct\ 1 = 33,189 [1 - e^{-0,150\ 6(t + 0,497\ 5)}]$

femelles :  $Lct\ 1 = 36,546\ 2 [1 - e^{-0,156\ 1(t + 0,445\ 0)}]$

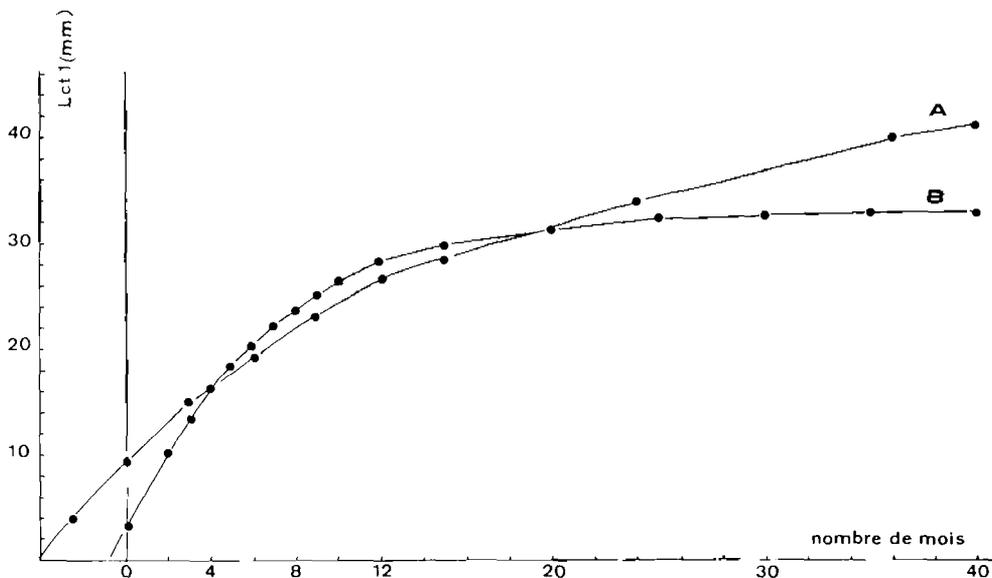


FIG. 16. — Courbes de croissance absolue théoriques (modèle mathématique de Von Bertalanffy) chez les mâles de *P. serratus* ; A : croissance en milieu naturel ; B : croissance en élevage ; dans les deux cas, le point origine est fixé au mois de juin.

Ces équations nous permettent de tracer les courbes de croissances linéaires théoriques des mâles et des femelles (fig. 16 et 17). La comparaison de ces courbes montre que : en captivité, la croissance des crevettes est légèrement supérieure à celle observée dans le milieu naturel, du moins jusqu'au 20<sup>e</sup> mois. Au-delà, le phénomène s'inverse nettement.

NOUVEL VAN RYSELBERGE 1936 (Roscoff)	FORSTER 1951 (Plymouth)	DESBROSSES 1951 (Vendée)	COLE 1958 (Pays de Galles)	Laboratoire I.S.T.P.M. de Roscoff			
				Milieu naturel	Elevage (t° ambiante)		
Femelles		Femelles		Femelles			
Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm		
5 mois	12	5 mois	19	5 mois	16	5 mois	21
17 mois	32	17 mois	36.8	17 mois	33	17 mois	34
29 mois	38,5	29 mois	non précisé	29 mois	43	29 mois	non déterminé
Mâles		Mâles		Mâles		Mâles	
Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm	Age	Lct 1 mm
5 mois	12	5 mois	19	5 mois	18	5 mois	18.5
17 mois	32	17 mois	34.5	17 mois	29,5	17 mois	30.5
29 mois	38.5	29 mois	non précisé	29 mois	36,5	29 mois	non déterminé

TABLE 5. — Résumé des observations sur la croissance de *Palaemon serratus* à la fin de chaque saison de croissance (octobre) d'après les auteurs suivants : NOUVEL VAN RYSELBERGE (1936), FORSTER (1951), DESBROSSES (1951), COLE (1958) et comparaison avec nos propres résultats.

En captivité, et à température ambiante, le  $Lct\ 1\ \infty$  est atteint à partir de la 2<sup>e</sup> année, ce qui traduit de mauvaises conditions d'élevage.

Remarquons que le modèle de croissance adopté représente la croissance globale des crevettes, sans tenir compte, d'une part, de la croissance en escalier caractéristique des crustacés, d'autre

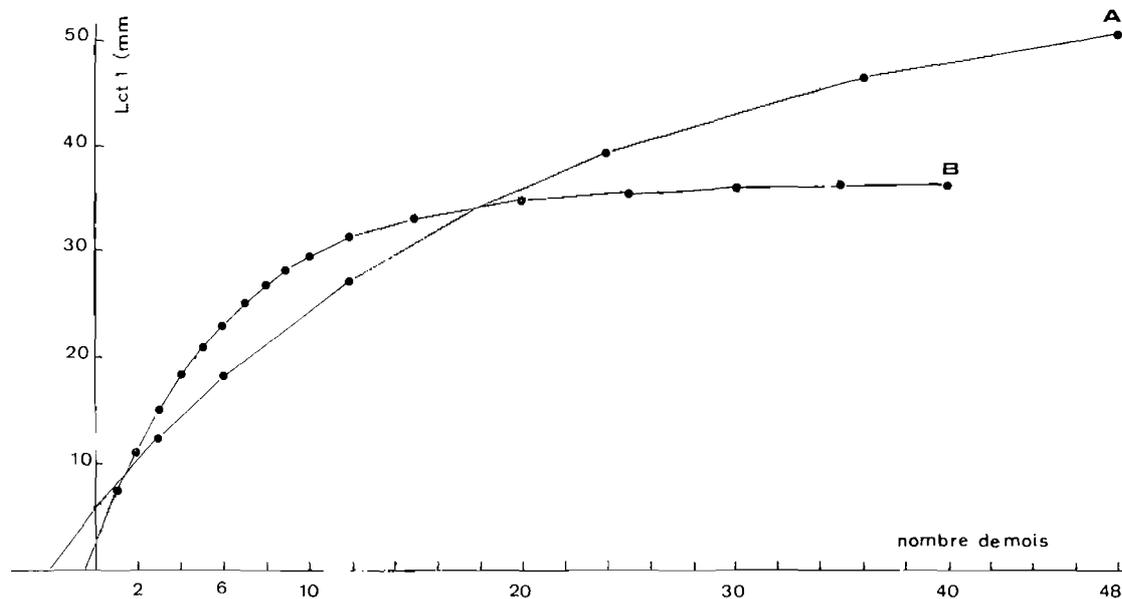


FIG. 17. — Courbes de croissance absolue théoriques (modèle de Von Bertalanffy) chez les femelles de *P. serratus*; A: croissance en milieu naturel; B: croissance en élevage; dans les deux cas, le point d'origine est fixé au mois de juin.

part des arrêts de croissance observés durant les phases hivernales. Les équations calculées nous permettent de définir une taille moyenne des crevettes à un âge donné, durant la période de nos observations.

### 5. Comparaison de nos résultats avec ceux d'autres auteurs. Longévité.

Pour ce faire, nous avons déterminé la taille atteinte pour chacune des classes d'âge de *P. serratus*, d'une part à la fin de chaque saison de croissance, c'est-à-dire fin octobre, d'autre part, à chaque anniversaire, c'est-à-dire au mois de juin. Les observations ont été établies pour chacun des sexes.

#### a) Taille atteinte à la fin de chaque saison de croissance.

Classe 0: la croissance de ces crevettes est rapide durant la période estivale. En effet, des crevettes nées au laboratoire de Roscoff, par une température de 12°5 C, qui est celle de la mer voisine, et devenues postlarves le 5 juin, atteignent en octobre un Lct 1 modal de 21,5 mm pour les femelles et de 18,5 mm pour les mâles (tabl. 5). Un autre lot, passé postlarve en mars (température de 9°8 C) présente un Lct 1 modal de 29 mm pour les femelles et de 24 mm pour les mâles. Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles que nous observons dans le milieu naturel, notamment pour les femelles. Ceci peut être attribué soit à une croissance plus rapide des juvéniles en captivité, soit à l'apparition, dans les casiers de type « aveugle », de très jeunes crevettes métamorphosées en août-septembre, qui ont pour effet de réduire la taille modale. Cependant, nos résultats diffèrent non seulement des résultats de COLE (1956) au Pays de Galles, ce qui peut s'expliquer par les différences de conditions de milieu, mais aussi des chiffres fournis par NOUVEL VAN RYSSELBERGE (1936) à Roscoff: 12 mm pour les mâles et les femelles. Nous ne nous expliquons pas de telles différences. Mais comme, d'une part, les valeurs moyennes de nos températures (14°2 C à 15° C de juillet à octobre) correspondent aux moyennes habituelles

NOUVEL VAN RYSELBERGE 1936 (Roscoff)	FORSTER 1951 (Plymouth)	DESBROSSES 1951 (Vendée)	COLE 1958 (Pays de Galles)	Laboratoire I.S.T.P.M. de Roscoff	
				Milieu naturel	Elevage (t° ambiante)
Femelles	Femelles	Femelles	Femelles	Femelles	Femelles
Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm
1 an      21,5	1 an      29,5	1 an      29,4	1 an      14,2	1 an      27	1 an      31,5
2 ans      39,0	2 ans      40,5	2 ans      38,0	2 ans      30,7	2 ans      39,8	2 ans      35,5
3 ans    non précisé	3 ans    non précisé	3 ans      47,0	3 ans    non précisé	3 ans      46,8	3 ans    non déterminé
Mâles	Mâles	Mâles	Mâles	Mâles	Mâles
Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm	Age      Lct 1 mm
1 an      21,5	1 an      28,4	1 an    non précisé	1 an      14,2	1 an      27	1 an      28,2
2 ans      39,0	2 ans      37,8	2 ans      »	2 ans      29,3	2 ans      36	2 ans      32,2
3 ans    non précisé	3 ans    non précisé	3 ans      »	3 ans    non précisé	3 ans      40,6	3 ans    non déterminé

TABL. 6. — Résumé des observations sur la croissance de *Palaemon serratus* à chaque anniversaire (postlarves du mois de juin) d'après les auteurs suivants : NOUVEL VAN RYSELBERGE (1936), FORSTER (1951), DESBROSSES (1951), COLE (1958), et comparaison avec nos propres résultats.

observées à Roscoff et que, d'autre part, nos résultats pour nos crevettes d'élevage sont légèrement plus élevés que ceux des captures en mer, nous considérerons qu'ils donnent la meilleure approche de la réalité.

Classe 1 (16 à 18 mois) : à la fin de l'été, dans nos élevages, le Lct 1 est de 34 mm pour les femelles et de 30,5 mm pour les mâles, chiffres comparables à ceux des crevettes de même âge provenant directement de nos pêches (33 mm pour les femelles et 29,5 mm pour les mâles). Cette fois, nos résultats sont voisins de ceux de COLE et de NOUVEL VAN RYSSELBERGE, mais différents de ceux de FORSTER (36,8 mm pour les femelles et 34,5 mm pour les mâles).

Classe 2 (28 à 30 mois) : la longueur du céphalothorax à la fin du troisième été se situe à 43 mm pour les femelles et 36,5 mm pour les mâles. La seule indication fournie par les autres auteurs émane de NOUVEL VAN RYSSELBERGE qui donne 38,5 mm pour les femelles et les mâles. Ces tailles ne concernent qu'un très faible pourcentage de crevettes capturées.

b) *Taille atteinte à chaque anniversaire (juin).*

Taille à un an : en élevage, les femelles comme les mâles ont une taille légèrement supérieure à celle observée dans le milieu naturel. Nos résultats, comparables à ceux de FORSTER et DESBROSSES (1951), sont nettement différents de ceux de NOUVEL VAN RYSSELBERGE et COLE (tabl. 6).

Taille à deux ans : la croissance en élevage subit un ralentissement marqué à partir du 18<sup>e</sup> mois ; le Lct 1 n'atteint que 35,5 mm chez les femelles et 32,2 mm chez les mâles, contre 39,8 mm et 36 mm respectivement chez les femelles et les mâles dans le milieu naturel.

Nos observations en mer montrent une correspondance avec celles des autres auteurs, sauf avec COLE. Cette différence doit encore être attribuée aux conditions hydrologiques.

Taille à trois ans : DESBROSSES (1951) est le seul auteur qui indique une valeur du Lct 1 à trois ans. Nos résultats sont comparables, ce qui prouverait l'identité de croissance en Manche et Vendée. Ces tailles ne concernent qu'un très faible pourcentage des crevettes capturées, ce qui est en accord avec l'opinion de FORSTER selon qui la mortalité, à cet âge, est élevée.

c) *Longévité.*

Les auteurs sont partagés sur la durée de vie de *P. serratus* ; SOLLAUD (1912) lui attribue de 4 à 5 ans à Roscoff et NOUVEL (1934) 2 ans seulement pour les mâles. À Plymouth, elle atteindrait trois ans d'après FORSTER et dans le Pays de Galles 4 à 5 ans selon COLE. Nos données nous amènent à la conclusion que les deux sexes ont une longévité relativement comparable : trois années étant le terme de vie normal de la plupart de ces crevettes avec, toutefois, une plus forte mortalité pour les mâles au cours de leur troisième année et une chance de survie au-delà de celle-ci pour un nombre très faible de femelles, étant donné le maigre pourcentage d'exemplaires capturés dont la longueur du céphalothorax dépassait 48 mm.

## 6. Répartition quantitative des mâles et des femelles (sex-ratio).

Au cours des différentes campagnes effectuées tant en Atlantique qu'en Manche, il nous est apparu que le sex-ratio de ces crevettes présentait des variations, en liaison avec la profondeur. Aussi avons-nous tenté de suivre mensuellement cet aspect de la biologie de *P. serratus*. Nous avons abordé ce travail suivant deux méthodes :

celle des comptages qui, suivant nos possibilités, ont été soit ponctuels sur la côte atlantique (île d'Yeu), soit régulièrement poursuivis chaque mois de 1971 à 1975 dans les secteurs de Roscoff-Carantec ;

celle des élevages de larves à partir de femelles isolées en aquarium, au laboratoire de Roscoff.

a) *À l'île d'Yeu*, deux opérations de pêche faites en décembre 1974 et février 1975 ont montré que le sex-ratio pouvait être influencé par la profondeur. Pour 5 006 comptages effectués en décembre, par 35 m de fond, les mâles étaient majoritaires (58,9 %) dans les lieux de pêche, et plus encore en février (73,6 %). En revanche, par 48 m de fond, en février, les femelles étaient largement prédominantes (71,1 %). Il s'agit là de crevettes de grande taille, grainées,

Mois	Classes 0			Classes 1 + 2		
	Nb ex.	% femelles	Intervalle de confiance %	Nb ex.	% femelles	Intervalle de confiance %
Août	452	74,48	70,69 — 78,86	1 014	79,68	74,68 — 84,69
Septembre	1 609	52,52	50,03 — 55,01	1 947	71,85	69,82 — 73,89
Octobre	2 699	56,37	54,46 — 58,28	2 443	84,08	82,6 — 85,56
Novembre	3 281	78,02	76,58 — 79,47	986	78,19	75,76 — 80,82
Décembre	1 265	75,42	72,99 — 77,84	532	75,83	71,64 — 79,11
Janvier	762	84,11	81,48 — 86,75	376	82,45	78,52 — 86,37
Février	906	83,00	80,51 — 85,5	345	62,61	57,40 — 67,82
Mars	945	83,49	81,08 — 85,91	649	81,36	78,3 — 84,41
Avril	1 431	78,76	76,59 — 80,92	521	72,36	68,44 — 76,28
Mai	833	77,07	74,16 — 79,98	386	72,02	67,45 — 76,59
Juin	882	78,46	75,69 — 81,23	583	81,3	78,07 — 84,53
Juillet	602	79,73	73,23 — 86,23	372	84,14	75,41 — 92,86
Total	15 667	72,4		10 154	78,8	

TABLE 7. — *Évaluation du pourcentage des femelles capturées dans le secteur de Roscoff-Carantec (d'août 1971 à juin 1975).*

dont les pêcheurs qui connaissent bien leur répartition tirent avantage, car ces crevettes du large leur sont payées plus cher que les autres.

b) *Dans le secteur de la Manche (Roscoff-Carantec)*. Les résultats de nos comptages sont fort différents. Rappelons qu'ils ont été établis sur une période de cinq années (août 1971 à juin 1975) et ont porté sur un total de 10 154 individus âgés de 2 et 3 ans, et 15 667 individus âgés de moins d'un an.

Il était important de savoir si un rapport existait entre le sex-ratio d'un mois quelconque d'une année et ceux des mêmes mois des années suivantes. Pour ce faire, nous avons utilisé un test t permettant de préciser s'il y a possibilité ou pas de comparaison des valeurs mensuelles du sex-ratio. La valeur de t se calcule par la formule suivante :

$$t = \frac{d_0}{\sqrt{R(1-R) \left( \frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right)}} \quad \text{avec } d_0 = (r_1 - r_2); \quad r_1 = \frac{i_1}{n_1}; \quad R = \frac{i_1}{n_1} + \frac{i_2}{n_2}$$

$i_1$  étant le nombre de femelles observées chaque mois,  $n_1$  le nombre total de crevettes observées chaque mois. Lorsque la valeur de t est inférieure à 2, nous pouvons considérer que les valeurs mensuelles du sex-ratio sont du même ordre de grandeur d'une année sur l'autre. L'intervalle de confiance a pu être ensuite défini à l'aide de la formule :

$$S = \sqrt{\frac{R(1-R)}{N}} \quad \text{dans laquelle } R = \frac{I}{N} = \frac{i_1 + i_2 + i_3 + i_4}{n_1 + n_2 + n_3 + n_4}$$

D'une façon générale, la valeur du test t est inférieure à 2. Pour 158 tests établis d'août 1971 à juin 1975, 33 valeurs seulement ont été éliminées. Sur le tableau 7 sont consignées les valeurs mensuelles moyennes et les intervalles de confiance du pourcentage de femelles pour chacune des classes d'âge.

La première observation qui s'impose est qu'à l'exception de deux mois sur douze où les femelles de la classe 0 sont à peine plus nombreuses que les mâles (septembre et octobre), ces derniers sont constamment et largement minoritaires.

En second lieu, le pourcentage des mâles est encore moindre dans les classes 1 et 2 que dans la classe 0. Pour l'ensemble des douze mois, les femelles représentent 72,4 % de la classe 0 et 78,4 % des classes 1 et 2 groupées.

Enfin, on ne distingue pas de variations cohérentes dans les pourcentages respectifs au fil des mois.

Il y a contradiction au moins apparente entre ces résultats et ceux beaucoup plus restreints, il est vrai, de l'île d'Yeu. Mais il ne s'agit ni du même biotope, ni de populations de même structure démographique : on avait affaire à l'île d'Yeu à des crevettes de 2 et 3 ans essentiellement, vivant dans un biotope étendu, au-delà de 30 et 40 m de profondeur. A Roscoff, le biotope est géographiquement plus restreint, limité en profondeur à la zone de répartition des laminaires et peuplé en partie par des crevettes jeunes (classe 0) dans les baies de Morlaix et de Penzé où ont été effectuées la plupart de nos observations. Ces différences expliquent de telles discordances. Il n'en reste pas moins qu'on peut être intrigué par la prédominance des femelles de Roscoff-Carantec. Aussi la situation mérite-t-elle une analyse plus complète. Nous l'avons faite en procédant à des élevages de larves, dans une eau à 20° C, en isolant préalablement des femelles grainées. Les larves, à leur naissance, ont été mises à part et, devenues postlarves, leur sexe a été déterminé dès l'apparition de l'*appendix masculina* sur le deuxième pléopode des mâles.

Le tableau 8 donne, avec le nombre de postlarves obtenues et leur taux de survie, les pourcentages respectifs des deux sexes.

Dans cinq cas sur huit, les mâles sont majoritaires et parfois fortement. Cependant, pour l'ensemble des huit lots considérés, leur pourcentage atteint 52,5 %. Pour l'ensemble de l'échantillon analysé (2 105 femelles et 2 282 mâles), la proportion des femelles est :  $q_0 = 0,48$ . L'écart type de la distribution d'échantillonnage des pourcentages q est :

$$S = \sqrt{\frac{0,48 (1 - 0,48)}{4 387}} = 0,007 542$$

Les limites cherchées sont données pour un coefficient de sécurité de 95 % par les valeurs :  $q_0 \pm 2S = 0,48 \pm 0,015 08$ .

Ces résultats sont tout à fait différents de ceux concernant les crevettes de pêche, indiqués par le tableau 7.

Nb de mères	Nb initial de postlarves	Taux de survie des Pl. lors de la détermination du sexe	% F	% M
1	1 340	47,6	67,5	32,5
5	7 000	19,6	28,7	71,3
1	200	47,0	16,0	84,0
1	150	22,0	33,3	66,6
1	150	54,0	87,6	12,4
1	150	74,6	49,1	50,9
1	650	36,6	62,6	37,3
1	400	48,5	35,5	64,5
12	10 040	43,7	47,5	52,5

TABL. 8. — *Palaemon serratus* : pourcentages de mâles et de femelles obtenus à partir de l'élevage de larves provenant de mères isolées.

c) *Comment donc expliquer* que dans le secteur de Roscoff on observe, dans les captures et à tous les niveaux de pêche, un sex-ratio à l'avantage des femelles alors que, dans nos élevages, on note un pourcentage équivalent pour chacun des sexes ? Plusieurs raisons peuvent être incriminées, que nous allons analyser successivement.

La sélectivité des casiers : nous savons que la croissance des mâles est inférieure à celle des femelles. Il est donc possible que seules ces dernières soient retenues en majorité dans les casiers possédant un espacement entre les lattes. Ceci pourrait expliquer le sex-ratio favorable aux femelles pour celles d'entre elles âgées de 1 à 2 ans. Cependant, pour les animaux de plus de 2 ans, la taille des mâles est telle qu'ils ne peuvent plus bénéficier de la sélectivité du casier. En ce qui concerne les casiers de type « aveugle », c'est-à-dire ne possédant pas d'espacement entre les lattes, tous les animaux capturés devraient rester prisonniers. Cependant, il est possible qu'un échappement intervienne par la « goulotte d'entrée ». En effet, des essais effectués au laboratoire montrent que des crevettes placées dans un casier réussissent à ressortir au bout de quelques jours. Dans ces conditions, il est possible que les mâles s'échappent plus vite que les femelles, compte tenu de leur plus petite taille. Nous n'avons pas déterminé le sex-ratio des crevettes mises dans le casier afin de confirmer cette hypothèse. Il serait cependant pour le moins curieux que ce phénomène d'échappement n'affecte que les mâles.

Le pouvoir attractif de l'appât contenu dans les casiers : les femelles adultes dont l'ovogénèse est maximale en hiver devraient avoir un métabolisme énergétique plus grand que les mâles durant cette période. Elles seraient de ce fait davantage attirées par l'appât. Mais nous avons constaté, au laboratoire, qu'elles consomment peu de nourriture en hiver et qu'en été, où les ovaires sont au repos, on observe un sex-ratio à l'avantage des femelles dans les captures. Cette cause ne nous semble donc pas devoir être retenue.

Un sex-ratio différent à la naissance dans la nature : c'est ce que la dominance des femelles amènerait à conclure. Les larves potentiellement femelles seraient plus nombreuses que les autres.

FORSTER (1970) quant à lui, a observé dans ses élevages une proportion de mâles plus élevée que celle des femelles. Ceci le conduit à une hypothèse inverse de la nôtre. Dans la nature, un pourcentage élevé de larves serait potentiellement des mâles, mais, pour une raison inconnue, leur taux de mortalité dépasserait celui des femelles. En élevage, la réduction de la mortalité entraînerait un sex-ratio à l'avantage des mâles.

Il est possible également que la température intervienne dans la détermination du sex-ratio. LLOYD et YONGE (1947) ont pu mettre en évidence que les mâles de *Crangon vulgaris* étaient plus sensibles que les femelles aux basses températures et aux basses salinités. De même, KINNÉ (1953) a montré que le sex-ratio des postlarves de *Gammarus duebeni* était influencé par la température à laquelle étaient soumises les femelles incubantes. Tous nos élevages ayant été effectués à la température de 20-22° C, nous ne pouvons confirmer ni infirmer cette hypothèse.

Une durée de vie inférieure chez les mâles : nos observations sur la croissance des crevettes montrent qu'un faible pourcentage de femelles vivent encore au-delà de trois ans. Ceci ne s'observe pas chez les mâles. Ainsi pourrait s'expliquer le sex-ratio différent constaté chez les crevettes âgées de plus de deux ans. Cependant, pour les classes jeunes, cette mortalité ne doit pas intervenir, d'autant plus que nos élevages nous ont permis d'élever des mâles durant deux ans et demi à partir de la postlarve. Cette hypothèse ne peut donc être retenue pour l'ensemble des classes d'âge.

Un changement de sexe chez les mâles au-delà d'un certain âge : l'hermaphrodisme protérandrique a été observé chez un certain nombre de crevettes, en particulier dans la famille des Pandalidés (BERREUR-BONNENFANT et CHARNIAUX-COTTON, 1965 ; HOFFMAN, 1969), des Hippolidés (CHARNIAUX-COTTON, 1958-59) et Crangonidés (FRÉCHETTE et Coll., 1971). Ce phénomène qui se traduit par une inversion sexuelle de mâle en femelle a retenu notre attention pour tenter d'expliquer cette dominance du sex-ratio des femelles.

Initialement, chez les crevettes à hermaphrodisme protandre, on peut remarquer une dominance du sex-ratio chez les mâles durant les premières années, suivie ultérieurement par une inversion de ce rapport. Chez les femelles secondaires, provenant de l'inversion du sexe des mâles, un canal déférent vestigial demeure. Chez les mâles proches de l'inversion, on constate une dégénérescence de la glande androgène, qui se traduit par une diminution de son volume et une pycnose des noyaux. Ce phénomène ne doit pas être confondu avec le cycle habituel de cette glande chez les mâles, laquelle présente une allure différente suivant la saison.

Un faible taux d'hormones androgènes aurait pour effet d'induire la neurosécrétion des glandes pédonculaires ; ceci entraînerait la dégénérescence de la glande androgène et l'inversion du sexe. TOUR (1977) a observé que l'hormone sécrétée par le protocérébron médian serait responsable du maintien des cellules germinales mâles et du déroulement de la spermatogénèse jusqu'à la fin de la vie.

Toutes ces observations nous ont conduit à étudier la morphologie des gonades et de la glande androgène. Contrairement à ce qui se passe chez *Argis dentata*, crevette à hermaphrodisme protandre, on n'observe pas de dominance des mâles de *P. serratus* chez les mêmes classes. Le sex-ratio des captures est constamment, et pour toutes les classes d'âge, à l'avantage des femelles.

Chez aucune des femelles capturées, on n'a pu mettre en évidence d'ovotesticules ni de canal déférent vestigial. Durant la période de reproduction, les canaux déférents des mâles dont la longueur du céphalothorax est comprise entre 28 et 35 mm sont remplis de spermatozoïdes. Les glandes androgènes sont toujours présentes. Sur des nombreuses coupes effectuées, nous n'avons jamais remarqué de noyaux pycnotiques. On peut donc conclure qu'il n'y a pas de dégénérescence de la glande androgène. Les caractères sexuels secondaires des mâles âgés (rostre long, *appendix masculina*) ne se retrouvent pas chez les femelles adultes. On pourrait supposer une disparition, entre deux mues, ou progressivement, soit de certaines cellules du protocérébron médian, soit de sécrétions cérébrales, ce qui aurait comme conséquence la dégénérescence des glandes androgènes et des testicules. Mais nous n'avons pas pu faire d'observations dans ce sens. Quoi qu'il en soit, nous ne pouvons pas, à l'heure actuelle, émettre l'hypothèse d'un hermaphrodisme protandre chez *P. serratus*. Nous rejoindrons plutôt les hypothèses

d'ALLEN (1960-62-65) et PIKE (1954) selon lesquels les espèces gonochoriques ont un sex-ratio égal à un en général, et parfois favorable aux femelles.

Une dégénérescence de la glande de mue : il est admis que, chez la plupart des crustacés, l'organe Y est indispensable à la préparation de la mue (VERNET et Coll., 1978). Cette glande sécréterait l' $\alpha$ -ecdysone, substance qui se transformerait en  $\beta$ -ecdysone, hormone active. Les observations de CHASSARD, BOUCHAUD et HUBERT (1975 b), ainsi que de BAZIN (1976), montrent que la glande de mue présente une structure de glande stéroïdogène. Par ailleurs, un facteur d'exuviation, indispensable aux phénomènes mécaniques de l'exuviation, serait émis par l'organe Y en fin de prémue. Il est permis de penser que la dégénérescence de cette glande entraîne un arrêt de la mue et donc de la croissance. Les expériences d'ÉCHALIER (1954, 1955, 1956, 1959) montrent en effet que l'ablation bilatérale d'organe Y bloque le crabe *Carcinus maenas* au stade C 4.

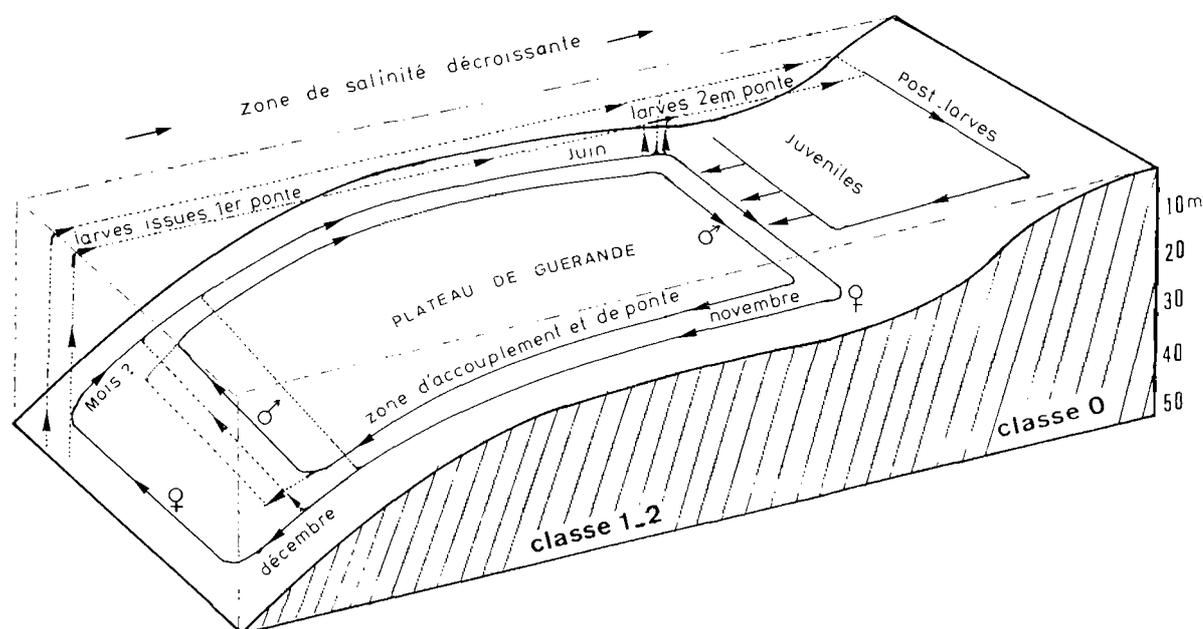


FIG. 18. — Bloc diagramme représentatif des déplacements de *P. serratus*; la séparation des classes d'âge et des sexes est en réalité moins marquée que ne l'indique la figure; nous n'avons pas pu préciser la période à laquelle les femelles rejoignent le plateau de Guérande pour retrouver les fonds à laminaires.

La dégénérescence de l'organe Y a été constatée chez les Oxyrhinches. La mort intervient rapidement après la période de reproduction et la disparition naturelle des glandes de mue. Un organe pédonculaire serait responsable de la disparition de ces glandes.

On pourrait donc supposer que chez les mâles de *P. serratus*, la glande de mue dégénérerait à un âge donné, entraînant d'une part un blocage de la croissance et d'autre part une mortalité naturelle élevée. C'est ce que confirmeraient nos observations (croissance inférieure des mâles, sex-ratio à l'avantage des femelles).

Nous avons donc été amenés à effectuer des coupes de la glande de mue chez les mâles de différentes tailles et plus particulièrement chez les grands individus. Bien que nous n'ayons pas déterminé le stade d'intermue des crevettes, l'organe Y est toujours présent.

On ne peut donc pas actuellement retenir cette hypothèse.

Une répartition bathymétrique des classes d'âge différente suivant la saison : nous avons vu, avec la population des crevettes de Carantec, qu'à certains mois de l'année un groupe peut disparaître de nos graphiques et réapparaître ultérieurement. Cela traduit une répartition en profondeur variable avec la saison et, naturellement, avec la physiologie de ce crustacé.

Nous avons réuni des observations qui précisent quelque peu ce comportement. On sait déjà (BOURDON, 1968) qu'à Roscoff les juvéniles nés du printemps à l'été se tiennent dans la zone des Fucus et des herbiers à Zostères, à très faible profondeur. Nous avons aussi constaté dans des captures d'hiver, au casier, que dans les mêmes zones peu profondes (2 à 3 m) et protégées de la baie de Morlaix, le stock était uniquement composé d'immatures (classe 0). En revanche, les pêches faites durant la même période, dans les zones plus profondes à laminaires (8 à 10 m), portent essentiellement sur des crevettes matures (classes 1 et 2) dès novembre pour les mâles dont les canaux déférents sont remplis de spermatozoïdes et de décembre à mars pour les femelles.

En été, outre les juvéniles provenant des premières éclosions de printemps, se retrouvent à la côte les crevettes qui ont atteint leur première année. Les individus plus âgés, des classes 1 et 2, restent à plus grande profondeur (7 à 10 m).

Dans la région du Croisic et de l'île d'Yeu, en hiver, cet étagement suivant l'âge est encore plus net. Là encore, les jeunes se tiennent à la côte et à mesure que la taille, donc l'âge, augmente, la profondeur à laquelle les crevettes sont pêchées augmente elle aussi. Ceci est particulièrement remarquable chez les femelles incubantes les plus âgées, que certains pêcheurs capturent dans leurs casiers à *Maia squinado*, par des profondeurs de 50 et 60 m.

C'est ainsi qu'au Croisic, les femelles ovigères de la ponte d'hiver se distribuent de la manière suivante :

Mois	Profondeur (m)	% total de femelles grainées (Cl 1 + 2)	Nb. ex.	Lct 1 moy. des captures (Cl 0.1.2)	Nb. ex.
Janvier	25	64,7	42	30,8	112
—	40	86,7	154	37,5	188
Mars	25	70,5	120	33,7	230
—	40	92,8	210	38,2	250

Ces chiffres indiquent que la taille moyenne des femelles capturées, ainsi que le pourcentage des femelles ovigères augmentent avec la profondeur. Les plus grosses femelles tendraient à migrer vers la profondeur, peut-être pour y trouver, à cette saison, des températures plus stables.

La figure 18 représente un schéma déterminant les tendances migratoires des différentes classes suivant l'âge et le sexe, en fonction des saisons, à partir des éléments en notre possession.

On peut également penser que ces migrations sont en relation directe avec le phénomène de l'osmorégulation. Le comportement de nombreux crustacés euryhalins est étroitement associé aux variations de salinité du milieu dans lequel ils vivent. Ces variations pourraient être la cause d'une adaptation osmotique plus ou moins marquée chez la même espèce vivant dans des régions à salinités différentes. *Crangon crangon* de la Baltique possède une capacité de régulation osmotique supérieure à *Crangon crangon* des côtes de l'Atlantique. On peut admettre également que *P. serratus* vivant dans les eaux à 38‰ de certains secteurs méditerranéens supporte mieux une eau à forte salinité que la même espèce fréquentant les eaux à salinité de 34,9‰ des côtes de la Manche.

REGNAULT (1970) a pu observer chez *Crangon septemspinusum* qu'il y a une migration au cours de l'année des formes larvaires qui passent des eaux à basse salinité vers des eaux plus salées. Ce déplacement est en relation avec la température, mais surtout avec l'état d'évolution des larves. L'équilibre osmotique réalisé dans des eaux de salinités déterminées permet également aux crevettes d'avoir une régulation minimale et donc de réduire leur dépense énergétique.

Durant la période hivernale, il apparaît évident qu'au niveau des embouchures des fleuves (Loire, Gironde, Vilaine), on observe une eau de moins en moins dessalée vers le large. Or, l'on sait que les formes jeunes de *P. serratus* supportent mieux que les adultes des eaux dessalées ;

les femelles grainées en particulier tendent à éviter des eaux à faible salinité (PANNIKAR, 1941). Ceci pourrait donc expliquer en partie la prédominance des femelles grainées sur les fonds de 40 à 50 m.

Cependant, comme l'a fait remarquer SPAARGAREN (1972), si une déviation de la différence existant entre la valeur osmotique de l'hémolymphe de *P. serratus* et celle de l'eau de mer était à l'origine de la migration des crevettes, on ne comprendrait pas pourquoi ces animaux ne se déplaceraient pas en été vers des eaux plus froides et moins salées. La nourriture plus abondante en cette saison au niveau des faibles fonds serait en fait la cause première du maintien des crevettes dans ces secteurs. Si ce facteur disparaît en hiver, les femelles grainées, dont l'activité métabolique est intense, rechercheraient alors leur nourriture sur les fonds sablo-vaseux situés à 40-50 m de profondeur.

WENNER (1972) a montré que chez certaines espèces de crustacés, une déviation du rapport 1/1 du sex-ratio est bien établie. Cependant, la pratique habituelle du calcul du sex-ratio, déterminée à partir d'un échantillonnage global, pouvait introduire un biais. C'est ainsi qu'à partir de la détermination du sex-ratio en fonction de la taille des animaux, il a pu mettre en évidence plusieurs types de courbes sigmoïdes qui définissent les relations taille/sex-ratio au sein d'une population. En ce qui nous concerne, nous avons déterminé le sex-ratio par classes d'âge. Nous ne retrouvons aucun des modèles établis par WENNER.

De toutes les hypothèses émises, la répartition bathymétrique différente suivant les sexes fournit une réponse au problème posé, du moins pour les classes adultes. Elle ne peut expliquer en effet la prédominance des femelles de la classe 0 pêchées à l'aide de casiers non sélectifs dans le secteur de Roscoff.

Quelle que puisse être la diversité des causes, *P. serratus* rejoint sous cet aspect de nombreuses espèces marines pour lesquelles un sex-ratio favorable aux femelles, de même qu'une croissance plus forte chez ces dernières, est une loi biologique souvent constatée.

## 7. Estimation des stocks par marquage.

Nous venons de voir, dans le paragraphe précédent, qu'il existe une zonation des crevettes en fonction de l'âge dans la population de Roscoff-Carantec, comme à l'île d'Yeu ; mais cette zonation n'est ni constante, ni régulière. Elle est perturbée par des déplacements dont nous allons essayer de préciser l'amplitude.

Avant de procéder aux évaluations du stock pêchable, il est nécessaire d'établir différentes remarques sur les techniques de coloration, pêche et estimation utilisées dans notre travail.

*Colorations* : les marquages ont été effectués à l'aide de colorants vitaux. Nous nous sommes inspirés des travaux de DAWSON (1957), COSTELLO (1964), NEAL (1969). Le trypan bleu a été utilisé en concentration de 0,2 % et le Fast Green FCF en concentration de 0,5 %. L'injection intra-musculaire de ces colorants a pour effet de teinter l'animal dans son entier. Au bout de trois à cinq jours, la coloration totale disparaît : seules les branchies apparaissent nettement colorées pendant plusieurs mois.

Au cours de nos essais préalables, aucune mortalité n'a été enregistrée.

Nous avons également utilisé le trypan rouge, mais une mortalité de 80 %, enregistrée 48 h après le marquage, nous l'a fait écarter.

Ce type de marquages ne semble pas affecter la vitalité des crevettes. Nos observations au laboratoire montrent qu'elles se nourrissent comme les témoins non marqués. En mer, elles pénètrent dans les casiers, ce qui tend à prouver qu'elles ont une activité normale.

*Techniques de pêche* : les filières utilisées par les pêcheurs comportent 30 casiers appâtés, avec un espacement de 30 m entre chaque engin. Cette distance n'est pas arbitraire ; c'est par expérience que les professionnels l'ont déterminée. On pourra donc estimer que la zone d'influence d'une filière complète sera approximativement de 30 casiers  $\times$  30 m  $\times$  30 m = 27 000 m<sup>2</sup>, soit 2,7 ha.

Le pouvoir pêchant des casiers est influencé par de nombreux facteurs : suivant le temps, les rendements peuvent varier très fortement. La compétitivité peut intervenir entre le crabe

*Macropipus* sp. et la crevette rose, au détriment de cette dernière. Notre objectif étant d'évaluer le stock pêchable d'un secteur, les facteurs cités interviennent aussi bien sur les crevettes « sauvages » que sur les crevettes « marquées ».

Le casier étant un engin sélectif, seuls les individus présentant une taille donnée supérieure à 20 mm de Lct1 sont retenus. Nos observations à l'île d'Yeu montrent que le sex-ratio des crevettes varie avec la profondeur. Le pourcentage de mâles est plus élevé sur les fonds de 30 m que sur ceux de 45 m ; les femelles les plus âgées se tiennent sur les fonds de 45 à 50 m. C'est dans ces zones profondes que la plupart des navires travaillent afin d'avoir les meilleurs rendements. Nous avons procédé à des marquages dans ces secteurs afin de tenter d'évaluer le stock pêchable.

*Estimation* : grâce à la méthode de Petersen, nous tenterons d'évaluer la biomasse du stock pêchable, suivant la formule :  $N = mc/r$ , dans laquelle  $N$  = nombre total de crevettes,  $m$  = nombre total de crevettes marquées,  $c$  = nombre total de crevettes capturées,  $r$  = nombre total de crevettes marquées recapturées. Cependant, nos observations montrent que la pêche de la crevette rose dans le secteur de l'île d'Yeu débute en décembre pour se terminer en février. Cette crevette ne vit pas habituellement sur ces zones sablo-vaseuses. Elle provient des zones rocheuses du plateau de Guérande et de l'île d'Yeu, où des artisans la pêchent en été avec des moyens limités. S'il en était autrement, la pêche se poursuivrait sur les zones habituelles de pêche, particulièrement en été, période durant laquelle les crevettes se nourrissent davantage qu'en hiver (selon nos observations au laboratoire).

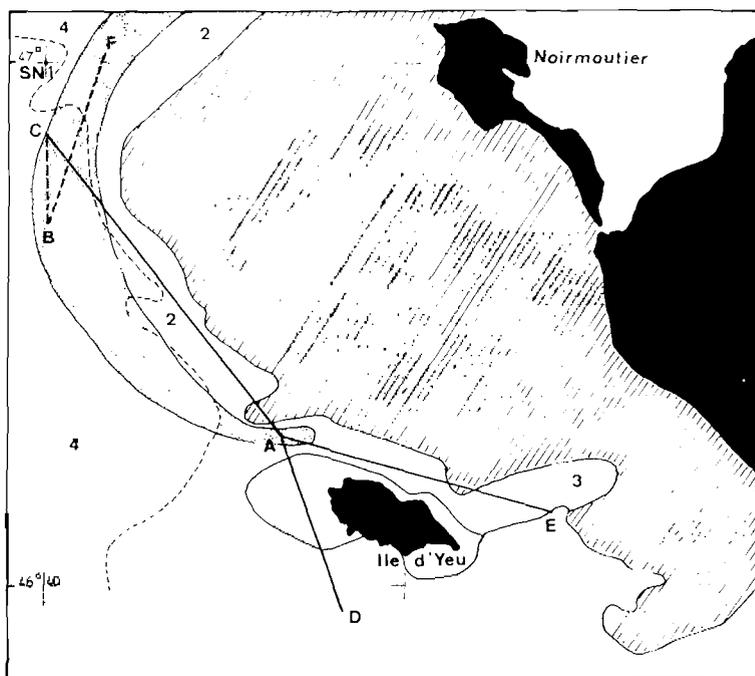


FIG. 19. — Pêche de la crevette rose dans le secteur de l'île d'Yeu ; A : point d'immersion des crevettes marquées au Fast Green FCF ; B : point d'immersion des crevettes marquées au bleu de trypan ; hachuré : zone rocheuse ; pointillé : zone de pêche ; 2 : sables moyens ; 3 : sables extrêmes ; 4 : gravilles ; AC, AD, AE : points extrêmes de recapture des crevettes marquées au FCF ; BF : idem pour les crevettes marquées au bleu de trypan.

Afin d'éliminer l'influence due au recrutement, nous avons tenu compte des observations de DAGET in LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1971. Du fait de l'arrivée continue, dans les zones de pêche, de crevettes en provenance des secteurs rocheux, le rapport  $r/c$  diminue avec le temps. Il est donc nécessaire de préciser comment évolue  $r/c$  en fonction du temps  $t$ , en utilisant l'arc sinus de sa racine carrée. L'ordonnée à l'origine de la droite de régression établie permet de connaître, pour un temps  $t = 0$ , la valeur de  $r/c$ . Il suffit de diviser  $m$  par cette valeur pour obtenir  $N$ . Par ailleurs, en fin d'observations, on peut estimer l'apport dû à l'émigration.

Avant d'établir nos estimations, nous avons attendu que le rapport  $r/c$  se stabilise au début de notre essai sur plusieurs filières, espacées de plusieurs kilomètres, afin de s'assurer que les crevettes marquées étaient réparties uniformément.

Date	Jours	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre réel)	$r/c$	Arc sin $\sqrt{r/c}$	Marquées (m)
6/12	0					5 006
9	3	73,402	447	0,006 09	4,47	4 050
12	6	101,850	606	0,005 95	4,42	3 444
14	8	123,333	197	0,001 60	2,29	3 247
16	10	60,417	122	0,002 00	2,56	3 125
18	12	91,875	165	0,001 80	2,43	2 960
19	13	76,083	183	0,002 40	2,80	2 777
20	14	48,566	108	0,002 20	2,68	2 669
21	15	54,999	129	0,002 30	2,74	2 540
22	16	49,581	61	0,001 20	1,98	2 479
24	18	28,567	43	0,001 50	2,21	2 436
26	20	193,956	118	0,000 60	1,40	2 318

TABL. 9. — Evolution du rapport  $r/c$  et l'arc sin  $\sqrt{r/c}$  en fonction du temps (île d'Yeu, décembre 1974) : sept bateaux de pêche.

a) Les marquages de l'île d'Yeu.

Décembre 1974. Le 6 décembre 1974, 5 006 crevettes (2 951 mâles et 2 055 femelles), marquées au Fast Green FCF ont été immergées au point A de la figure 19. De ce même jour,

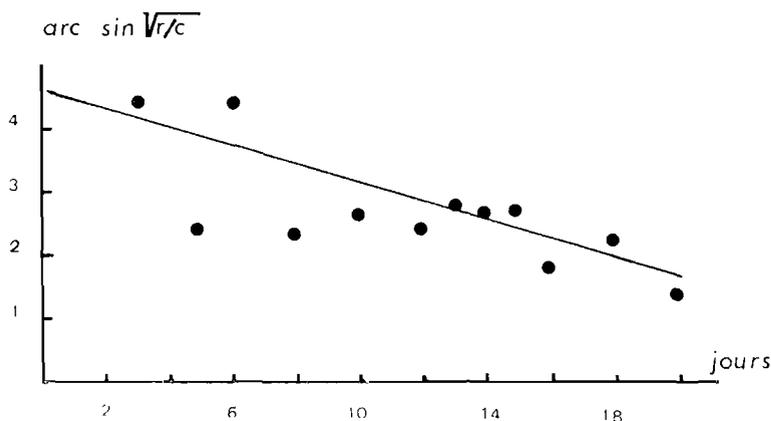


FIG. 20. — Ile d'Yeu : évaluation de l'effectif initial de la population (élimination de l'influence du recrutement dans l'estimation du rapport  $r/c$ ) ; les temps en jours sont portés en abscisses, les valeurs correspondantes de arc sin  $\sqrt{r/c}$  en ordonnées.

jusqu'au 26 décembre, soit durant les trois semaines qui suivirent l'immersion, 776 recaptures ont été obtenues à bord de l'"A Dieu vat", sur les lieux habituels de pêche, c'est-à-dire entre les points A et la bouée SN 1 au nord-ouest.

Dans le même laps de temps, six autres bateaux travaillant dans les mêmes parages prenaient un total de 1 912 crevettes marquées.

A partir du tableau 9, nous avons déterminé l'équation de la droite de régression de l'arc sin  $\sqrt{r/c}$  en fonction du temps (fig. 20), soit : arc sin  $\sqrt{r/c} = -0,152 t + 4,5910$  avec un coefficient de corrélation de  $-0,83$ .

L'effectif initial, déterminé au 6/12, est de 781 332 crevettes ( $0,8/m^2$ ). Pour un seuil de probabilité de 0,05, les limites de l'intervalle de confiance sont 776 846 et 785 994. La mortalité naturelle pouvant être considérée comme faible durant ce laps de temps, on constate que la ponction effectuée sur le stock pêchable du 9 au 26/12 est supérieure à la population estimée

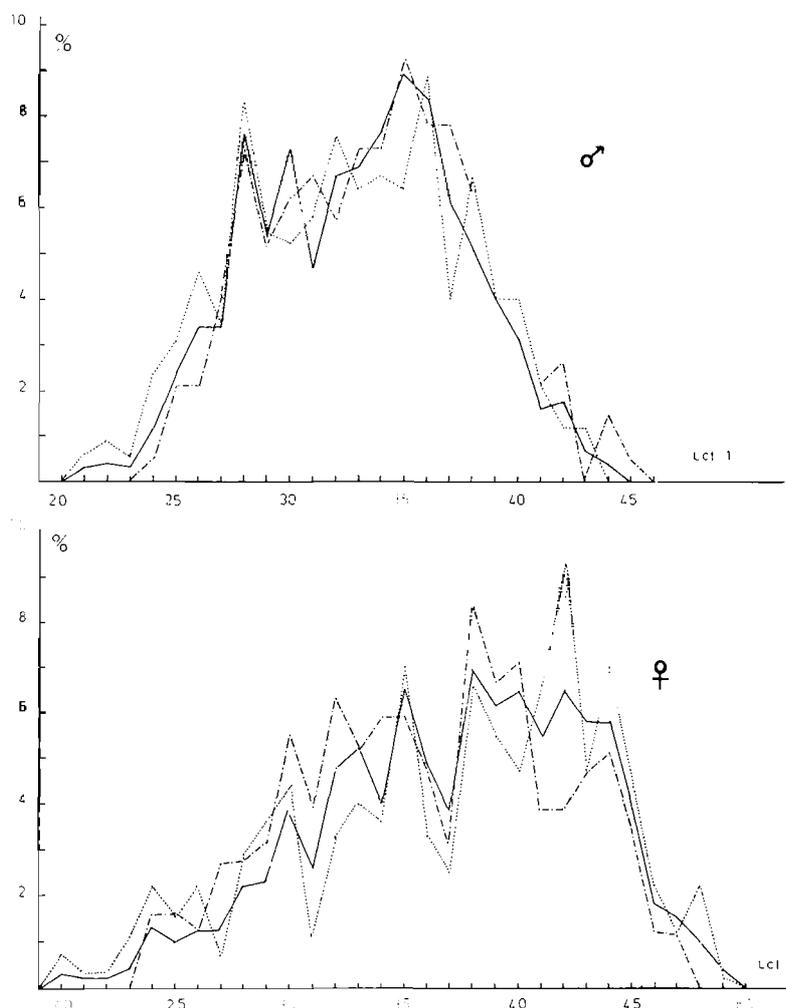


FIG. 21. — Fréquences des tailles chez les crevettes marquées, recapturées et « sauvages » (île d'Yeu, décembre 1974) ; pointillé : marquées ; point-trait : recapturées.

initialement. L'estimation effectuée au 26/12 est de 3 164 034 crevettes ( $1,97/m^2$ ). Pour un seuil de probabilité de 0,05, les limites de l'intervalle de confiance étant 3 109 678 et 3 219 828. Il y a donc recrutement massif durant le mois de décembre. Il est probable que ces crevettes proviennent du plateau de Guérande ; elles seront pêchées jusqu'à la fin du mois de février.

Une autre remarque est à faire : les fréquences des tailles des mâles et des femelles sont confondues pour les crevettes marquées, recapturées et « sauvages » durant la période allant du 6 au 26 décembre (fig. 21). Ceci indique donc que la structure des populations recrutées au 26/12 est la même que celle pêchée au 6/12, c'est-à-dire formée principalement de classes âgées de deux et trois ans.

En dépit du temps très court qui a suivi l'immersion du lot, les crevettes ont pu effectuer des déplacements échelonnés sur 12 milles marins, en direction du nord-ouest ; l'une d'elles avait

Date	Intervalle de temps t	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre)	r/c	Arc sin $\sqrt{r/c}$	Marquées (m)
5/2						1 823
7/2	2	9 100	39	0,004 29	3,755	1 784
10/2	5	2 740	11	0,004 01	3,630	1 773
		11 840	50			

TABL. 10. — Evolution du rapport r/c pour deux pêches effectuées à l'île d'Yeu en février 1975 (1 bateau de pêche).

Date	Intervalle de temps t	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre)	r/c	Arc sin $\sqrt{r/c}$	Marquées (m)
4/10	0					848
9	5	163	16	0,098 16	18,25	832
10	6	52	7	0,134 62	21,52	825
11	7	55	5	0,090 91	17,54	820
15	11	36	3	0,083 33	16,78	817
17	13	76	2	0,026 32	9,34	815
18	14	42	1	0,023 81	8,88	814
23	19	101	7	0,069 31	15,26	807
25	21	56	2	0,035 71	10,89	805
31	27	60	2	0,033 33	10,52	803
6/11	33	53	2	0,037 74	11,20	801
7	34	45	2	0,044 44	12,17	799
8	35	55	2	0,036 36	10,99	797
15	42	156	3	0,019 23	7,97	794
16/12	73	111	1	0,009 0	5,44	793
18	75	21	0			
16/1	104	17	0			
21	109	26	0			
23	112	17	0			
29	118	49	0			
19/2	139	65	0			
21	141	106	1	0,009 43	5,57	792
25	145	71	0			
22/5	231	23	1	0,043 48	12,04	791
28	237	37	1	0,027 03	9,46	790

TABL. 11. — Evolution du rapport r/c et de l'arc sin  $\sqrt{r/c}$  en fonction du temps (Roscoff) ; crevettes marquées au FCF Fast Green (arc sin  $\sqrt{r/c} = -0,0235 t + 13^{\circ} 302' 52''$ ).

parcouru huit milles marins en moins de quatre jours, ce qui est remarquable, toutes choses égales, pour un crustacé de petite dimension.

Plus intéressantes encore ont été les recaptures réussies en février 1975, donc plus de deux mois après les marquages : deux à 2,8 milles au sud de la bouée SN 1 (point C de la fig. 19), soit à 14,5 milles du point d'immersion et 8 aux points D et E à l'est et à l'ouest de l'île d'Yeu. Pour l'ensemble de l'expérience, la distance entre les captures les plus éloignées l'une de l'autre a été de 24 milles.

5 février 1975. Une expérience, plus limitée, a eu lieu le 5/2/75 avec 1 823 crevettes (50,6 % de femelles et 49,4 % de mâles) marquées au trypan bleu et immergées au point B de la figure 19. Le nombre de recaptures pour une seule embarcation fut faible (51 individus dont 62,7 % de femelles) du fait que apparemment le stock sur lequel portait la pêche avait pratiquement

Date	Intervalle de temps t	Captures C (nombre)	Recaptures r (nombre)	r/c	Arc sin $\sqrt{r/c}$	Marquées (m)
24/10						514
31	6	127	5	0,039 37	11,445 5	509
6/11	12	95	3	0,031 58	10,236 0	506
7	13	102	4	0,039 22	11,421 7	502
8	14	112	5	0,044 60	12,191 9	497
15	21	178	4	0,022 47	8,621 5	493
16/12	52	111	0			
18	54	21	0			
16/1	83	17	0			
21	88	26	0			
23	90	45	1	0,022 22	8,573 1	492
29	96	49	0			
19/2	117	65	0			
21	119	106	0			
25	123	97	2	0,020	8,25	490
22/5	209	68	1	0,014 71	6,965 2	489

TABL. 12. — Evolution du rapport r/c et de l'arc sin  $\sqrt{r/c}$  en fonction du temps ; Roscoff : crevettes marquées au trypan bleu ; Arc sin  $\sqrt{r/c} = -0,021 14 t + 11^{\circ} 002 75$ .

disparu de ces lieux à partir du 10, soit quelques jours après l'immersion. En effet, nous avons personnellement remarqué en février 1975 que sur les fonds de 40 à 50 m longeant le plateau de Guérande il y a un arrêt brutal des captures dès que les premières éclosions, provenant de la ponte hivernale, sont observées. En voici un exemple : les 5 et 7/2, le rendement au casier était de 215 g ; il tombait à 45 g les 13 et 15/2.

Nous avons évalué la population en ne tenant compte que des pêches du 7 et du 10 février (tabl. 10).

Par l'utilisation de la formule de Petersen pour chaque jour, la moyenne établie donne une estimation de 434 872 crevettes pour une surface prospectée de 216 000 m<sup>2</sup>, soit une densité de deux crevettes/m<sup>2</sup> (pour un seuil de probabilité de 0,05, les limites de l'intervalle de confiance sont 323 624 et 621 118).

Ce résultat est comparable à celui observé en décembre dans un secteur avoisinant. Contrairement à ce que l'on pouvait supposer, les crevettes sont toujours en place ; la chute spectaculaire des rendements ne serait donc pas due à un départ brutal des crevettes, mais à d'autres causes.

Nos observations biologiques montrent que, de décembre à janvier, les ovaires des femelles grainées se développent très rapidement. Cette ovogénèse nécessite donc une alimentation intense. Par

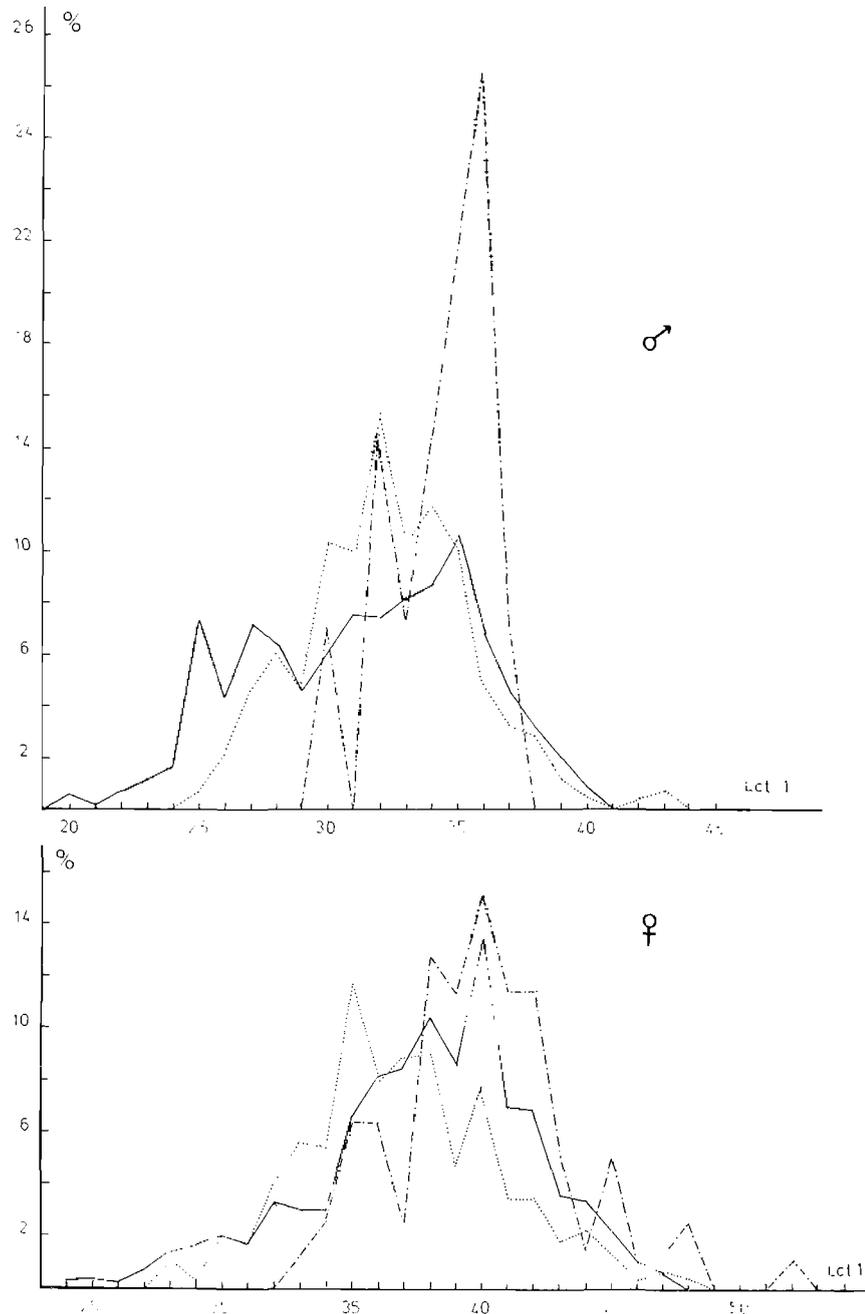


FIG. 22. — Fréquences de tailles chez les crevettes marquées, recapturées et « sauvages » (Roscoff, octobre 1974 à mai 1975); point-trait: recaptures; pointillé: marquées; trait: captures.

contre, dès le moment où la deuxième ponte se produit, c'est-à-dire à partir de février, les besoins nutritionnels des femelles pourraient se réduire.

Deux des crevettes reprises avaient parcouru six milles en huit jours.

b) *Les marquages du secteur de Roscoff.*

Durant le mois d'octobre, nous avons procédé à des marquages et immersion de crevettes à l'entrée du port de Roscoff. A cette période de l'année, la pêche n'est pas pratiquée par les professionnels. Les casiers ont toujours été placés dans le même secteur.

848 crevettes ont été marquées au Fast Green FCF, 514 au bleu de trypan. Nos pêches, bien qu'irrégulières, se sont étalées d'octobre 1974 à mai 1975.

Les tableaux 11 et 12 indiquent, pour chaque type de colorant utilisé, l'évolution du rapport  $r/c$  et de l'arc sinus  $\sqrt{r/c}$ . Les équations obtenues sont les suivantes :

$$\text{arc sin } \sqrt{r/c} = -0,0235 t + 13^{\circ} 302' 52'' \text{ (Fast Green FCF)}$$

$$\text{arc sin } \sqrt{r/c} = -0,02110 t + 11^{\circ} 000' 10'' \text{ (trypan bleu)}$$

Le nombre de crevettes de taille commerciale déterminé au début des essais est de 14 417 pour le bleu de trypan et de 16 017 pour le Fast Green, les intervalles de confiance étant de 14 112 - 14 122 et 15 990 - 16 043 respectivement pour un seuil de probabilité de 0,05.

Par contre, au mois de mai, on compte une population de 43 632 crevettes pour le Fast Green et de 37 125 pour le trypan bleu, avec des intervalles de confiance de 43 228 - 44 041 et 37 070 - 37 174 respectivement pour un seuil de probabilité de 0,05.

Du fait que les casiers ont été calés isolément, dans un secteur à relief tourmenté, nous éviterons de donner une densité de crevettes au  $m^2$ .

Par la faiblesse même du nombre des recaptures, on pourrait penser que la plus grande partie des crevettes marquées s'est déplacée vers d'autres lieux, ce que nous ne pouvons préciser faute d'informations de la part des pêcheurs qui ne travaillent pas à la période où ont été effectués les marquages. Cependant on constate (fig. 22) que les recaptures ne diffèrent pas sensiblement des crevettes « sauvages » entrées en même temps qu'elles dans les casiers. Elles ont des tailles modales et un sex-ratio comparables, ce qui semble indiquer qu'elles ont un comportement analogue et que, pendant la durée de l'expérience, l'hiver au sens large, les déplacements de la population locale ont été très limités, ce qui s'explique par l'étroitesse relative du biotope.

Par contre, la taille moyenne des recaptures est plus élevée que celle des crevettes marquées, ceci s'expliquant par le fait qu'elles ont dû subir une à deux mues au minimum à partir du moment où elles ont été immergées jusqu'au moment de leur recapture.

L'accroissement en nombre de la population observée doit provenir d'un recrutement à partir des crevettes qui atteignent douze à seize mois et qui quittent les prairies à Zostères pour rejoindre les secteurs tourmentés riches en Laminaires.

## 8. Estimation du taux de mortalité à partir des marquages (décembre 1974, île d'Yeu).

Certaines hypothèses sont nécessaires afin d'estimer la mortalité à partir des recaptures :

les animaux marqués et non marqués sont soumis aux mêmes taux de mortalité par pêche, et par mortalité naturelle ;

la mortalité due au marquage est négligeable : soit durant l'immersion, soit après l'immersion ;

la totalité des crevettes recapturées par les pêcheurs est signalée ;

aucune crevette marquée ne quitte la pêcherie.

Le nombre de crevettes marquées capturées chaque jour diminue progressivement durant nos observations. Afin d'appliquer la méthode de détermination des coefficients de mortalité de BEVERTON et HOLT (1957), nous devons relier l'effort de pêche par unité de surface (nombre de casiers) au nombre de recaptures (nombre corrigé) (tabl. 13). En portant en abscisse l'intervalle de temps et en ordonnée le logarithme népérien du nombre de crevettes marquées recapturées par unité d'intensité de pêche, nous obtenons une droite de régression (fig. 23) dont la pente est égale au coefficient instantané de mortalité totale  $Z$ .

F, coefficient instantané de mortalité par la pêche, est obtenu à partir de la formule :

Date	Nb recaptures (7 bateaux)	Effort de pêche appliqué (Nb casiers/24 h)	Aire occupée par population étudiée (hectare)	Facteur de correction	Effort de pêche par unité de surface (Nb de casiers)	Recaptures (1) (Nb corrigé)	Log népérien des recaptures
9/12	956	2 520	113,4	1	2 520	1 161,24	7,06
12	683	4 200	151,2	0,75	3 150	663,70	6,50
14	197	5 040	132,3	0,86	4 334	139,14	4,94
16	122	3 360	94,5	1,2	4 032	92,62	4,53
18	165	4 200	132,3	0,86	3 612	139,83	4,94
19	183	2 100	113,4	1	2 100	266,74	5,59
20	108	1 890	94,5	1,2	2 268	145,76	4,98
21	129	1 890	170,1	0,67	1 266	311,9	5,74
22	61	1 260	75,6	1,5	1 890	98,79	4,59
24	43	2 520	56,7	2	5 040	26,12	3,26
26	118	4 620	151,2	0,75	3 465	104,24	4,65

TABL. 13. — Détermination du nombre de crevettes marquées recapturées par unité de surface; (1) : pour un nombre moyen de casiers de 3 061 par unité de surface.

$$F = \frac{\frac{n_1}{r} \log n \left[ \frac{n_1}{n_2} \right]}{N_0 \left( 1 - \frac{n_2}{n_1} \right)}$$

X, coefficient instantané de mortalité pour d'autres raisons que la pêche, s'obtient à partir de la formule :

$$X = \frac{1}{r} \left[ \log n \left( \frac{n_1}{n_2} \right) \right] \left[ 1 - \frac{n_1}{N_0 \left( 1 - \frac{n_2}{n_1} \right)} \right]$$

Dans les formules,  $N_0$  est le nombre initial de crevettes libérées au temps  $t_0$  ;  $n$  = nombre de crevettes recapturées durant une période donnée ;  $n_1$  = nombre de crevettes recapturées durant la première période ;  $n_2$  = nombre de crevettes recapturées durant la deuxième période ;  $r$  = intervalle de temps.

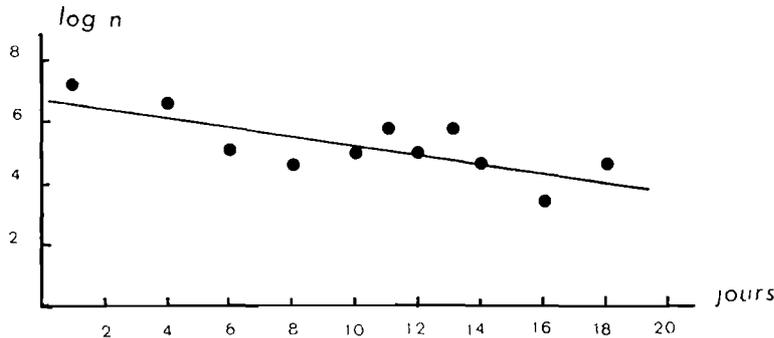


FIG. 23. — Mortalité des crevettes marquées dans le secteur de l'île d'Yeu (détermination de Z) ; les valeurs du log népérien du nombre de crevettes recapturées pour un effort de pêche de 3 061 casiers par 24 h de pêche sont reportées en ordonnées.

L'équation de la droite de régression (fig. 23) est :

$$y = - 0,14 x + 6,66, \text{ avec un coefficient de corrélation de } - 0,73$$

En appliquant la formule de détermination de Z et X, on obtient :

$$F = 0,1455 \quad X = 0,0007 \quad Z = F + X = 0,1462$$

La valeur de X, très faible, s'explique par la courte période de nos observations.

Le taux de mortalité par pêche, en %, par jour de pêche, est donc de 13,5 %.

### 9. Résumé et conclusion.

Les populations de la Manche et du golfe de Gascogne sont composées de trois classes d'âge : classe 0 (moins d'un an), classe 1 (plus d'un an), classe 2 (plus de deux ans), qui apparaissent bien dans l'analyse des tailles qui séparent nettement les classes 0 des deux autres et un peu moins bien la classe 2 de la classe 1.

La croissance des femelles est plus forte que celle des mâles. Leur longévité est légèrement supérieure, un pourcentage de mâles plus important que celui des femelles disparaissant au cours de leur troisième année, quelques rares femelles pouvant dépasser ce terme.

Suivant les lieux et les circonstances, l'un ou l'autre des sexes prédomine sans qu'une cause précise ait pu en être établie. Mais il est remarquable que dans le secteur de Roscoff, les mensurations mensuelles révèlent que les femelles sont massivement et régulièrement plus nombreuses que les mâles (80 %), tandis que dans un élevage poursuivi en laboratoire à partir de postlarves ce caractère s'inverse légèrement à l'avantage des mâles (52,5 %). De tous les facteurs susceptibles d'intervenir à des degrés divers, dans ce phénomène, on peut retenir principalement la différence de zonation des mâles et des femelles.

L'âge, enfin, détermine une répartition bathymétrique différente pour les classes d'une population donnée, les jeunes se tenant près de la côte, les adultes, généralement en profondeur. Mais cette zonation est sujette à des variations. En effet, des déplacements, certainement dus à l'état physiologique et aux modifications des conditions de milieu, se produisent en certaines saisons. Ils peuvent, comme au large de l'île d'Yeu, être rapides et affecter l'ensemble d'une population d'adultes à partir du mois de décembre. Nos marquages ont d'ailleurs montré que ces crevettes pouvaient se déplacer de plus de 10 milles en quelques jours. L'estimation de la population adulte, dans les zones de pêche, a pu être définie ainsi que le coefficient de mortalité dû à la pêche.

### III. Reproduction.

#### 1. But et méthode.

Sachant désormais que les populations de *P. serratus* des eaux atlantiques de la Manche se composent essentiellement de trois classes d'âge, nous nous proposons ici de suivre leur évolution vers la ponte, puis l'incubation des œufs de manière à déterminer la durée de ces développements successifs et leurs variations possibles en fonction du milieu.

Suivant les moyens dont nous disposons, la méthode qui nous a semblé la plus appropriée a consisté à examiner, mois par mois, d'août 1971 à juin 1975 :

a) *l'évolution des ovaires à partir :*

de leur apparition chez les femelles immatures de la classe 0 ;  
du stade de repos chez les adultes des classes 1 et 2 ;

b) *le développement des œufs portés par les femelles, à partir de la ponte jusqu'à la naissance des larves.*

Ces examens systématiques ont porté sur plusieurs milliers de crevettes du secteur de pêche de Roscoff-Carantec et, plus irrégulièrement, sur des spécimens du golfe de Gascogne.

Parallèlement, pour exercer un contrôle de ces observations *in situ*, des expériences au laboratoire ont été faites dans des conditions thermiques identiques à celles du milieu naturel et, le cas échéant, par des températures plus élevées devant permettre de saisir l'influence de ce facteur, que nous croyons très important, sur les diverses phases de la reproduction.

Afin de savoir si les phénomènes observés chaque mois se reproduisaient avec le même ordre de grandeur aux mêmes mois des années précédentes, nous avons utilisé le même test que dans la partie consacrée au sex-ratio. La valeur du *t* a été obtenue par la formule :

$$t = \frac{do}{\sqrt{R(1-R)\left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)}}$$

avec  $do = r_1 - r_2$  ;  $r_1 = \frac{i_1}{n_1}$  ;  $R = \frac{i_1 + i_2}{n_1 + n_2}$  ;

$i_1$  = nombre de sujets présentant le caractère étudié (stade des ovaires, stade des œufs, nombre d'individus grainés) ;

$n_1$  = nombre total d'animaux observés.

L'intervalle de confiance a été défini par la formule :

$$S = \sqrt{\frac{R(1-R)}{N}}$$

dans laquelle  $R = \frac{I}{N} = \frac{i_1 + i_2 + i_3 + i_4}{n_1 + n_2 + n_3 + n_4}$ .

Pour la compréhension du travail, nous nous sommes appuyé sur les quelques notions suivantes, déjà connues, ou que nous avons dû préciser nous-même.

Toute ponte est précédée d'une mue. L'accouplement se fait aussitôt après cette mue. Chez les femelles non fécondées, la durée de fixation des œufs sur les pléopodes n'excède pas quatre jours (résultats observés sur 45 femelles).

Le temps précédant la mue de la ponte hivernale (1<sup>re</sup> ponte) varie de 1 à 8 jours (expérience réalisée sur 28 femelles).

Après l'éclosion des larves et dans l'attente de la mue et de la ponte qui suit cette dernière, les femelles sont dites « cemented », c'est-à-dire que les soies ovigères sont encore imprégnées du produit de fixation des œufs qu'elles ont sécrété.

Chez les femelles des classes 1 et 2, la période de repos séparant l'émission des larves issues de la première ponte et la deuxième ponte est très brève (4,2 jours en moyenne, avec des extrêmes de 2 et 8 jours, pour un temps calculé à partir de 32 observations, à la température de 14° C).

Tenant compte du stade des œufs, de la présence ou de l'absence du développement des ovaires, nous avons pu distinguer des femelles incubantes des premières et deuxièmes pontes. En effet, un chevauchement des pontes hivernales et printanières peut se produire en mars-avril particulièrement et concerne 10 % des crevettes des classes 1 et 2.

En vue de l'objectif à atteindre, nous avons au préalable défini divers stades aisément utilisables du développement des ovaires et des œufs.

#### Les ovaires.

Au cours de leur évolution, les ovaires augmentent progressivement de volume. Aux premiers stades, ils sont filiformes, et non visibles par transparence. Ils se situent entre le bord postérieur du céphalothorax et l'hépatopancréas. Progressivement, leur taille s'accroît. Ils apparaissent alors dorsalement, tendant à comprimer l'hépatopancréas. Avant la ponte, ils occupent la quasi-totalité du céphalothorax. Des variations se produisent également dans la coloration des ovaires (PANOUSE, 1948 ; PATROIS, 1974). Cependant, alors que dans le milieu naturel cette coloration s'échelonne du blanc verdâtre au vert sombre, on constate que, chez les crevettes captives, les ovaires peuvent prendre d'autres colorations, passant du jaune clair à l'orangé.

Dans le contexte de notre travail, cinq stades ont été définis en fonction du volume occupé par ces glandes dans la cavité céphalothoracique. La carapace étant transparente, ils ont été définis par observation directe.

- Stade 1 : ovaires filiformes, non visibles,
- Stade 2 : » occupant le quart du céphalothorax,
- Stade 3 : » » la moitié du céphalothorax,
- Stade 4 : » » les trois quarts du céphalothorax,
- Stade 5 : » » la totalité du céphalothorax.

Comme nous le verrons ultérieurement, deux pontes se produisent chez les femelles adultes, une ponte seulement chez les crevettes venant d'atteindre leur première année. Nous rechercherons donc comment évoluent les ovaires avant et après la première ponte hivernale et leur relation avec les temps d'intermue.

#### Evolution des ovaires avant la première ponte.

En août, après la libération des larves, les ovaires des crevettes des classes 1 et 2 sont au stade 1, tel que nous l'avons défini. Dans le milieu naturel, leur évolution se fera progressivement et, dès septembre, un faible pourcentage d'ovaires atteint le stade 5. Les ovaires évoluent normalement puisque toutes les femelles capturées, sans exception, sont grainées en période hivernale.

Il était important de savoir si l'évolution des ovaires se faisait durant une ou plusieurs intermues. Pour cela, nous avons isolé, au laboratoire, 48 crevettes âgées de deux et trois ans, dans des bacs de 1 000 cc alimentés en eau de mer courante. Nos observations ont débuté le 1<sup>er</sup> septembre 1972 et se sont poursuivies durant plusieurs mois. On constate que le temps moyen

des intermues augmente progressivement à partir de septembre ( $40,38 \pm 3,5$  jours pour la 1<sup>re</sup> intermue à  $65,6 \pm 17,4$  jours pour la 4<sup>e</sup> intermue, fin mars, début avril). Le temps moyen de la 5<sup>e</sup> intermue n'a pas été retenu du fait que deux exemplaires seulement ont survécu jusqu'à cette période.

D'une façon générale, les ovaires sont au repos lors de la première intermue qui suit l'éclosion estivale. Leur évolution débute dans 67,3 % des cas lors de la troisième intermue et dans 4 % des cas lors de la quatrième intermue (début avril). L'évolution de ces ovaires (du stade 1 au stade 5) s'étale sur deux ou trois périodes d'intermue (80 % des cas). Cinq crevettes seulement ont réussi à pondre. Chez les autres, les ovaires arrivés au stade 4-5, dégénèrent progressivement. Il apparaît que dans ce cas les conditions expérimentales ont perturbé l'évolution des ovaires. Chez d'autres crevettes, non isolées, mais placées dans un volume d'eau plus important, le développement des ovaires est normal et s'accompagne de pontes.

Ce qui est certain, c'est que plusieurs mues s'avèrent nécessaires pour amener les ovaires au stade 5. Ceci s'observe également dans les captures. En effet, des femelles à des stades d'intermues D 2 possédaient des ovaires à différents stades d'évolution, cette dernière étant de plus en plus évidente en fin d'année.

Le développement des ovaires est relié aux conditions thermiques. En captivité, on remarque que des femelles âgées de 7 à 8 mois seulement et maintenues à 20° C en période hivernale effectuent plusieurs pontes successives. Dans ce cas, les ovaires évoluaient du stade 1 au stade 5 durant chaque période d'intermue.

#### Evolution des ovaires après la première ponte.

Le développement des ovaires accompagne celui des œufs en incubation. Ainsi, le stade 3 de ces derniers (stade défini plus loin) est corrélatif du stade 5 des ovaires.

En résumé, plusieurs intermues sont nécessaires pour amener les ovaires au stade 5 avant la première ponte. Cette dernière accomplie, une seule intermue sera suffisante pour amener la deuxième ponte.

#### Les œufs.

ROULE, 1896-1919 ; SOLLAUD (1923) et récemment RICHARD, 1974, ont décrit avec précision l'évolution embryonnaire des œufs de *Palaemon serratus*. Nous nous sommes fixés pour objectif de définir des stades aisément identifiables, afin de suivre l'évolution embryonnaire des œufs au sein d'une population.

Stade 1 : du début de la segmentation de l'œuf jusqu'au moment où le vitellus n'occupe plus que la moitié de l'œuf.

Stade 2 : à ce stade apparaissent les taches oculaires dans la partie antérieure de l'œuf ; les battements du cœur au-dessus du pôle postérieur de l'œuf sont visibles. Le vitellus ne couvre plus que le quart de l'œuf.

Stade 3 : les appendices sont visibles ; le vitellus se résorbe progressivement ; l'évolution se produit à la fin de ce stade.

Durant cette évolution embryonnaire, l'œuf, de forme ovoïde, augmente de taille. Son grand diamètre passe de  $0,70 \text{ mm} \pm 0,10$  au début du stade 1 à  $1,25 \text{ mm} \pm 0,15$  en fin de stade 3.

## 2. Reproduction de la classe O.

Cette classe, qui groupe des animaux de taille hétérogène (Lct 1 compris entre 16 et 32 mm), est formée de crevettes âgées, en fin d'année, de quatre à neuf mois. Seuls les individus provenant des premières éclosions commenceront leur première maturité sexuelle en hiver, par de basses températures. On peut supposer que cette évolution sera lente, compte tenu des facteurs hydrologiques.

#### a) Secteur de Roscoff-Carentec.

En effet, l'évolution des ovaires débute en décembre où l'on observe les premiers stades 2. Les mâles, quant à eux, sont plus hâtifs, comme l'indique l'état de leurs canaux déférents

emplis de spermatozoïdes dès ce moment. Trois mois plus tard, en février,  $34,7 \pm 8 \%$  des ovaires arrivent au stade 5 (ponte imminente), tandis que chez les plus petites crevettes de cette classe,  $8,7 \pm 3,5 \%$  des ovaires ne sont qu'au stade 1.

Les premières femelles grainées s'observent en février ( $5 \pm 1,8 \%$ ), le maximum se situant en mai ( $68 \pm 2,2 \%$ ) (tabl. 14).

	Classe 0		Classes 1 + 2			
	Nb ex.	% F Gr.	Nb ex.	% F Gr. 1 <sup>re</sup> ponte	Nb ex.	% F Gr. 2 <sup>e</sup> ponte
Octobre			728	$0,7 \pm 0,2$		
Novembre			845	$34,6 \pm 5,2$		
Décembre			432	$63,8 \pm 6,8$		
Janvier	640	0	745	$98,4 \pm 0,5$		
Février	602	$5 \pm 1,8$	6,20	$92,4 \pm 6,5$		
Mars	431	$19 \pm 4,2$	586	$92 \pm 7,5$	327	$8 \pm 0,3$
Avril	428	$50 \pm 4,3$	1 200	$71,6 \pm 5,4$	428	$8,3 \pm 1,7$
Mai	558	$68 \pm 2,9$	945	$45,5 \pm 3,9$	285	$42,5 \pm 4,7$
Juin	568	$47 \pm 4,5$	820	$3,1 \pm 0,8$	468	$60,1 \pm 6,8$
Juillet (début)	415	$28 \pm 3,9$			725	$48,3 \pm 4,3$
— (fin)	357	0			820	
Août					440	$0,4 \pm 0,1$
Septembre					380	$0,5 \pm 0,09$

TABL. 14. — Evolution mensuelle du pourcentage de femelles grainées chez les classes 0 et 1 + 2 d'octobre 1971 à juin 1975 ; en ce qui concerne les classes 1 + 2, les deux pontes saisonnières ont été séparées.

Le stade de développement des œufs sera lent puisqu'ils resteront au stade 1 jusqu'en avril et même pour la majorité jusqu'en mai (tabl. 15). Ce n'est qu'en mai qu'apparaissent les œufs au stade 2 ( $43 \pm 6 \%$ ) et au stade 3 ( $3,9 \pm 2 \%$ ). Puis au cours des mois de juin et de juillet, le processus s'accélère. Les éclosions seront terminées en juillet.

Mois	% d'œufs au st. 1	% d'œufs au st. 2	% d'œufs au st. 3	Nb. ex. observés
Février	100			33
Mars	100			81
Avril	100			214
Mai	$53 \pm 5$	$43 \pm 6$	$3,9 \pm 2$	379
Juin	$20,9 \pm 4,8$	$53 \pm 6$	$25 \pm 5,2$	267
Juillet (début)	0	$82 \pm 6,4$	$17 \pm 6,4$	117
				1 091

TABL. 15. — Evolution embryonnaire des œufs de *P. serratus* (classe 0) ; ponte « printanière » unique durant les années 1972, 1973, 1974, 1975.

Ainsi, cette ponte qui s'étire de la fin de l'hiver au début de l'été, mais avec un maximum bien affirmé en avril, mai et juin, peut être considérée comme une ponte de printemps, au terme de laquelle ces crevettes sont âgées de 12 à 14 mois. Ces résultats infirment les conclusions de SOLLAUD (1923) selon qui les jeunes femelles n'abordent leur premier cycle de reproduction qu'à leur deuxième année. La période d'éclosion des larves qui lui succède de mai à juillet est,

en fait, plus estivale que printanière. A son issue, les crevettes de cette classe 0 deviendront tout naturellement la classe 1.

b) *Secteur de l'île d'Yeu.*

L'évolution est plus précoce et plus rapide qu'à Roscoff. En effet, dès le mois de décembre, plus de 50 % des femelles ont les ovaires répartis entre les stades 2 et 4, en nette avance donc sur les précédentes. En février, 36,3 % sont déjà au stade 5 ; 4,5 % seulement n'étant encore qu'au stade 1.

De manière comparable, et ceci découlant de cela, le pourcentage des femelles ovigères dépasse en février 33 % (contre 4,3 % à Roscoff).

N'ayant pas eu la possibilité de suivre plus loin ces crevettes atlantiques, nous ne pouvons préciser davantage leur cycle de ponte et moins encore celui des éclosions. Mais, compte tenu de ce qui précède, il est permis d'estimer qu'elles devancent de quelques semaines celles de Roscoff, la cause devant en être attribuée à la température, plus élevée dans le golfe (1 à 3° C) que dans la Manche où, durant cette période, elle varie entre 9 et 13° C.

A cet égard, la plasticité de *P. serratus* est en effet assez remarquable. Nous avons pu provoquer, expérimentalement, une précocité nettement plus grande (7 à 12 mois) et des pontes successives chez des crevettes nées en laboratoire en septembre et élevées dans une eau maintenue à 22° C, ceci compte tenu de l'alimentation peut-être plus favorable dans un élevage qu'en milieu naturel.

Mois	Nb ex.	% St. 5	% St. 4	% St. 3	% St. 2	% St. 1
Juillet	260					100
Août	454	0	0	0	9,74 ± 2,8	90,8 ± 2,6
Septembre	651	5,4 ± 1,8	4,02 ± 1,5	8,5 ± 2,2	67,9 ± 3,6	14,9 ± 2,8
Octobre	783	36,9 ± 0,4	15,3 ± 2,6	30,8 ± 3,2	14,9 ± 2,5	1,74 ± 0,9
Novembre	664	68 ± 3,6	18,6 ± 3	11,7 ± 2,5	1,66 ± 1	
Décembre	626	83,5 ± 3	12,2 ± 2,6	3 ± 1,4	2,4 ± 1,2	
Janvier	494	100				
Février	390	100				

TABL. 16. *Evolution des ovaires chez les femelles non grainées (Cl 1+2) (avant la première ponte, c'est-à-dire la ponte hivernale, de septembre 1971 à janvier 1975).*

### 3. Reproduction des classes 1 et 2 du secteur de Roscoff-Carantec.

Si, dans nos recherches sur l'âge, nos mensurations ont mis en évidence l'existence d'une classe 1 et d'une classe 2, elles ne permettent pas, sauf pour les tailles extrêmes, de séparer individuellement les crevettes appartenant à chacune d'elles.

Nous les traiterons donc ensemble et suivrons successivement le cycle annuel :  
 du développement des ovaires chez les femelles ayant libéré leurs larves en juillet-août ;  
 de la durée d'incubation des œufs après la première ponte hivernale ;  
 du développement des ovaires durant cette période ;  
 de la durée d'incubation des œufs après la ponte printanière.

Les données ainsi recueillies devraient nous renseigner sur le cycle reproductif de ces classes.

a) *Evolution des ovaires des femelles non ovigères (tabl. 16, fig. 24).*

Nos observations, étalées de juillet 1971 à février 1975, ont porté sur 4 322 individus.

Sur l'ensemble des tests réalisés, la valeur de  $t$  ne dépasse jamais 2. On peut donc comparer nos observations mensuelles durant les quatre années. A l'exception des rares individus de grande taille (0,4 à 0,5 % du total) porteurs de « graines » en août et septembre dont il sera question ultérieurement, les femelles ont libéré leurs larves vers la mi-juillet. Leurs ovaires sont alors filiformes (stade 1).

Un nouveau développement va s'amorcer au mois d'août ( $9,74 \pm 2,8$  % des ovaires au stade 2). Il sera assez rapide pour que les premiers stades 5 apparaissent en septembre et soient de plus en plus nombreux les mois suivants. Ils atteindront leur maximum en janvier-février. La ponte est alors terminée. Retenons qu'elle s'étale sur six mois, de l'automne à la fin de l'hiver, mais le maximum des émissions se produisant au cœur de l'hiver, on peut la considérer comme une ponte hivernale.

b) *Evolution embryonnaire des œufs* (tabl. 17, fig. 25).

Ces observations, étalées d'octobre 1971 à juin 1975, ont porté sur 2 845 crevettes grainées. Les tests effectués indiquent que l'évolution embryonnaire des œufs s'effectue à des périodes semblables et à des pourcentages comparables. Ceci nous a permis d'établir les moyennes mensuelles et les intervalles de confiance pour chacun des stades embryonnaires durant la période considérée.

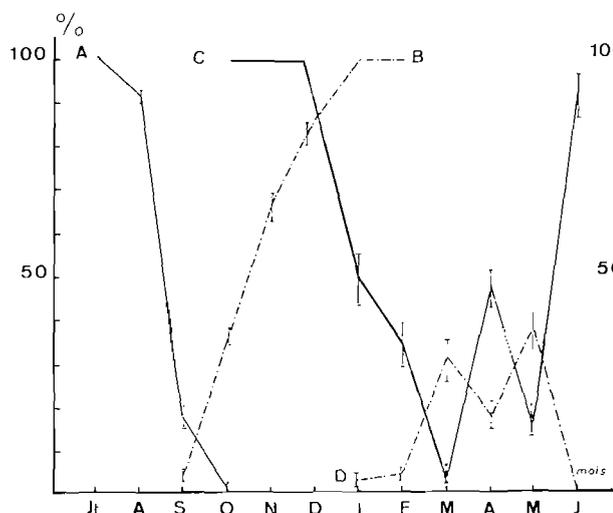


FIG. 24. — Evolution des ovaires avant la ponte hivernale (secteur Roscoff-Carantec) chez les classes 1 et 2; A: ovaires au stade 1; B: ovaires au stade 5; évolution des ovaires chez les femelles ovigères (1<sup>re</sup> ponte); C: ovaires au stade 1; D: ovaires au stade 5.

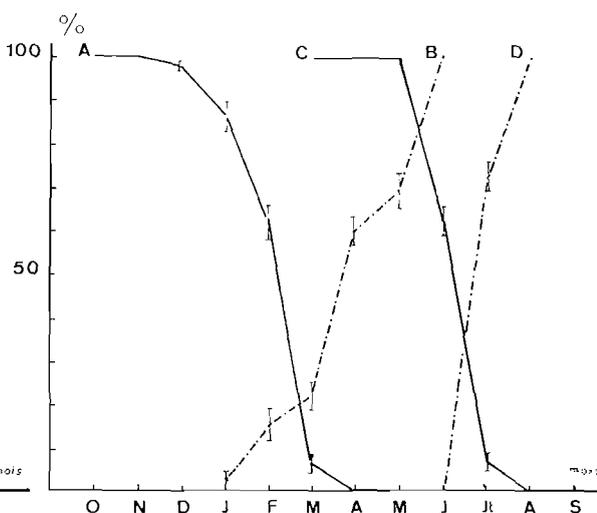


FIG. 25. — Evolution embryonnaire des œufs de *P. serratus* (secteur Roscoff-Carantec) chez les classes 1 et 2; ponte hivernale: A: œufs au stade 1; B: œufs au stade 3 et « cemented »; ponte printanière: C: œufs au stade 1; D: œufs au stade 3 et « cemented »; lignes verticales: intervalles de confiance.

En décembre, alors qu'un pourcentage important de femelles avait pondu, on constate que seulement  $3 \pm 2$  % des œufs sont au stade 2. Puis leur évolution ira en s'accéléralant. Dès février,  $17 \pm 4$  % des œufs sont au stade 3. A partir d'avril, il n'existe plus de stade 1.

Nous avons voulu préciser la durée d'incubation de ces œufs qui semble varier du début à la fin de cette longue période d'évolution. Si l'on considère le temps qui sépare l'apparition des premiers stades 1 (octobre) de celle des premiers stades 3 et femelles « cemented » de février, on estimera cette durée approximativement à quatre mois. Notons que pendant cette période, la température des eaux a varié entre 9 et 11° C.

Nous avons contrôlé cette durée au laboratoire sur dix femelles ayant les ovaires au stade 5, mises en bacs isolés de 1 000 cc, alimentés en eau de mer courante à la température de 9 à 12° C.

L'expérience, commencée fin décembre et terminée à la fin mai, a donné un temps moyen d'incubation de 140 jours (minimum 134 jours, maximum 146 jours), supérieur à notre estimation. Il est probable que les conditions expérimentales ont retardé le déroulement normal des périodes d'intermue.

Mois	I			II				
	% œufs stade 1	% œufs stade 2	% œufs stade 3	Nb crevettes observées Gr.	% œufs stade 1	% œufs stade 2	% œufs stade 3 + « cemented »	Nb crevettes observées Gr.
Octobre	100	0	0	20				
Novembre	100	0	0	255				
Décembre	97 ± 2	3 ± 2	0	296				
Janvier	85 ± 4	14,5 ± 3,8	0	292				
Février	61 ± 4,6	22 ± 4,4	17 ± 4	440				
Mars	6,9 ± 2,6	72 ± 4,6	21,1 ± 4	461	100			25
Avril	0	40 ± 4	60 ± 4	604	100			35
Mai	0	31 ± 4,6	69 ± 4	388	100			120
Juin	0	0	100	89	63,2 ± 3,9	36,7 ± 5,2	0	280
Juillet				Tot. 2 845	dbt. 8,3+2,7 fn 0	19 ± 3,8 0	72,6 ± 4,7 100	370

TABL. 17. — I : Evolution embryonnaire des œufs chez *P. serratus* (classes 1 + 2), provenant de la 1<sup>re</sup> ponte ou ponte hivernale, durant les années 1971-72, 1972-73, 1973-74, 1974-75 ; II : Idem en ce qui concerne la deuxième ponte ou ponte printanière.

Par un calcul semblable pour le temps séparant la dernière apparition de stades 1 (mars) de celle des derniers stades 3 (et femelles « cemented ») à la mi-juin, nous obtenons une durée de deux mois et demi environ ; la température de l'eau ayant varié entre 10 et 13° C.

Les écarts de température, bien que relativement faibles et n'étant sans doute pas le seul facteur d'intervention, expliquent pour une bonne part, selon nous, la différence de durée de l'incubation qui, du début à la fin d'une même période de ponte, peut varier du simple au double.

c) *Evolution des ovaires des femelles ovigères* (tabl. 18, fig. 24).

Après la ponte d'hiver, les femelles sont devenues ovigères. Pendant qu'elles incubent leurs œufs, ainsi que nous venons de le voir, leurs ovaires vont se développer. Les tests de t établis mensuellement sur l'ensemble de la période (janvier 1972 à juin 1975) sont, à une unité près, inférieurs à 2. Ceci démontre le rapport existant dans nos observations mensuelles d'une année

Mois	Nb. ex.	% St. 5	% St. 4	% St. 3	% St. 2	% St. 1
Décembre	296	0	0	0	0	100
Janvier	292	3,4 ± 2,4	3,2 ± 2	16,1 ± 4,3	26,4 ± 5,2	51 ± 6
Février	440	3,9 ± 1,8	12 ± 3,2	12,05 ± 3	36,1 ± 4,6	36 ± 4,6
Mars	461	31 ± 4,8	30,4 ± 4,8	21,05 ± 4,1	12,5 ± 3,4	4,7 ± 2,2
Avril	604	18,5 ± 3,2	11,8 ± 2,6	9,9 ± 2,4	10,8 ± 2,6	48,5 ± 4
Mai	388	38,14 ± 4,8	14,9 ± 3,6	7,7 ± 2,6	20,9 ± 4,1	18,4 ± 3,8
Juin	89	0	0	2,7 ± 1,6	4,5 ± 4,4	92,8 ± 5,4

TABLE. 18. — Cl 1+2 : évolution des ovaires chez les femelles grainées (ponte hivernale ou 1<sup>re</sup> ponte).

sur l'autre. En effet, si en janvier la plupart d'entre elles ont encore leurs glandes en repos (stade 1), un certain nombre évolue vers le stade 5, déjà atteint par une faible minorité (3,4 ± 2,4 %).

Leur développement se poursuit vigoureusement en mars, au point qu'un tiers de l'effectif témoigne d'une ponte prochaine et même en cours.

En avril, un phénomène intéressant se produit qui doit être retenu. Les pourcentages s'inversent. Ceux des stades intermédiaires et du stade 5 ont fortement diminué, tandis que le stade 1, qui était sur le point de disparaître, représente de nouveau presque 50 % de l'ensemble comme si la ponte était sur le point de se terminer.

Toutefois, en mai, la situation se renverse une nouvelle fois à l'avantage des femelles en cours de ponte ou prêtes à pondre. Les chiffres négatifs de juin montrent bien que c'est effectivement en mai que cette ponte a pris fin.

Notre conclusion sera que cette ponte relativement continue passe, à cause de la coupure d'avril, par deux maxima, l'un en mars, l'autre en mai. Les deux phases de cette ponte de printemps ne sont pas accidentelles. Elles traduisent le mélange des classes 1 et 2 qui, pour les raisons indiquées plus haut, n'ont pu être étudiées séparément.

Les œufs issus de cette ponte sont, en mai, au stade 1 ; leur évolution sera rapide en juin et ils seront tous au stade 3 terminal à la fin de juillet (tableau 17-II).

De même que pour la ponte d'hiver, le temps d'incubation des œufs de la ponte de printemps varie dans de notables proportions suivant qu'ils ont été émis au début ou à la fin de la période. Comme précédemment, nous avons contrôlé au laboratoire ce temps d'incubation pour dix femelles ayant pondu à la mi-mai, mises dans des bacs alimentés en eau courante dont la température a varié entre 13°5 et 14°5 C.

La durée moyenne d'incubation a été de 47,7 jours (minimum 46 jours, maximum 50 jours), l'apparition des taches oculaires survenant au 27<sup>e</sup> jour.

Ce temps nettement moindre que le plus court vérifié pour la ponte d'hiver confirme bien le rapport existant entre la température et la durée de l'incubation.

d) *Variations du pourcentage des femelles ovigères en fonction des périodes de ponte et d'incubation* (fig. 26).

Nous avons porté en graphique les pourcentages mensuels des femelles ovigères de Roscoff-Carantec. Les polygones de variation obtenus révèlent que la ponte d'hiver concerne un nombre de crevettes nettement plus important que la ponte de printemps.

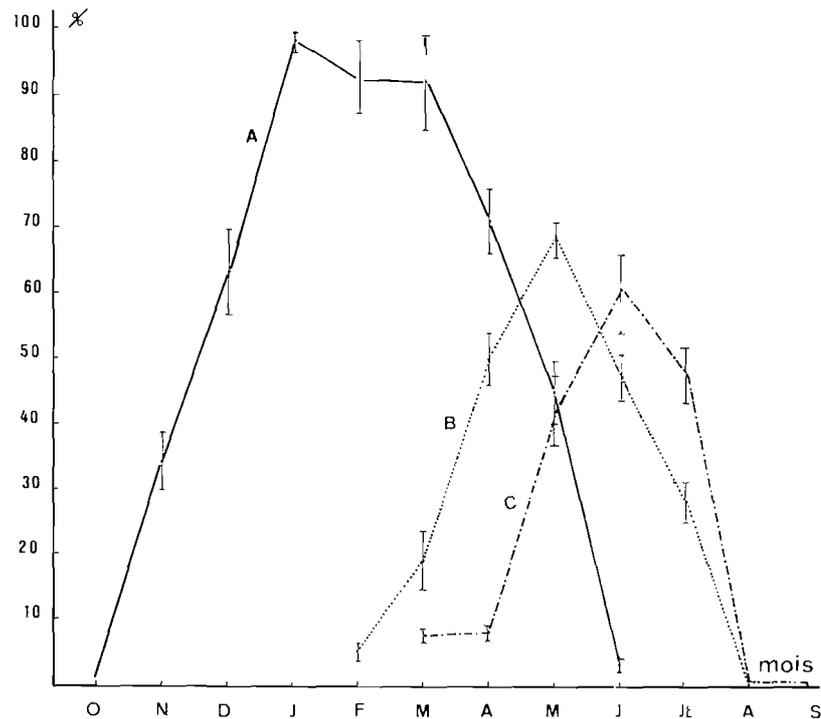


FIG. 26. — *Evolution mensuelle du pourcentage de femelles ovigères*; A: classes d'âge 1 et 2, ponte hivernale; B: idem, ponte printanière; d'août à septembre, ponte estivale; C: classe 0; lignes verticales: intervalles de confiance.

Cette différence doit être attribuée à deux causes :

toutes les crevettes n'effectuent pas de seconde ponte, notamment celles des plus petites tailles (vraisemblablement les moins âgées de la classe 1). En effet, chez 40 % des femelles incubantes (ponte d'hiver), les ovaires n'évoluent pas ;

à la mortalité qui, après la période hivernale, ne manque pas de frapper un certain nombre de crevettes de la classe 2 qui sont alors âgées de plus de deux ans et demi, c'est-à-dire non loin du terme de leur existence qui, à quelques exceptions près, ne dépasse pas trois années.

Ces exceptions apparaissent d'ailleurs sur le graphique, en août et septembre, pour une troisième ponte annuelle, d'été, que nous considérons comme négligeable car elle n'affecte que les quelques 0,4 à 0,5 % de femelles survivant à cette troisième année. Nous devons signaler que DESBROSSES (1951) estimait que cette troisième ponte était normale sur le littoral atlantique.

Ayant mis en évidence la particulière sensibilité de *P. serratus* à l'action de la température qui, suivant qu'elle est basse ou plus élevée, ralentit ou accélère le déroulement de la ponte et de l'incubation au sein d'une même population, nous ne serons pas surpris des différences qui peuvent exister entre cette population de Roscoff et celles, plus septentrionales, des eaux britanniques.

Ainsi, le début de la ponte d'octobre-novembre à Roscoff est en avance d'un bon mois sur celui de Plymouth où FORSTER (1951) ne l'observe qu'en décembre.

L'écart est encore plus important avec le Pays de Galles où COLE (1958) ne le signale qu'en mai.

De même, les premières femelles « cemented » que l'on trouve dès janvier à Roscoff n'apparaissent qu'à partir de février à Plymouth et seulement à la fin de mai en mer d'Irlande.

A contrario, le temps d'incubation, qui est de quatre mois et demi pour la Manche aussi bien à Plymouth qu'à Roscoff, se réduit à trois mois en mer d'Irlande.

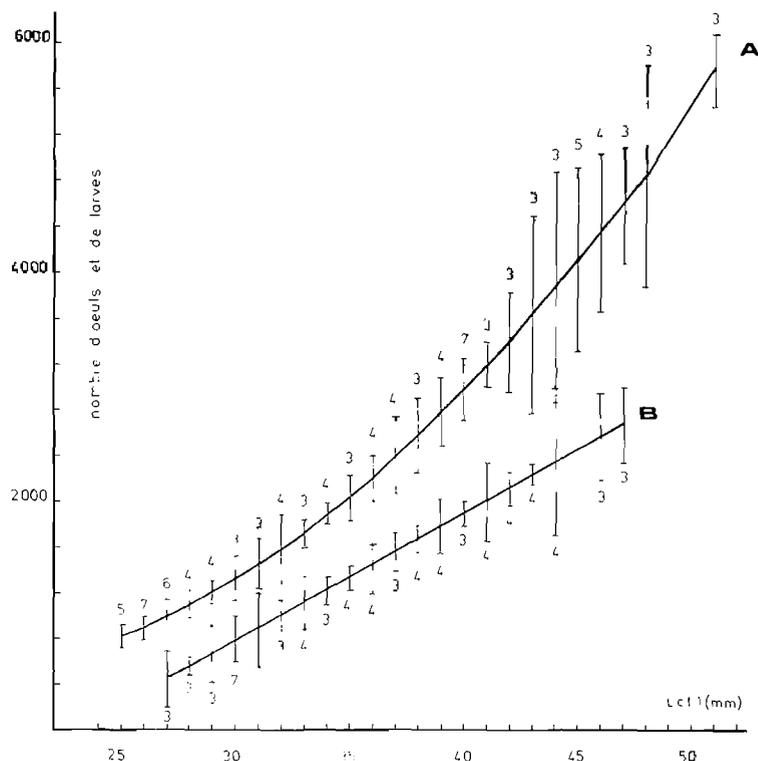


FIG. 27. — Evolution du nombre d'œufs (A) et de larves (B) en fonction de la longueur du céphalothorax ; traits verticaux : intervalles de confiance pour chaque longueur ; les chiffres indiquent le nombre d'individus ayant servi à déterminer les moyennes.

Mais la contradiction n'est qu'apparente. En effet, la ponte ne pouvant se produire en hiver sur les côtes du Pays de Galles, en raison des températures trop basses, est retardée jusqu'au printemps. Or, à ce moment-là, les eaux de la mer d'Irlande sont plus chaudes que celles de la Manche en hiver.

Il en résulte aussi que cette ponte est moins étendue dans le temps (avril-juin). De plus, selon COLE, elle est rarement suivie d'une seconde ponte annuelle, alors que les crevettes des classes 1 et 2 de la Manche pondent en majorité une deuxième fois.

e) Rapport entre la taille du céphalothorax (Lct1), le nombre d'œufs et le nombre de larves émises (fig. 27).

Nous avons établi ce rapport en comptant, d'une part, les œufs au stade 1 de leur développement embryonnaire chez 98 crevettes dont le Lct1 était compris entre 25 et 51 mm et, d'autre part, les larves au moment de l'éclosion chez 70 femelles récemment capturées dont le Lct1 variait de 27 à 46 mm. La représentation graphique montre que les points s'alignent suivant une courbe de type  $Y = a \cdot X^b$  pour le nombre d'œufs et une courbe de type  $Y = ax + b$  pour le nombre de larves.

Les équations sont les suivantes :

$$\begin{aligned} \text{nombre d'œufs} &= 0,1185 \text{ Lct } l^{2,7474} \text{ avec } r = 0,947 \\ \text{nombre de larves} &= 110,6 \text{ Lct } l - 2517,6 \text{ avec } r = 0,890 \end{aligned}$$

Il apparaît (fig. 27) que le nombre moyen des œufs passe de 800 pour un Lct l de 25 mm à 5 800 pour un Lct l de 51 mm. Le nombre moyen de larves émises passe de 468 pour un Lct l de 27 mm à 2 360 pour un Lct l de 46 mm. On remarque ainsi que :

le nombre d'œufs et de larves croît avec l'âge des sujets ;

en captivité, tous les œufs n'éclosent pas ; le déchet augmentant avec l'âge des crevettes, la pente de la droite représentative du nombre de larves tend à diminuer par rapport à celle des œufs. Ces différences peuvent être attribuées aux conditions expérimentales ;

par rapport à une même longueur de céphalothorax, des écarts importants peuvent exister tant pour le nombre d'œufs que pour le nombre de larves.

Nos chiffres diffèrent de ceux que REEVE (1970) a obtenus à Conway. Pour un Lct l de 27 mm, 1 300 œufs sont dénombrés par cet auteur, contre  $1\,000 \pm 140$  par nous-mêmes. Curieusement, nos chiffres varient en sens inverse lorsqu'il s'agit de larves. Pour un Lct l de 40 mm, REEVE indique 900, nous-mêmes  $1\,880 \pm 90$ . Il est probable que REEVE n'a pu séparer assez tôt les larves de leurs mères au moment de l'éclosion et que celles-ci les ont dévorées, le cannibalisme n'étant pas rare en de telles circonstances.

#### 4. Résumé et conclusion.

Des longues séries d'analyses auxquelles nous avons procédé ont été dégagées et précisées, un certain nombre de notions qu'il nous paraît utile de résumer ci-dessous.

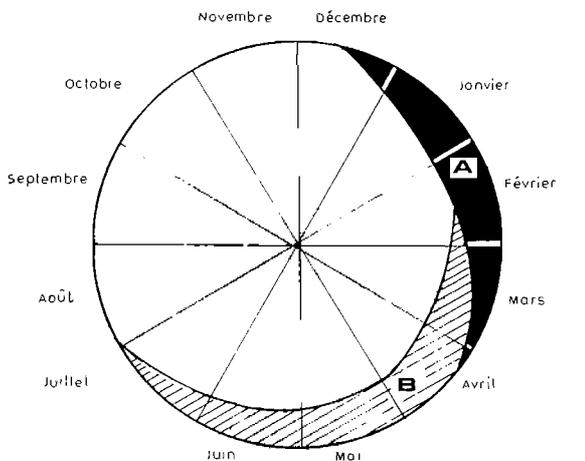


FIG. 28. — Cycle de la reproduction chez la classe 0 ; A : évolution dans le temps des ovaires ; B : idem en ce qui concerne les femelles grainées.

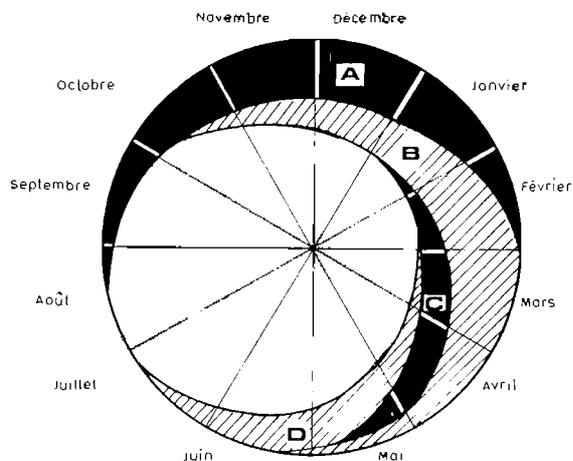


FIG. 29. — Cycle reproductif chez les classes 1 et 2 ; A : période d'évolution des ovaires chez les femelles non grainées ; B : apparition des femelles grainées (1<sup>re</sup> ponte) ; C : évolution dans le temps des ovaires des femelles grainées (2<sup>e</sup> ponte) ; la maturité sexuelle étant plus rapide chez les femelles les plus âgées, il s'en suit que la représentation sur cette figure des classes 1 et 2 entraîne un étalement des périodes d'ovogénèse et de ponte.

a) Les crevettes de la classe 0 du secteur de Roscoff, issues des pontes hivernales des classes 1 et 2, débutent leur ovogénèse à partir du 9<sup>e</sup> mois et commencent leurs pontes à partir du 11<sup>e</sup> mois. Elles libèrent leurs larves alors qu'elles ont dépassé leur première année, devenant tout naturellement la classe 1. La longue période de ponte, dont le maximum se situe au printemps, s'étire durant près de six mois. La figure 28 montre le cycle de la reproduction chez cette classe.

Cette ponte est plus précoce de quelques semaines dans le golfe de Gascogne.

b) *Les crevettes des classes 1 et 2*, qui sont respectivement dans leur deuxième et leur troisième année, se livrent à deux pontes annuelles : la première, de l'automne au printemps avec un maximum en hiver, à laquelle participe l'ensemble des crevettes de ces deux contingents ; la seconde, de la fin de l'hiver au début de l'été, avec un maximum au printemps. Moins importante que la première, elle ne concerne que 60 % environ des effectifs et se trouve en outre affectée par la mortalité qui frappe les plus âgées des crevettes.

Une troisième ponte d'été, pour ainsi dire résiduelle, est le fait des rares individus survivant à leur troisième année.

Ces pontes se succèdent avec une relative continuité, les ovaires se développant corrélativement avec les œufs portés par les femelles ovigères (fig. 29).

c) *L'incubation des œufs est d'une durée variable* suivant la saison. Elle peut être de quatre mois en hiver et de deux mois à la fin du printemps. Comme la ponte, mais de manière plus sensible, elle est en rapport direct avec les variations de la température.

d) *L'influence de ce facteur est évidente* dans le milieu naturel. Elle l'est davantage encore dans les expériences que nous avons faites pour contrôler son importance. Nous avons démontré qu'avec une eau à 22° C on pouvait avancer la maturité des jeunes de deux à trois mois et provoquer deux à trois pontes avant l'âge d'un an. De même, la période d'incubation pouvait être abaissée à 28 jours.

e) Enfin, il a été établi que la fécondité de *P. serratus* est relativement faible surtout s'il est tenu compte du nombre important d'œufs qui n'éclosent pas.

### **Résumé et conclusions générales.**

Au cours de plusieurs années d'investigations dans les secteurs de Roscoff-Carantec d'une part, et de l'île d'Yeu d'autre part, nous avons abordé différents problèmes concernant la pêche et la biologie de la crevette rose *Palaemon serratus* (PENNANT).

1. Si la répartition de cette crevette est vaste (Irlande, Pays de Galles, côtes atlantiques françaises, espagnoles et marocaines, bassin méditerranéen), elle ne signifie pas pour autant que l'espèce peuple de la même façon les aires qu'elle colonise. Il ressort de l'analyse des apports des pêcheurs qu'en France les secteurs les plus favorables à son plein épanouissement se situent dans le sud Finistère et en Vendée, notamment au niveau des zones influencées par les apports d'eau douce.

D'une façon générale, la pêche se pratique à l'aide de navires de tonnage inférieur à 10 tx et durant des périodes bien précises : printemps, été dans le nord Finistère ; décembre à mars dans le golfe de Gascogne. Le casier est l'engin de pêche traditionnellement utilisé.

L'examen des tonnages débarqués montre des fluctuations relativement importantes : 204 t en 1964 à 667 t en 1966.

Nous avons recherché les causes de telles variations.

L'hypothèse d'une surexploitation des fonds a été envisagée. En effet, au fil des années, le nombre de bateaux pratiquant cette pêche a augmenté régulièrement, et par voie de conséquence le nombre de casiers. Ceci s'observe bien pour les ports des Sables-d'Olonne et de Concarneau. Cependant, l'allure en dents de scie des histogrammes des débarquements annuels et la variation de la prise par unité d'effort (P.U.E.) d'un quartier à un autre pour une même saison de pêche nous amène à rechercher d'autres causes.

Il semble que les fluctuations hydrologiques et météorologiques plus ou moins favorables à la vie de ce crustacé interviennent de manière sensible sur la pêche. La baisse des apports de 1965 a certainement pour origine l'hiver rigoureux de 1962-63. En effet, durant cette saison, les eaux atlantiques sont définies par leur caractère nettement plus froid que la moyenne. Or, nous savons :

que la période d'incubation des œufs de *P. serratus* est principalement hivernale ;

que l'augmentation de la température de l'eau influe directement sur le temps d'incubation des œufs ;

que le développement des ovaires préparant la deuxième ponte est corrélatif de celui des œufs en incubation.

On est donc amené à penser que, durant l'hiver 1962-1963, la durée d'incubation des œufs a été prolongée au-delà de quatre mois habituels, empêchant par là-même une évolution des ovaires, et donc de la deuxième ponte.

Il est aussi possible que les larves écloses n'aient pu résister aux températures particulièrement basses.

En outre, la chaîne trophique a pu être interrompue ou fortement réduite du fait des températures défavorables interférant ainsi sur l'alimentation des larves.

Autre possibilité : les captures peuvent diminuer même lorsque les conditions thermiques sont normales, car l'état de la mer intervient sur les pêches. Le casier étant un engin passif, les meilleures prises s'effectuent lorsque la mer est houleuse et les eaux turbides. La pêche ne se pratiquant que durant quatre mois par an au maximum, on est à même de comprendre que certains hivers non venteux ou peu pluvieux agissent sur le comportement des crevettes et, par voie de conséquence, sur la pêche.

D'autres arguments plaident en faveur d'une non-surexploitation du stock. Du fait de la sélectivité des casiers, le contingent de la première année échappe à la pêche ; n'en sont affectés que les crustacés de deux et trois ans. De plus, seules les femelles grainées de la première ponte sont soumises à l'effort de pêche, du fait de la courte saison de pêche.

Enfin, les marquages effectués dans le secteur de l'île d'Yeu nous ont montré que si le coefficient de mortalité est relativement élevé ( $Z = 10,4\%$ ), la densité des populations au mètre carré ne varie guère, du début à la fin de la campagne, l'arrivée massive de crevettes provenant des secteurs au relief accidenté du plateau de Guérande compensant largement la ponction effectuée par l'effort de pêche.

Ces données autorisent à penser que, du moins dans le secteur de l'île d'Yeu, le stock de *P. serratus* n'est pas actuellement surexploité ; cela ne veut pas dire pour autant que l'effort de pêche puisse être développé sans risques si l'on se rappelle qu'il porte sur 80 % des femelles incubantes, lesquelles ne produisent qu'un nombre peu élevé de larves (de 400 à 2 400). Chez d'autres crustacés à croissance lente (langoustes, homards), l'exploitation systématique a souvent gravement endommagé le stock. Des mesures de protection ont donc été nécessaires (créations de réserves, immersion d'adultes et de jeunes homards produits en écloserie). Au contraire, il semble que *P. serratus* soit une des rares espèces de crustacés dont les conditions de pêche et la croissance relativement rapide permettent de sauvegarder le stock. Des opérations de marquage devraient être effectuées dans d'autres zones, en particulier au Croisic, Saint-Nazaire, La Cotinière. Cela permettrait d'avoir une idée plus générale de la composition des populations, de l'effort de pêche auquel elles sont soumises, de leurs déplacements et de leurs répartitions bathymétriques.

2. Au cours des nombreuses pêches mensuelles, plus particulièrement dans le secteur de Roscoff-Carantec, il est apparu que le sex-ratio était à l'avantage des femelles, et ce, dans de notables proportions. Ce fait a particulièrement attiré notre attention, d'autant plus que dans des élevages effectués sur un grand nombre de postlarves ce sex-ratio était voisin de 50 %.

Pour expliquer de telles différences, nous avons émis plusieurs hypothèses. Elles peuvent être d'ordre technique (l'espacement des lattes des casiers laissant échapper plus facilement les mâles, dont on sait qu'ils sont moins grands que les femelles), ou bien dépendre des problèmes tenant à la physiologie et l'éthologie du crustacé. Ont été envisagées, dans ce cas, les hypothèses suivantes :

hermaphrodisme protérandrique et dégénérescence de la glande de mue chez les mâles, entraînant une durée de vie inférieure ;

pouvoir attractif de l'appât supérieur pour les femelles ;

sex-ratio à l'avantage des femelles dans la nature ;

répartition bathymétrique différente en fonction de l'âge et du sexe, en relation avec la régulation osmotique, la température et les besoins alimentaires.

De toutes les hypothèses avancées, seule la première a été infirmée ; la dernière est la plus plausible, du moins pour les crevettes âgées de plus d'un an. Aucune explication n'a

cependant pu être retenue pour expliquer la dominance des femelles de la classe 0 pêchées à l'aide de casiers non sélectifs. Des essais devraient être poursuivis au laboratoire pour rechercher les facteurs susceptibles d'interférer sur le taux de masculinisation.

3. Dans leur comportement naturel, les jeunes de six à douze mois se tiennent par faibles fonds, notamment sur les herbiers à Posidonies. Les individus les plus âgés, plus particulièrement les femelles, se rencontrent en profondeur en hiver. Ceci peut être en relation avec l'état physiologique, les femelles recherchant en effet les conditions les plus favorables à leur activité, notamment une eau moins froide pour l'incubation de leurs œufs, et une nourriture plus appropriée pour leur alimentation.

Dans un diagramme représentatif des déplacements relatifs de *P. serratus* à l'île d'Yeu en fonction des saisons, il apparaît que vers le mois de novembre les adultes quittent les secteurs rocheux du plateau de Guérande pour les zones sableuses à *Nephtys cirrosa* et *Ophelia borealis*.

A partir du mois d'avril, la remontée des crevettes vers les zones moins profondes et accidentées est probable, mais l'arrêt de la pêche n'a pas permis de le vérifier. Toutefois, en été, certains artisans capturent de beaux spécimens par faibles fonds, ce qui confirme notre hypothèse, d'autant plus que nous savons *Palaemon serratus* capable d'effectuer d'importants déplacements (huit à douze milles en moins de quatre jours).

4. L'étude du développement des ovaires a permis de suivre leur évolution pour chaque classe d'âge. Dans le milieu naturel, l'ovogénèse débute chez des femelles n'ayant pas encore atteint leur première année ; la première ponte intervient à un an environ et les éclosions se produisent durant le début de l'été.

Les femelles ayant plus d'un an pondent en général deux fois ; cette période de ponte s'étale de l'hiver au printemps, les éclosions étant printanières et estivales. Une troisième ponte tardive peut intervenir en août-septembre chez les spécimens les plus âgés.

Le nombre de pontes annuelles augmente donc avec l'âge des animaux, pouvant passer de un à trois au maximum. Ce phénomène est en relation avec la température : en Irlande et au Pays de Galles où les eaux sont froides, une seule ponte se produit chaque année. Dans nos secteurs relativement plus chauds, deux pontes interviennent durant la même période. Par ailleurs, chez des animaux en élevage maintenus à 20° C, la ponte débute au septième mois et se poursuit régulièrement tous les 25-30 jours. On arrive, par cette accélération du processus de l'ovogénèse, à un nombre de six à sept pontes pour des crevettes âgées de 21 mois. Dans ce cas, le nombre d'œufs produits est inférieur à celui des animaux de même taille dans le milieu naturel.

L'augmentation de la température aurait pour effet d'empêcher l'hormone inhibitrice de la vitellogénèse (V.I.H.) d'agir normalement. Il reste donc à déterminer comment s'effectue la régulation entre la V.I.H. et l'hormone de croissance.

Notons que la mue est indispensable pour que l'accouplement et la ponte d'œufs viables intervienne, contrairement à ce qui se passe chez d'autres crustacés, tels les langoustes.

En moyenne, *P. serratus* pond de 900 à 5 000 œufs par ponte pour des longueurs de céphalothorax comprises entre 25 et 48 mm. Le nombre de larves qui en provient est réduit de presque de moitié.

5. Les observations biométriques que nous avons effectuées montrent que la longueur du céphalothorax (de la pointe du rostre au bord postérieur du céphalothorax) est plus importante, pour un poids donné, chez les mâles que chez les femelles. C'est là un caractère sexuel secondaire qui s'affirme nettement chez les adultes ; l'analyse mathématique des résultats indique que ce caractère se rencontre très tôt chez les juvéniles. L'évolution du rapport entre la longueur du céphalothorax (Lct 1) telle que nous l'avons définie et la longueur comprise entre l'espace interorbitaire et le bord postérieur du céphalothorax indique qu'en fait c'est le rostre qui s'accroît plus rapidement chez les mâles.

Deux méthodes ont été utilisées pour déterminer la croissance de *Palaemon serratus* : celle de Petersen et celle de Harding. Les lots provenaient de crevettes capturées dans le secteur de Roscoff-Carantec. Par ailleurs, la croissance des postlarves en captivité, dans des conditions les plus voisines de celles du milieu naturel, a été suivie chez les mâles comme chez les femelles.

Ceci nous a permis de mieux préciser le type de croissance pour chacun des sexes et de définir les périodes à croissance maximale.

La croissance pondérale des femelles est nettement supérieure à celle des mâles, dans des proportions importantes, puisque les plus gros mâles capturés n'ont jamais dépassé 7 g, tandis que les plus grosses femelles pêchées ont atteint 15 g. Nos élevages montrent que la croissance, maximale de mars à novembre, est ralentie durant la saison froide (hiver au sens large). Les expressions mathématiques de la croissance globale sont les suivantes :

$$\begin{aligned} \text{mâles} &: \text{Lct } l = 45,5209 [1 - e^{-0,660(t + 0,3707)}] \\ \text{femelles} &: \text{Lct } l = 56,4361 [1 - e^{-0,5452(t + 0,2030)}] \end{aligned}$$

La réduction marquée de la croissance pondérale des mâles par rapport aux femelles ne peut être attribuée à une diminution du nombre de mues, pas plus qu'à une différence du taux d'ingestion des aliments. Il est probable que c'est au niveau hormonal qu'il faudra orienter nos investigations.

Nos résultats sur les tailles atteintes par les mâles et les femelles à l'accomplissement de chaque année sont proches de ceux observés par FORSTER (1951) à Plymouth ; ils diffèrent de ceux de NOUVEL VAN RYSELBERGE (1937) à Roscoff et de COLE (1958) au Pays de Galles.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (J.A.), 1960. — On the biology of *Crangon allmani* Kinah in Northumberland waters. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **39** : 481-508.
- 1962. — Observations on *Spirontocaris* from Northumberland waters. — *Crustaceana*, **3** : 227-238.
- 1965. — Observation on the biology of *Pandalina brevirostris* (RATHKE) (Decapoda, Crustacea). — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **45** : 291-304.
- BAZIN (F.), 1976. — Mise en évidence des caractères cytologiques des glandes stéroïdogènes dans les glandes mandibulaires et les glandes Y du crabe *Carcinus maenas* L. normal et épédonculé. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **282**, D : 739-741.
- BERREUR-BONNENFANT (J.) et CHARNIAUX-COTTON (H.), 1965. — Hermaphroditisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette *Pandalus borealis* KRÖYER. — *Bull. Soc. zool. France*, **90** : 243-259.
- BERREUR (P.), 1965. — Etude expérimentale de l'action de l'hormone de mue sur l'évolution des acides nucléiques au cours de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* (MEIG) Insecte, Diptère. — *Arch. Zool. exp. gén. Not. et Rev.*, **106** : 531-624.
- BOURDON (R.), 1968. — Inventaire de la faune marine de Roscoff (Décapodes, Stomatopodes). — Ed. Stat. biol. Roscoff ; 1-45.
- CHARNIAUX-COTTON (H.), 1958. — La glande androgène de quelques crustacés décapodes et particulièrement de *Lysmata seticaudata*, espèce à hermaphroditisme protérandrique fonctionnel. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **246** : 2814-2817.
- 1959. — Masculinisation des femelles de la crevette à hermaphroditisme protérandrique *Lysmata seticaudata* par greffes de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphroditisme chez les Décapodes. Note préliminaire. — *C.R. hebdomadaire Acad. Sci. Paris*, **250** : 4046-4048.
- CHASSARD-BOUCHAUD (C.) et HUBERT (M.), 1975. — Sur l'existence de vésicules et réticulum endoplasmique lisse dans l'organe Y de *Carcinus maenas* L., Crustacé Décapode. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **281**, D : 807-810.
- COLE (H.A.), 1958. — Notes on the biology of the common prawn *Palaemon serratus* (PENNANT). — *Fish. Invest.*, ser. II, 22 (5) : 1-22.
- COLE (H.A.) et MISTAKIDIS (M.N.), 1953. — Advice for quick and accurate measurement of carapace length in prawn and shrimp. — *Cons. int. Explor. Mer. J. Cons.*, **19** (1) : 77-79.
- COSTELLO (T.J.), 1964. — Field techniques for staining recapture experiments with commercial shrimp. — *U.S. Fish and Wildlife Service, Sp. Scientific Report Fisheries*, n° 484.

- COSTELLO (T.J.) et ALLEN (D.M.), 1965. — Migrations and geographic distributions of pink shrimp *Penaeus duorarum* of the Tortugas and Sanibel grounds, Florida. — *Fish. Bull.*, **2** : 449-459.
- 1968. — Mortality rates in populations of pink shrimp *Penaeus duorarum* on the Sanibel and Tortugas grounds, Florida. — *Ibid.*, **66** (3) : 491-502.
- DAWSON (C.E.), 1957. — Studies on the marking of commercial shrimp with biological stains. Specific Report. Fisheries n° 231. — *Fish and Wildlife Service*.
- DESBROSSES (P.), 1951. — Les crevettes roses. — *Bull. Inform. et Doc. Off. Pêches marit.*, Sér. B, n.s., n° 39.
- ECHALIER (G.), 1954. — Recherches expérimentales sur le rôle de l'organe Y dans la mue de *Carcinus maenas* L. (Crustacé Décapode). — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **238** : 523-525.
- 1955. — Rôle de l'organe Y dans le déterminisme de la mue des Carcinidés (*Carcinus maenas* L.) (Crustacé Décapode) : expériences d'implantation. — *Ibid.*, **240** : 1581-1583.
- 1956. — Effets de l'ablation et de la greffe de l'organe Y sur la mue de *Carcinus maenas* (L.) (Crustacé Décapode). — *Annls. Sci. Nat. Sér. 12, Zool.*, **1** : 1111-1113.
- 1959. — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue chez *Carcinus maenas* (L.) (Crustacé Décapode). — *Ibid.*, **1** : 1-59.
- FAURE (L.), 1959. — Variation de la température et de la salinité de l'eau de mer aux environs de Roscoff. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (2) : 153-160.
- FORSTER (G.R.), 1951. — The biology of the common prawn *Palaemon serratus* (PENNANT). — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **30** (2) : 333-360.
- 1959. — The biology of the common prawn *Leander serratus* (PENNANT). — *Ibid.*, **36** (3) : 621-627.
- FRÉCHETTE (J.) et CORRIVAUT (G.W.), 1971. — Hermaphrodisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés, *Argis dentata* RATHBUN. — *Naturaliste can.*, **97** : 805-822.
- GLÉMAREC (M.), 1969. — Les peuplements benthiques du plateau continental nord Gascogne. — Thèse Paris Ed. Fac. Sc. Brest.
- HARDING (J.P.), 1949. — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **28** : 141-153.
- HOFFMAN (D.L.), 1969. — The developments of the androgenic glands of a protandric shrimp. — *Nature*, **218** : 170-172.
- KURC (G.), 1964. — Hydrologie et pêche de la sardine dans le golfe de Gascogne en 1963. — *Cons. Int. Explor. Mer*, n° 32, 6 p.
- KURC (G.), FAURE (L.) et LAURENT (T.), 1965. — La pêche des crevettes au chalut et les problèmes de sélectivité. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (2) : 137-161.
- LAMOTTE (M.) et BOURLIÈRE (F.), 1971. — L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. — MASSON et Cie, Edit.
- LLOYD (A.J.) et YONGE (C.M.), 1947. — The biology of *Crangon vulgaris* in the Bristol Channel and Severn Estuary. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **26** (4) : 626-661.
- MAYRAT (A.), 1959. — Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons ; application à la carapace de *Penaeus kerathurus* (FORSKAL). — *Bull. I.F.A.N.*, XXI, Sér. A (1) : 21-59.
- NEAL (R.A.), 1969. — Methods of marking shrimp. FAO. Fish. report, **57** (3) : 1149-1165.
- NOUVEL (L.), 1934. — Observations statistiques et biométriques sur *Leander serratus* (PENNANT) et *Lysmata seticaudata* (Risso). — *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 642, 8 p.
- NOUVEL VAN RYSELBERGE (L.), 1937. — Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les crustacés Natantia. — *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, **6** : 9-161.
- NOUVEL (H.) et NOUVEL (L.), 1937. — Recherches sur l'accouplement et la ponte chez les crustacés décapodes Natantia. — *Bull. Soc. Zool. de France*, **62** : 208-221.
- PANNIKAR (N.K.), 1941. — Osmorégulation in some palaemonid prawns. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **25** : 317-360.
- PANOUSE (J.B.), 1946. — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la crevette *Leander serratus*. — *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, **23** : 65-147.
- PHILLIPS (G.), 1971. — Incubation of the English prawn *Palaemon serratus*. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **51** : 43-48.
- PIKE (R.B.), 1954. — Notes on the growth and biology of the prawn *Spiontoctaris lilljeborgii* (DANIELSEN). — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **33** : 739-747.
- POSTEL (E.), 1973. — Théorie des pêches. U.E.R. des Sci. biol. Université de Rennes, fasc. 1.
- REGNAULT (M.), 1977. — Etude de la croissance chez la crevette *Crangon crangon* d'après les variations quantitatives de ses acides nucléiques. Influence de l'alimentation. Thèse de Doct. d'Etat. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris-6, 183 p.
- ROULE (L.), 1919. — Sur les premières phases du développement embryonnaire chez *Palaemon serratus* LATREILLE. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **168** : 1059-1060.
- RICHARD (P.), 1974. — Contribution à l'étude du développement larvaire et de l'organogénèse chez *Palaemon serratus* et du métabolisme des acides aminés libres chez cette espèce et chez *Penaeus kerathurus*. — Université d'Aix-Marseille, 139 p.

- SOLLAUD (E.), 1923. — Le développement larvaire des Palaemoninae. — *Bull. biol. Fr. belg.*, **57** : 509-603.
- 1912. — Les métamorphoses du bouquet *Leander serratus* PENNANT. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **154** : 664-666.
- 1916. — Recherches sur la bionomie des Palémonidés des côtes de France. — Recueil du Fonds Bonaparte, n° 1 : 69-70.
- 1923. — Recherches sur l'embryogénie des crustacés décapodes de la sous-famille des Palaemonidae. — Thèse Doc. Fac. Sci. Paris, 234 p.
- SPAARGAREN (H.D.), 1972. — Osmorégulation in the prawns *Palaemon serratus* and *Lysmata seticaudata* from the bay of Naples. — *Neth. J. of Sea Research*, **5** (4) : 416-436.
- TOUIR (A.), 1977. — Données nouvelles concernant l'endocrinologie sexuelle des Crustacés Décapodes Natantia hermaphrodites et gonochoriques. Maintien des gonies et évolution des gamétogénèses *in vivo* et *in vitro*. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **284**, Sér. D : 2515-2518.
- VERNET (G.), BRESSAC (C.) et TRILLES (J.P.), 1978. — Quelques données récentes sur l'organe Y (glande de mue) des Crustacés Décapodes. — *Arch. Zool. Exp. et Gen.*, **119** (1) : 201-226.
- VON BERTALANFFY (L.), 1938. — A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws). — *Hum. Biol.*, **10** (2) : 181-213.
- WALFORD (L.A.), 1946. — A new graphic method of describing the growth of animals. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **90** : 141-147.
- WENNER (A.), 1972. — Sex-ratio as a function of size in marine crustacea. — *The American Naturalist*, **106** (949) : 321-350.