

*Découvrez un ensemble de documents, scientifiques ou techniques,  
dans la base Archimer : <http://www.ifremer.fr/docelec/>*

UNIVERSITE DE RENNES I  
FACULTE DES SCIENCES

**THESE**

Pour l'obtention du grade de DOCTEUR

Présentée par **Guénaëlle WILHELM** en 1995

**Contribution a l'étude de l'étrille  
Necora puber dans le Mor-Braz :  
données halieutiques, biologiques et  
pathologiques**

<b>INTRODUCTION</b>	1
<b>1. PRESENTATION DU MOR-BRAZ</b>	
1.1. Introduction	30
1.2. La nature des fonds	32
1.3. Courantologie	
1.3.2. Le rôle du vent	
1.4. Caractères physico-chimiques	35
1.4.1. La salinité	
1.4.2. La température	
<b>2. PECHE DE L'ETRILLE ET EVALUATION DE LA PRODUCTION</b>	
2.1. Introduction	42
2.2. La flottille et les hommes de 1970 à 1988	43
2.3. Les zones de pêche	45
2.4. Le calendrier des pêches	45
2.5. La technique de pêche	46
2.5.1. Les casiers et les filières	
2.5.2. Les appâts	
2.5.3. Le travail en mer	
2.6. L'évaluation de la production	49
2.6.1. L'enquête auprès des mareyeurs	
2.6.2. L'enquête auprès des chauffeurs de camion	
2.6.3. L'enquête auprès des pêcheurs	
2.6.4. L'évaluation par la méthode de l'échantillonnage stratifié	
2.6.5. Test sur la fiabilité de nos résultats à partir de chiffres "exacts" de production	
2.6.6. Le taux de rejet	
2.7. Evolution du tonnage d'étrilles dans différents quartiers	59

### **3. PRINCIPALES ETAPES DE LA VIE DE L'ÉTRILLE**

3.1. Méthodes d'échantillonnage dans le MOR-BRAZ	65
3.2. Reproduction	68
3.2.1. Sex-ratio	69
3.2.2. Evolution des ovocytes	70
3.2.3. Variation saisonnière du rapport gonado-somatique	76
3.2.4. Les zones de frayères	79
3.2.5. Détermination de la taille de première maturité	80
3.2.6. La fécondité individuelle	87
3.2.7. Evolution de la couleur et du développement des oeufs	90
3.2.8. Détermination de la durée de développement des oeufs d'après l'équation de Bélehràdek	96
3.3. Discussion	99
3.4. Biométrie et croissance	103
3.4.1. Le développement larvaire	103
3.4.1.1. Introduction	
3.4.1.2. Critères permettant de reconnaître le stade d'une zoé d'étrille	
3.4.1.3. Effet de la salinité sur le développement larvaire	
3.4.1.4. Discussion	
3.4.2. La croissance postlarvaire	111
3.4.2.1. Schéma de croissance de l'étrille	
3.4.2.2. Convention sur les mesures	
3.4.2.3. Dimorphisme sexuel	
3.4.2.4. Généralités sur la mue et les stades d'intermue	
3.4.2.5. Les principaux stades d'intermue chez l'étrille et leur durée	
3.4.2.6. Fréquence des mues	
3.4.2.7. Taux de croissance	

3.4.2.8. Influence de différents facteurs sur la croissance à la mue	
3.4.2.9. Techniques d'analyse des fréquences de taille	
3.4.2.10. L'ajustement des paramètres de croissance	
3.4.2.11. Essai de marquage	
3.4.3. Conclusion - Le cycle de l'étrille	160

#### **4. PATHOLOGIE**

4.1. Introduction	166
4.2. Matériel et méthodes	166
4.2.1. Les Animaux	
4.2.2. Les techniques histologiques	
4.2.3. Les techniques immunologiques	
4.2.4. Caractérisation électrophorétique des protéines constitutives majeures de l'hémolymphe parasitée	
4.3. Résultats	170
4.3.1. Caractérisation des agents pathogènes : Etude histologique, antigénique et électrophorétique	
4.3.2. Epidémiologie descriptive	
4.3.3. Epidémiologie analytique : Pathogénicité de l' <i>Haematodinium</i> sp.	
4.3.4. Relation entre les taux d'infestation et les rendements	
4.3.5. Relation entre les degrés d'infestation et les rendements	
4.3.6. Relation entre les taux d'infestation et la température	
4.3.7. Relation entre les degrés d'infestation et la température	
4.4. Discussion	209

<b>CONCLUSION GENERALE</b>	216
----------------------------	-----

#### **BIBLIOGRAPHIE**

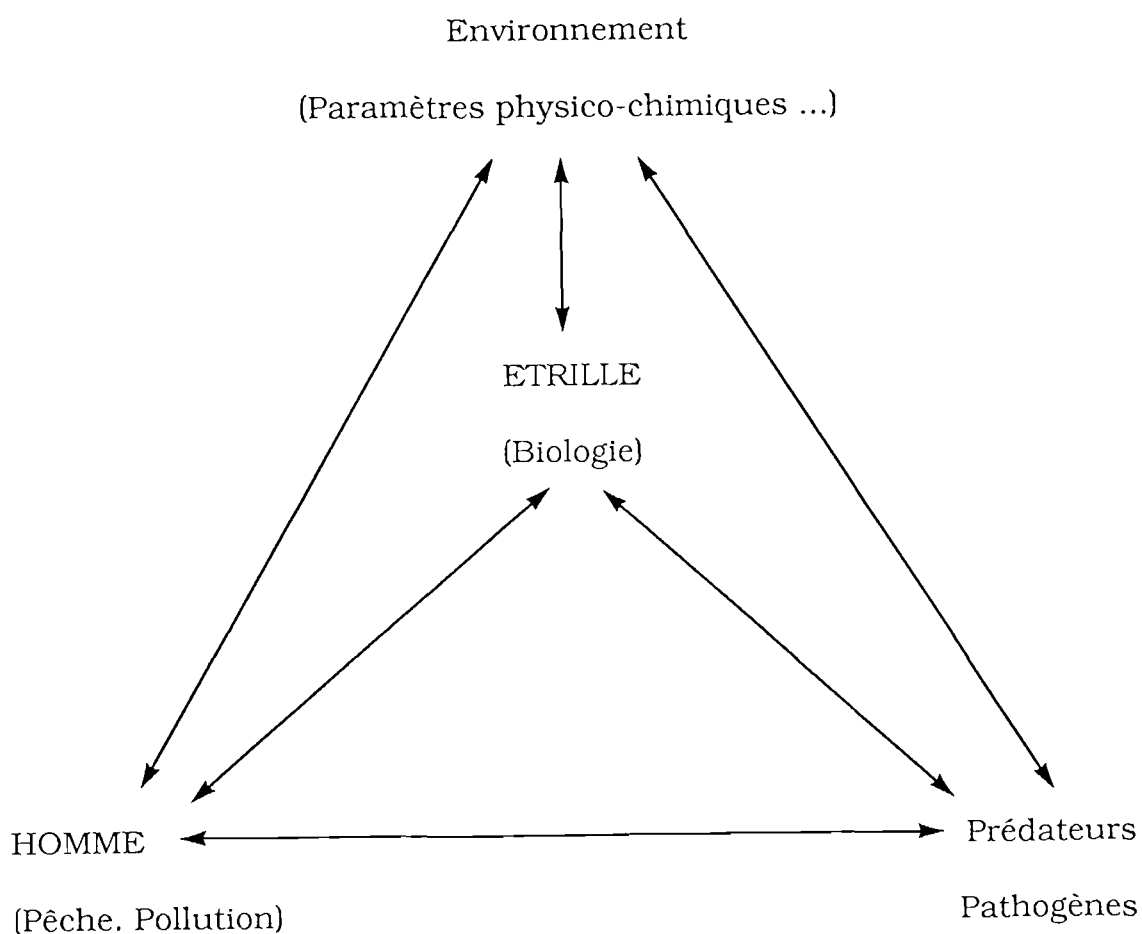
## **INTRODUCTION**



## INTRODUCTION

Le présent travail porte sur l'étrille *Necora puber* (Holthuis 1987), espèce économiquement importante dans le Mor-Braz, zone située au Sud de la Bretagne, entre Le Croisic et Quiberon. Il a pour but d'apporter des éléments servant de base à une meilleure exploitation du stock d'étrilles dans ce secteur.

Les problèmes liés à la gestion de cette espèce sont de différents ordres et représentés par le graphique ci-dessous.



Ce schéma témoigne de l'extrême complexité des relations entre l'étrille et son milieu environnemental en général, toute variation ou léger déséquilibre de l'un des facteurs pouvant entraîner des conséquences sur les autres.

Cette interdépendance très forte fait qu'il est impossible de comprendre la dynamique de population de l'étrille sans cerner au préalable les autres paramètres.

Ainsi, l'étrille, comme les autres espèces, est dépendante de l'environnement dans lequel elle vit. En cas de modifications brutales de celui-ci sous l'effet de perturbations d'origine hydrologique et climatique, sa biologie et son recrutement peuvent s'en trouver perturbés. Les prédateurs ou les compétiteurs sont alors également susceptibles de se modifier.

Le stock d'étrilles est aussi sous la dépendance de l'homme, qui pêche cette espèce destinée à une commercialisation active. L'évaluation de la production a été réalisée à partir d'une analyse historique de l'activité halieutique qui a révélé un effondrement de production entre 1984 et 1988.

L'appréhension de la dynamique de population de l'étrille a nécessité de rassembler des notions de biologie en particulier sur la reproduction et sur la croissance. Dans le cas présent, celles-ci n'ont pas permis d'étayer l'hypothèse d'une éventuelle surpêche. A l'avenir, ces données pourront servir de base à l'élaboration d'un modèle de dynamique et, le cas échéant, à la prise en compte de mesures de protection de l'espèce si cela s'avère nécessaire.

Les hypothèses classiques telles que la surpêche et les variations climatologiques n'ayant permis d'expliquer de façon satisfaisante ni la raréfaction de l'étrille ni les mortalités observées, une autre voie d'investigation a été envisagée : elle concerne la prise en compte d'un agent pathogène, un dinoflagellé, suspecté d'avoir eu un impact très important sur les effectifs des populations.



En définitive, toute gestion rationnelle du stock d'étrilles doit prendre en compte de nombreux facteurs tels que le milieu environnemental, l'évolution des chiffres de production, des données de biologie et également de pathologie, paramètre rarement considéré. L'ensemble des résultats de cette étude seront discutés en terme d'interaction.

#### **- PLAN DE L'ETUDE**

Au cours du présent travail et devant le manque de connaissances générales sur l'étrille dans la zone du Mor-Braz, les recherches ont permis d'avoir des données relatives à la production et à la biologie. Elles ont également pris en considération les phénomènes pathologiques impliqués dans des effondrements de stock, compte tenu de la chute spectaculaire de la production et des mortalités observées et qui nécessitaient une explication.

Dans un premier temps, il a été fait le point sur l'évolution de la flottille et de l'effort de pêche, les zones, le calendrier, la technique de pêche et l'évaluation de la production par les caseyeurs spécialisés dans la pêche de l'étrille dans le Mor-Braz, principalement dans les quartiers maritimes d'Auray et de Vannes. Ainsi, en 1986, ces débarquements ont été estimés selon différentes méthodes et par la suite un seul protocole a été retenu jusqu'en 1988. En complément, des données sur la production des chalutiers ont été présentées sur quelques années.

L'évaluation de la production a amené à réfléchir sur les causes qui ont entraîné son effondrement.

Dans un deuxième temps, il a été procédé à une détermination du cycle de vie de cette espèce à partir d'éléments sur sa reproduction et sa croissance. En effet, une meilleure connaissance biologique peut par exemple fournir des indications de la réponse du stock à une éventuelle surpêche.

L'évolution des ovocytes, la variation du rapport gonado-somatique, la période et le nombre de pontes, le développement des oeufs et la taille de première maturité, ont été décrits.

La détermination de l'âge a été réalisée à partir d'une étude sur la croissance: le nombre et la fréquence des mues ont été cernés, en conjuguant des données relevées sur le terrain et des observations au laboratoire.

Dans ce but, les grandes étapes de la période intermue ont permis au laboratoire de dénombrer les mues sur une année complète et ces résultats ont été confortés par les histogrammes de fréquences de taille des animaux mous à bord des chalutiers.

Puis, au laboratoire et sur le terrain la croissance individuelle des animaux à la mue a été déterminée, en tenant compte des variations individuelles et de l'influence de la captivité. Nous avons ensuite tenté de juger de la cohérence de nos résultats avec une décomposition modale à partir d'histogrammes provenant d'échantillonnages réalisés à bord des bateaux de pêche. Les paramètres de croissance ont été définis par la méthode ELEFAN (Pauly et al., 1980, 1983, 1984 et 1987). Pour conclure, une expérience de survie des étrilles aux marquages réalisés au laboratoire a été présentée.

Cette étude ne permettant pas d'expliquer à elle seule l'effondrement du stock d'étrilles, et en particulier les mortalités observées, dans un troisième temps, une nouvelle voie d'investigation sera ouverte dans le domaine de la pathologie. Celle-ci conduira à considérer l'implication d'un agent pathogène qui jusque là n'était connu que de manière anecdotique chez le crabe *Portunus depurator*: l'*Haematodinium sp.*, dinoflagellé décrit en 1931 par Poisson comme un parasite fort rare sur les côtes françaises. Un second protozoaire, endémique et apparemment pas pathogène, classé dans la famille des Haplosporidies, sera également mis en évidence. Une description histologique et ultrastructurale de ces parasites de même qu'une caractérisation biochimique et antigénique de l'*Haematodinium sp.* ont été réalisées. Ce dernier parasite a été également considéré chez un deuxième hôte : le tourteau *Cancer pagurus* Linnaeus.

## **RAPPEL DES CONNAISSANCES RELATIVES A LA TAXONOMIE DES CRUSTACES**

Les Crustacés comptent au moins 30 000 espèces et parmi ceux-ci, l'ordre des Décapodes comprend trois groupes d'intérêt économique important : les Crevettes (Familles *Penaeidae*, *Pandalidae*, *Crangonidae* et *Palaemonidae* (Holthuis, 1980), les homards et langoustes (Familles *Nephropidae* et *Palinuridae*), les Anomoures et Crabes (Infra-ordres *Anomura* et *Brachyura*).

Ces derniers font partie des Décapodes marcheurs et comprennent 3 500 espèces.

## **RAPPEL DES CONNAISSANCES RELATIVES AUX CRABES ET A LEUR EXPLOITATION**

### **- AIRE DE REPARTITION**

La distribution des Crabes est mondiale. Les formes marines se rencontrent des abysses aux zones intertidales, et parfois au-delà, mais les espèces commerciales importantes sont essentiellement trouvées à moins de 200 mètres de profondeur. Les Crabes d'eau douce sont moins nombreux : en France, seules deux espèces sont recensées (Vigneux et al., 1993).

### **- PRODUCTION**

La production de crabes a varié de 795 milliers de tonnes en 1980 à 1 138 milliers de tonnes en 1990 (Statistiques FAO, 1990). Quelques espèces sont principalement exploitées dans le monde :

Le Crabe des neiges (*Chionoecetes*) (Canada-U.S.A.-Japon) avec 128 milliers de tonnes en 1990, le Crabe bleu (*Callinectes sapidus*) (U.S.A.) avec 100 milliers de tonnes, les Crabes royaux (*Paralithodes*) (U.S.A.-U.R.S.S.), avec 58 milliers de tonnes, le "Sand Crab" (*Portunus pelagicus*), avec 50 milliers de tonnes (Thaïlande), le crabe gazami (*Portunus trituberculatus*) (Corée), le Tourteau (*Cancer pagurus*) (Europe) avec 28 milliers de tonnes et le Dormeur du Pacifique (*Cancer magister*) (Canada-USA) avec 16 milliers de tonnes (Statistiques FAO, 1990).

## - REGLEMENTATION DE PECHE

Jusqu'à présent, la gestion des stocks de Crustacés reste dans l'ensemble très pragmatique et beaucoup de décisions sont conservatrices.

Les réglementations qui sont en place dans certaines pêcheries concernent une taille minimale de capture, une régulation de l'effort de pêche ou une limitation des débarquements, une protection des femelles grainées censée améliorer le recrutement en fermant la pêcherie au moment propice ou certaines zones de pêche. Ces mesures ont pour but théorique d'arriver à la production maximale équilibrée (Maximum Sustainable Yield) bien que cet objectif soit dans la plupart des cas irréaliste.

A titre d'exemples, nous pouvons donner quelques cas concrets :

### *Pour le tourteau, *Cancer pagurus**

Les fluctuations de stock sont essentiellement liées à l'effort de pêche. Les caractéristiques biologiques, en particulier la non-capturabilité des femelles grainées et la maturité sexuelle précoce contribuent à protéger le stock. En France, la taille marchande est fixée à 80 mm de *longueur* (plus petite dimension de la carapace) sur la côte Atlantique et à 90 mm sur les côtes de la Manche.

### *Pour l'araignée, *Maia squinado**

La pêche ciblée de l'araignée de Mer a commencé en France Atlantique dans les années 50. Entre cette date et 1970, le nombre de casiers a fortement augmenté, et l'usage du filet s'est généralisé avec un maillage qui avait tendance à se réduire. Cela eut pour conséquence une baisse des captures annuelles (Le Foll, 1992). En 1980, l'ISTPM (Rapport interne, de Kergariou, 1980), fait état d'une situation préoccupante et préconise l'adoption de mesures de protection du stock. Une réglementation instaurant une longueur marchande minimum (12 cm) fut alors adoptée par le Comité Interprofessionnel des Gros Crustacés. En dépit de la réglementation, *Maia squinado* a pratiquement disparu des côtes françaises de Méditerranée.

*Pour le crabe des neiges, Chionoecetes opilio*

Au Canada, le seul engin de pêche autorisé est le casier et les pêcheurs doivent remettre à l'eau les crabes mous de même que ceux d'une *largeur* (plus grande dimension de la carapace) inférieure à 95 mm. Le taux de pêche est déterminé par la méthode de Leslie qui permet, de manière rétroactive, de mesurer la biomasse d'une population accessible dans le milieu considéré, et dans certaines zones, il existe des TAC (Total Annual Catch), chaque bateau ayant un quota individuel (Bailey et Elnor, 1987)

*Pour le Dungeness Crab, Cancer magister*

Dans toutes les régions sauf en Colombie Britannique, seuls les mâles peuvent être débarqués par les pêcheurs, et il existe une taille limite par région. En Californie, Oregon et Washington, la période de mue s'étale de la fin de l'été à l'automne avec un gradient Sud-Nord. Dans ces états, l'ouverture de la pêche commence le 1<sup>er</sup> décembre. Cependant, Washington interdisant complètement la pêche des Crabes mous, l'ouverture peut être retardée jusqu'au 15 décembre. La date de fermeture va du 30 juin en Californie Centrale au 30 septembre à Washington, mais chaque état a la possibilité de prolonger celle-ci jusqu'à ce que les premiers Crabes mous apparaissent (Methot, 1987).

Des problèmes d'abondance de cette espèce liés à la température de l'eau ont été signalés en 1957 et 1958 et auraient pour origine la température extrême du courant El Niño ayant entraîné un faible recrutement (Wild et al., 1983).

Pour l'ensemble des espèces précédemment considérées, il apparaît que la régulation par la taille, la préservation des femelles et la saison de pêche protègent le stock et peuvent améliorer le rendement par recrue. Par contre, la mortalité naturelle est difficile à appréhender.

**- BIOLOGIE**

Pour déterminer les critères objectifs de régulation des captures concernant les espèces de crabes économiquement importantes, un effort de recherche considérable s'est développé pour cerner les principaux paramètres biologiques puis dans certains cas, appliquer des modèles de dynamique de population.

En ce qui concerne la biologie, les recherches concernent essentiellement la reproduction, la croissance et les migrations.

Sur le premier point, la détermination de l'âge ou/et de la taille de maturité sexuelle est importante car cela suggère une taille minimale de capture. Il existe de nombreuses façons de déterminer cette taille parmi lesquelles, pour les femelles: le développement ovarien (taille et couleur des ovocytes), la présence de sperme dans la spermathèque, la présence d'oeufs sous l'abdomen, la croissance allométrique de l'abdomen. La maturité sexuelle du mâle est estimée sur la base de critères d'allométrie de croissance des pinces ou la présence de spermatozoïdes.

La taille ou l'âge de la maturité sexuelle peut ne pas être un critère constant chez une espèce donnée en fonction de la localisation géographique. Un exemple extrême est illustré par la fécondité des femelles de *Homarus americanus* de la Baie de Fundy matures à 100 mm (Groom, 1977), soit deux fois plus que dans la Western Long Island Sound (Briggs et Mushacke, 1979).

La fécondité renseigne sur le potentiel de reproduction d'une espèce. Elle est calculée par exemple par le nombre moyen d'oeufs produits individuellement par femelle à un moment donné. Des variables comme les saisons de ponte et le nombre de pontes peuvent également être prises en compte.

Parmi les différents paramètres biologiques qui doivent être considérés pour aborder la notion de gestion de stocks, la croissance est particulièrement complexe à analyser. En effet, chez les Crustacés, la présence d'un exosquelette calcifié ne permet l'accroissement en taille de l'animal qu'au moment de l'exuviation, la croissance s'effectuant par palier. Alors que chez les poissons par exemple, il existe des structures osseuses permanentes qui permettent la détermination de l'âge, dans le cas des crabes par contre, aucune pièce anatomique ne peut servir d'appui à cause du phénomène de mue.

Certaines méthodes directes comme le comptage du nombre de lamelles de l'endocuticule tentées chez le crabe *Gaetice depressus* du Japon (Yano et Kobayashi, 1969), n'ont pas donné de résultats probants.

L'estimation de la croissance se fait donc par des méthodes indirectes. Il s'agit de cerner deux composantes : la croissance à la mue et le nombre de mues.

Différentes méthodes peuvent être envisagées permettant d'aboutir à ce résultat :

- la croissance en milieu naturel
- la croissance en captivité (Chittleborough, 1976; Hartnoll, 1978)
- le marquage et la recapture (Bennett, 1979; Edwards, 1979)
- l'analyse des histogrammes de fréquence de taille (Bhattacharya, 1967; Hasselblad, 1966; Pauly, 1980 a et b; Pauly et al., 1983, 1984 et 1987)

L'élevage au laboratoire peut apporter des données à la fois sur la croissance et le nombre de mues mais celles-ci doivent être interprétées avec prudence, la captivité, surtout à long terme, pouvant avoir une influence sur ces phénomènes (Drach, 1939).

Le marquage et la recapture sont des techniques utilisées avec succès chez par exemple des crabes comme *Cancer pagurus*, parce que la difficulté technique qui consiste à fixer une marque tenant à la mue a été surmontée (Gundersen, 1961 et 1973; Edwards, 1979).

Cette technique présente un double avantage : d'une part, elle donne une indication du taux d'accroissement dans le milieu naturel et d'autre part, elle fournit des indications sur les déplacements mais son véritable inconvénient est dans un taux de recapture bas dans un milieu ouvert. En outre, la marque peut avoir parfois des effets négatifs sur la croissance (Bennett, 1974; Fujita et Takeshita, 1979).

L'analyse des histogrammes de fréquence de taille permet de dissocier des modes à l'intérieur d'une population et d'associer aux différentes cohortes obtenues une taille moyenne et un âge relatif qui seront utilisés pour déterminer les paramètres de croissance. Cette technique, couramment utilisée chez les poissons, l'est plus rarement au niveau des Crustacés, où l'interprétation est plus délicate.

La mise en oeuvre de plusieurs de ces méthodes peut cependant permettre de cerner la croissance des Crustacés.

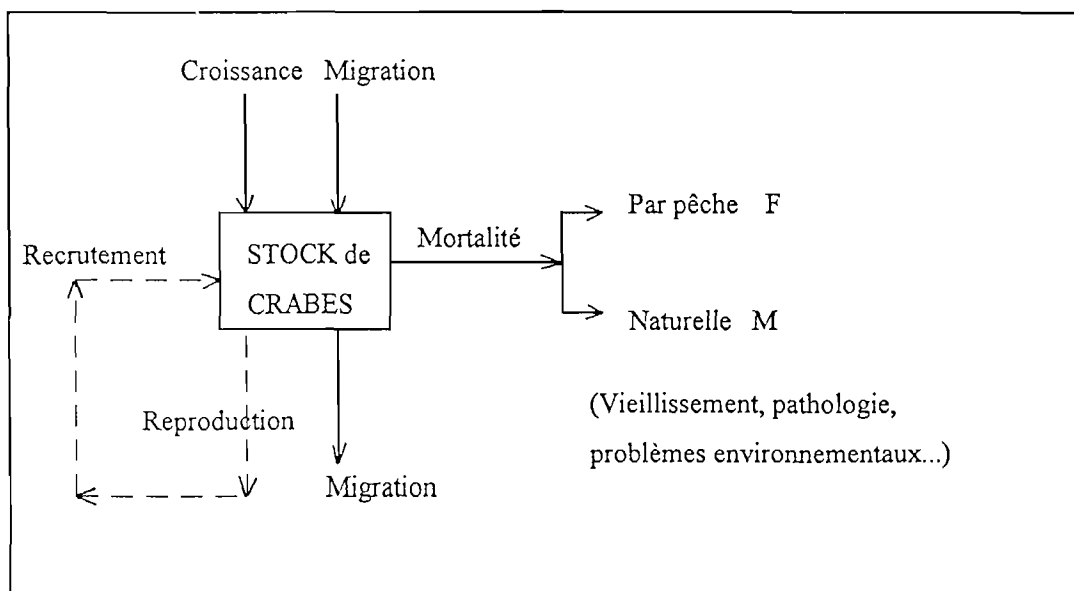
De nombreux facteurs tels que la température, la salinité, l'alimentation, la densité, la photopériode peuvent influencer sur la croissance à la mue ou l'intervalle de temps entre les mues (Kurata, 1962; Hartnoll, 1982; Cobb et Wang, 1985). Très souvent, l'intervalle entre les mues est le premier affecté. Un diagramme de Hiatt est principalement utilisé pour représenter les relations entre la taille de post-mue et la taille de pré-mue (Hiatt, 1948; Kurata, 1962; Hartnoll, 1982).

Pour décrire la croissance, parmi tous les modèles existants, celui de Von Bertalanffy est le plus répandu.

#### - DYNAMIQUE DE POPULATION

Du point de vue de la dynamique des populations, de nombreux modèles sont applicables aux Crustacés. On les classe en deux types :

les modèles synthétiques ou globaux et les modèles analytiques ou structuraux. Alors que les premiers ne font pas appel à des connaissances approfondies de la biologie des espèces et ne prennent en compte que l'évolution dans le temps des rendements, les seconds par contre prennent en considération les mécanismes qui régissent l'évolution d'un stock selon le schéma de Ricker (figure 1-1).



**Figure 1-1 : Schéma du système formé par une population de Crabes exploitée**

(Adapté selon Ricker, 1958)



Ils servent à prédire les variations de production pour différentes pressions d'exploitation. Deux paramètres sont indispensables mais particulièrement difficiles à cerner : le recrutement, i.e l'abondance des crabes juvéniles qui deviennent exploitables, et la mortalité naturelle. Sur le second point, et comme nous le verrons plus tard, il pourrait être intéressant de prendre en compte les phénomènes de pathologie qui peuvent être l'une des causes de mortalité naturelle, éventuellement majeure, dans le cas d'épidémie par exemple.

#### **- PATHOLOGIE**

De nombreux agents pathogènes ont été identifiés chez les crabes et plusieurs épidémies ont affecté les pêcheries et les élevages de plusieurs espèces de Crustacés dans quelques régions du monde. Les parasites et les microorganismes sont apparentés plus ou moins étroitement à plusieurs groupes d'agents pathogènes connus chez d'autres groupes zoologiques en particulier les insectes pour lesquels la pathologie et le rôle des agents pathogènes en tant que facteur de régulation des populations est largement étudié en raison de l'importance médicale et agronomique de ces animaux. Les associations Crustacés-pathogènes restent largement incomprises en termes d'épidémiologie descriptive, c'est-à-dire le suivi du pathogène dans la population et d'épidémiologie analytique qui vise à expliciter les processus interactifs tels que la pathogénicité de l'agent, l'immunité de l'hôte et l'influence des facteurs du milieu susceptibles d'influer sur les deux précédents. Si l'on se réfère aux données disponibles à ce jour, il apparaît que certains groupes d'agents pathogènes de Crustacés commencent à être relativement bien appréhendés alors que d'autres restent quasiment inconnus.

## **Métazoaires**

Les métazoaires, faciles à repérer visuellement peuvent être considérés soit comme des symbiotes, soit comme des parasites de crustacés mais ils restent dans l'ensemble peu problématiques.

De nombreuses salissures s'attachent aux crustacés. Parmi les épibiontes, les algues (Rhodophycées, Phéophycées, Chlorophycées et Diatomées), les animaux (éponges, hydroïdes, Polychètes sédentaires, Pélécy-podes, Bryozoaires et Ascidies, Foraminifères, Ciliés, Nématodes, Copépodes et Acariens) se servent de l'araignée de mer *Maia squinado* comme hôte (Stevcic, 1968). Beaucoup de ces espèces se retrouvent également chez les *Dromiidae*.

Les hydrozoaires *Bougainvillia sp.* et d'*Obelia bidentata* recouvrent, au Mississipi, les crabes *Callinectes sapidus*, surtout les plus âgés (Overstreet, 1983). Ce même crabe peut subir des mortalités dues à l'annélide *Myzobdella lugubris* (Hutton et Sogandares-Bernal, 1958) ou bien servir d'hôte intermédiaire à l'helminthe (métacercaire enkysté), *Microphallus basodactylophallus* (Overstreet, 1983).

Parmi les némerthes, *Carcinomertes carcinophila* infeste les Portunidés, notamment *Callinectes sapidus* (Overstreet, 1983) et Wicklam (1979) estime que *Carcinomertes errans* peut causer la mort de plus de 55 % des oeufs de *Cancer magister*.

Les cirripèdes peuvent servir d'indicateurs de fréquences des mues. Ainsi, en Ecosse, la balane *balanus crenatus* repérée sur la carapace du crabe vert *Carcinus maenas* en avril signifie que ce crustacé n'a pas mué depuis un an (Overstreet, 1983).

Parmi les vrais "parasites", le rhizocéphale *Loxothylacus texanus* retarde la croissance de *Callinectes sapidus* et la sacculine *Sacculina carcini* peut infecter et éliminer une grande partie d'un stock de crabes (Overstreet, 1983).

Les isopodes, en particulier les *Bopyridae*, infestent essentiellement les macroures et les anomoures, et ont un cycle reposant sur plusieurs crustacés hôtes. Ainsi *Probopyrus pandalicola* passe sa vie d'adulte sous la carapace de *Palaemonetes pugio* et son stade de juvénile sur *Acartia tonsa* (Overstreet, 1983).

Contrairement aux autres épicarides, la plupart des entonisciens ne peuvent pas être détectés de façon externe et il est nécessaire de sacrifier l'animal pour confirmer l'infection. Sur le crabe *Hemigrapsus oregonensis*, le parasite *Portunion conformis* détériore l'ovaire. Il s'ensuit une décoloration du sang (Kuris *et al.*, 1980). Dans certains cas, les entonisciens s'attaquent à une grande partie des stocks. Heard (comm. personn. à Overstreet, 1983) a observé que jusqu'à 90 % d'un groupe de *Rhithropanopeus harrisi* étaient infectés par *Cancrion sp.* dans une région particulière de basse salinité : la rivière "Jéricho" en Géorgie.

### **Champignons**

Les champignons sont très souvent impliqués dans des épizooties catastrophiques de populations d'animaux sauvages et causent de sévères mortalités chez les espèces cultivées. *Carcinus maenas* peut abriter sur ses lamelles branchiales un phycomycète saprophyte qui est un commensal inoffensif (Martin, 1977).

L'espèce de champignons *Septocylindrium* parasite le crabe *Eriocheir sinensis*, et provoquerait des atteintes cuticulaires (Martin, 1977). La mort peut s'ensuivre, due à une infestation bactérienne secondaire. Quant à l'Ascomycète *Trichomaris invadens*, ses hyphes pénètrent dans la carapace du crabe des neiges *Chionoecetes bairdi* (Hibbits *et al.*, 1981).

Les oeufs et les larves de crabes peuvent être envahis par des espèces de champignons opportunistes saprophytiques. Bien que de telles infestations soient plus communes chez les Crustacés élevés, elles arrivent aussi dans les populations sauvages. Ainsi *Lagenidium callinectes* a une action très pathogène sur les oeufs de *Callinectes sapidus* (Couch, 1942; Bland et Amerson, 1974) et de *Cancer magister* de même que sur les larves de ce dernier (Armstrong *et al.*, 1976). *Haliphthoros milfordensis* infeste également les oeufs du crabe bleu et les embryons causant 100 % de mortalité en 5 jours (Tharp et Bland, 1977).

Enfin les crabes eux-mêmes parasites d'autres espèces peuvent souffrir d'infestation fongique. Tel est le cas de *Pinnotheres pisum*, parasité par le "saprolegnid" *Leptolegnia marina* (Atkins, 1954).

## **Protozoaires**

Parmi les protozoaires, *Paramoeba pernicioso* parasite le sang du crabe bleu *Callinectes sapidus*. Il est hautement pathogène (Newmann et Ward, 1973; Johnson, 1977 a).

Des dinoflagellés, comme *Haematodinium sp.* ont été découverts comme parasites pathogènes notamment sur *Callinectes sapidus*. Récemment les travaux de Meyers et al. en 1987 et en 1990 rendent ce dernier responsable d'une perte économique importante pour le Crabe d'Alaska *Chionoecetes bairdi*.

Les sporozoaires ne sont généralement pas pathogènes chez les Crustacés. Les Grégarines et les Coccidies constituent les principaux endoparasites rencontrés. La coccidie *Aggregata eberthi* peut cependant entraîner la mort de *Liocarcinus depurator* Linnaeus (Dobell, 1925).

Des Haplosporidies, au nombre de cinq ou six espèces réparties en deux genres, *Haplosporidium* et *Urosporidium* sont connus chez les Crustacés. *Haplosporidium louisiane* (Sprague, 1978) s'attaque au crabe *Panopeus herbstii* de Louisiane, *Haplosporidium sp.* parasite le crabe *Eurypanopeus depressus* en Virginie (Rosenfield *et al.*; 1969) et *Panopeus Herbstii*. Un parasite apparenté au genre *Haplosporidium* infeste le crabe bleu *Callinectes sapidus* de Virginie et de la Caroline du Nord (Newman *et al.*, 1976). *Urosporidium crescens* Deturk en 1940 se rencontre dans le trématode enkysté lui-même dans le Crabe bleu (Couch, 1983). Certaines de ces espèces peuvent être pathogènes.

Les microsporidies sont parmi les agents infectieux les plus pathogènes et les plus fréquemment rencontrés. Environ 140 espèces ont été décrites chez des hôtes appartenant à presque tous les ordres de Crustacés. Une douzaine d'entre elles s'attaquent aux Crabes (Sprague, 1978).

A l'échelle de l'individu, les dommages provoqués par ces parasites peuvent entraîner la mort. Les microsporidies sont impliquées dans des épizooties de populations naturelles de Crustacés. Les trois genres les plus importants sont : *Agmasoma*, *Ameson* et *Pleistophora*. *Ameson michaelis* se rencontre fréquemment dans le muscle du Crabe bleu *Callinectes sapidus* (Sprague, 1977, cité par Couch, 1983) et l'influence de *Thelohania maenadis* sur le métabolisme de *Carcinus mediterraneus* a été étudiée par Vivarès (1978).

Des protozoaires ciliés (*Ciliophora*) sont symbiotes, commensaux, parasites et pathogènes de Crustacés. Par exemple l'espèce *Anophrys magii*, cilié libre se retrouve rarement dans le sang de *Carcinus maenas* sur les côtes françaises (Poisson, 1930; Bang, 1970; cités par Couch, 1983) et entraîne la maladie "Tetrahemyme". *Synophrya* est le genre le plus pathogène des ciliés. *Synophrya hypertrophica* est un endoparasite qui envahit les branchies des Crabes *Liocarcinus* et *Ovalipes* (Chatton et Wolf, 1926 et 1927). *Lagenophrys callinectes* est un ectocommensal qui se fixe à la surface des branchies de *Callinectes sapidus* et peut attenter à sa vie à certaines périodes de l'année (Couch, 1967).

### **Microorganismes**

Les Rickettsies sont connues uniquement chez le crabe *Carcinus mediterraneus*, parmi les Brachyours (Pappalardo et Bonami, 1980). Celui-ci meurt 15 jours après une infestation expérimentale.

L'importance des bactéries comme facteur de régulation des populations de Crustacés est méconnue. Dans le milieu naturel, elles sont plutôt inoffensives mais en captivité, ou dans un milieu pollué, elles se développent rapidement.

Les bactéries chitinivores attaquent les carapaces de nombreux crabes comme par exemple *Callinectes sapidus* (Rosen, 1967), et *Cancer irroratus* (Young et Pearce; 1975). Ces infestations peuvent être très élevées chez les populations de Tanner Crabs (*Chionoecetes tanneri*) (Baross *et al*, 1978).

Les épibiontes bactériens, comme le *Leucothrix mucor*, se fixent sur la carapace et disparaissent à la mue (Johnson *et al*, 1971).

Les bactéries pathogènes des tissus internes sont essentiellement Gram négatives. Pathogènes opportunistes, elles envahissent par les blessures ou peuvent produire des maladies chez les hôtes stressés. L'infestation est chronique chez *Carcinus maenas* et *Uca pugilator*. Les espèces *Vibrio*, *Bacillus*, *Acinetobacter* et *Flavobacterium* peuvent envahir *Callinectes sapidus* susceptible de subir de fortes mortalités lorsqu'il est maintenu en captivité (Colwell *et al.*, 1975). Dans l'hémolymphe de *Cancer pagurus* moribond, *Aeromonas* a été isolé (Leglise et Raguenes, 1975).

D'autres infestations, rares, sont causées par des bactéries Gram négatives commensales dans l'intestin. Une bactérie de ce type parasite ainsi *Callinectes sapidus* (Johnson , 1976 b).

Les bactéries Gram positives pathogènes des tissus internes sont rares dans le milieu marin. Occasionnellement les crabes *Libinia emarginata*, *Carcinus maenas* et *Cancer borealis* peuvent être les hôtes de bactéries Gram positives comme *Aerococcus v (var; homari)* (Rabin et Hughes, 1968; Gallagher *et al.*, 1979).

### **Virus**

La virologie des Crustacés n'est apparue qu'en 1966 avec la mise en évidence d'un virus chez *Liocarcinus depurator* (Vago). En effet, à la différence des infestations parasitaires qui peuvent être mises en évidence en histologie photonique, les viroses nécessitent des investigations en microscopie électronique, ce qui suggère très fortement une sous-estimation des maladies virales. Plusieurs d'entre elles sont dues à des virus apparentés à ceux identifiés chez les insectes. Les virus sont dans beaucoup de cas des parasites hautement pathogènes chez les crabes, comme chez les crevettes d'intérêt aquacole chez lesquelles ils sont considérés comme les agents pathogènes les plus importants (Lightner ,1975). Certaines maladies peuvent dépendre de la présence simultanée de deux espèces (Couch, 1983). Pratiquement tous les groupes de virus infectant les Décapodes s'attaquent aux Portunidés.

Ainsi, un virus appartenant à la famille des *Reoviridae* engendre la mort de *Liocarcinus depurator* dans 80 % des cas (Bonami, 1973). Le virus "S" fréquent sur la côte méditerranéenne peut tuer cette même espèce en 20 jours (Bonami *et al.*, 1971).

*Callinectes sapidus* peut abriter de nombreux types de virus, comme par exemple le CBV (Chesapeake Bay Virus) (Johnson, 1978) qui est très pathogène alors que le baculovirus de l'hépatopancréas semble inoffensif et ubiquiste chez cette espèce (Johnson, 1978).

*Carcinus mediterraneus* peut être victime du virus des branchies qui le tue en huit jours (Bonami, 1976, cité par Johnson, 1983).

Les tableaux 1-1,1-2,1-3,1-4 regroupent les principales maladies connues affectant les Crabes.

Le caractère aléatoire et fortuit des identifications de pathogène révèle une carence dans le domaine de la gestion des stocks de crabes et constitue une lacune pour les recherches qui visent à modéliser la dynamique des populations. Or, à terme, comme nous l'avons vu précédemment, il serait intéressant d'intégrer un paramètre relatif à la pathologie pour mieux appréhender la mortalité naturelle  $M$  qui intervient dans les différents modèles. Dans ce but, et compte tenu d'un manque de données relatives en particulier à l'épidémiologie, il serait souhaitable de mener des recherches sur le développement de méthodes de diagnostic, ceci pour une majorité d'espèces et en particulier l'étrille.

PARASITE	CRABE	SOURCE
<b>METAZOAIRES</b>		
<i>Sacculina carcini</i> ( <i>Rhizocéphale</i> )	<i>Carcinus maenas</i>	Herberts, 1980
<i>Sacculina carcini</i>	<i>Carcinus mediterraneus</i>	Zerbib et al., 1975
<i>Briarosaccus callosus</i> ( <i>Rhizocéphale</i> )	<i>Paralithodes platypus</i>	Bocsme et Haynes, 1969 Mc Mullen et Yoshihara , 1970 Shirley et al., 1986 Hawkes et al., 1987
	<i>Paralithodes camtschatica</i>	Sloan, 1984; Shirley et al., 1986
	<i>Lithodes aequispina</i>	Hawkes et al., 1985, 1986 et 1987
Trématodes	<i>Callinectes sapidus</i>	Melzian et Johnson, 1988
Trématodes	<i>Cancer magister</i>	Sparks et Hibbits, 1981
<b>CHAMPIGNONS</b>		
<i>Trichomarisis invadens</i> (Ascomycète)	<i>Chionocetes bairdi</i>	Hibbits et al., 1981 Sparks, 1981
<i>Lagenidium callinectes</i>	<i>Callinectes sapidus</i> (oeufs) <i>Cancer magister</i> (oeufs et larves) <i>Panopeus herbstii</i> (oeufs) <i>Libinia dubia</i> (oeufs)	Couch, 1942 Armstrong et al., 1975 Bland et Amerson, 1974
Phycomycète	<i>Carcinus maenas</i>	Martin, 1977
<i>Haliphthoros milfordensis</i>	<i>Callinectes sapidus</i> (oeufs)	Tharp et Bland, 1977
Carcinoma-like neoplasm		Sparks et Morado, 1986
<b>PROTOZOAIRES</b>		
<i>Paranophrys carcini</i> (Cilié)	<i>Cancer pagurus</i>	Grolière et Légliise, 1977
	<i>Cancer magister</i>	Armstrong et al., 1981 Sparks, Hibbit, et Fegley, 1982
	<i>Callinectes sapidus</i>	Couch, 1966 et 1967
<i>Lagenophrys callinectes</i> (cilié)	<i>Callinectes sapidus</i>	Couch, 1967

Tableau 1-1 : Quelques maladies rencontrées chez les Crabe



PARASITE	CRABE	SOURCE
<b>PROTOZOAIRES</b>		
<i>Synophrya hypertrophica</i> (cilié)	<i>Carcinus maenas</i> <i>Liocarcinus depurator</i> <i>Liocarcinus pusillus</i> <i>Liocarcinus holsatus</i>	Chatton et Wolf, 1927
<i>Anophrys magii</i> (cilié)	<i>Necora puber</i> <i>Carcinus maenas</i>	Poisson, 1930; Bang, 1970
<i>Paramoeba perniciosa</i> (Sarcomastigophora)	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson, 1977 a Newmann et Ward, 1973 Sprague et al., 1969
<i>Haematodinium sp.</i> (Sarcomastigophora)	<i>Carcinus maenas</i> <i>Liocarcinus depurator</i> <i>Cancer irroratus</i> <i>Cancer borealis</i> <i>Ovalipes ocellatus</i>	Pérez, 1905 Chatton et Poisson, 1931
	<i>Callinectes sapidus</i>	Mac Lean et Ruddell, 1978
	<i>Chionoecetes bairdi</i>	Newmann et Johnson, 1975
	<i>Cancer pagurus</i> <i>Liocarcinus puber</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Maia squinado</i>	Eaton et al., 1991 Meyers et al, 1987 et 1990
Minchinia-like Haplosporidian	<i>Callinectes sapidus</i> <i>Panopeus herbstii</i>	Latrouite et al., 1988 Wilhelm et Boulo; 1988 Wilhelm, observ. personnelle Wilhelm, observ. personnelle
<i>Haplosporidium louisiane</i>	<i>Panopeus herbstii</i>	Newmann, Johnson, et Pauley, 1976 Perkins, 1975
<i>Haplosporidium sp.</i>	<i>Eurypanopeus depressus</i> <i>Panopeus herbstii</i>	Sprague, 1978
<i>Aggregata eberthi</i> (sporozoaire)	<i>Liocarcinus depurator</i>	Rosenfield et al, 1969
<i>Ameson michaelis</i> (microsporidie)	<i>Callinectes sapidus</i>	Dobell, 1925
		Sprague, 1977

**Tableau 1-2 : Quelques maladies rencontrées chez les Crabes**

PARASITE	CRABE	SOURCE
<b>MICROORGANISMES</b>		
<b>* RICKETTSIES</b>	<i>Paralithodes platypus</i>	Johnson, 1984
	<i>Carcinus mediterraneus</i>	Pappalardo et Bonami, 1980
Chlamydia-like organism	<i>Cancer magister</i>	Sparks et al., 1985
<b>* BACTERIES</b>		
<i>Leucothrix mucor</i>		Johnson et al , 1971
<i>Photobacterium</i> (bactérie chitinivore)	<i>Chionoecetes tanneri</i>	Baross et al., 1978
Bactérie chitinivore	<i>Callinectes sapidus</i>	Rosen, 1967 ; Sandifer et Elridge, 1974
Bactérie chitinivore	<i>Cancer irroratus</i>	Young et Pearce, 1975
<i>Flavobacterium</i> <i>Bacillus acinetobacter</i>	<i>Callinectes sapidus</i>	Colwell et al., 1975
<i>Streptococcus</i>	<i>Carcinus mediterraneus</i>	Pappalardo et Boemare, 1982
<i>Vibrio sp.</i>	<i>Callinectes sapidus</i> <i>Cancer irroratus</i>	Sizemore et Davis, 1985
<i>Aerococcus viridans</i> <i>var. homari</i> <i>id.</i> <i>id.</i> <i>id.</i>	<i>Cancer irroratus</i> <i>Libinia emarginata</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Cancer borealis</i>	Newman et Feng, 1982 Rabin et Hughes, 1968; Gallagher et al. 1979 <i>id.</i> <i>id.</i>
<i>Aeromonas</i>	<i>Cancer pagurus</i>	Léglise et Raguenes, 1975
<b>VIRUS</b>		
Virus paralysant	<i>Liocarcinus depurator</i>	Bonami, 1973; Bonami et al. 1976
Virus des branchies	<i>Carcinus mediterraneus</i>	Bonami, 1976
Virus "S"	<i>Liocarcinus depurator</i>	Bonami et al., 1971 et 1975
Rhabdolike virus	<i>Callinectes sapidus</i>	Jahromi, 1977; Johnson, 1983
BFV (Bi-faciès virus)	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson, 1988
CHV (Crab hemocytopenic virus)	<i>Carcinus maenas</i>	Bang, 1971; Hoover, 1977
Virus de l'organe Y	<i>Carcinus maenas</i>	Chassard-Bouchaud et al., 1975

**Tableau 1-3 : Quelques maladies rencontrées chez les Crabes**

PARASITE	CRABE	SOURCE
<b>VIRUS</b>		
Herpès-like virus	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson, 1976
	<i>Rhithropanopeus harrisii</i>	Payen et Bonami, 1979
	<i>Paralichthodes platypus</i>	Sparks et Morado, 1987
EHV (Envelopped Helical Virus)	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson et Farley, 1980
RLV (Reolike virus)	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson, 1977 et 1984
CBV Picornlike virus	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson, 1978
Parvoviridae	<i>Carcinus mediterraneus</i>	Mari et Bonami, 1988
Baculovirus	<i>Carcinus maenas</i>	Bazin et al., 1974
	<i>Carcinus mediterraneus</i>	Pappalardo et Bonami, 1979
	<i>Callinectes sapidus</i>	Johnson, 1978

**Tableau 1-4 : Quelques maladies rencontrées chez les Crabes**

## **RAPPEL DES CONNAISSANCES RELATIVES A L'ÉTRILLE**

Après avoir présenté rapidement les recherches en cours sur les principaux Crabes, nous allons nous intéresser à l'étrille *Necora puber*, espèce moins connue à l'échelle mondiale mais d'une importance économique notable au niveau d'une région bien définie en France : le Mor-Braz.

### **- TAXONOMIE**

La position systématique de l'étrille *Necora puber* est la suivante :

CLASSE et ORDRE : Crustacea Decapoda Latreille, 1803

SOUS-ORDRE : Brachyura Latreille, 1803

SECTION : Heterotremata Guinot, 1977

FAMILLE : Portunidae Rafinesque, 1815

GENRE : *Necora* Holthuis, 1987

ESPECE : *puber* Linnaeus, 1767

Le genre *Necora* peut être immédiatement distingué des autres espèces du genre *Liocarcinus* par le manque de dent médiane (Holthuis, 1987).

L'étrille a été précédemment connue sous différents autres noms scientifiques : *Cancer puber*, Linnaeus 1767; *Cancer velutinus*, Pennant 1777; *Portunus puber*, Leach 1816; *Macropipus puber*, Janus 1961; *Liocarcinus puber*, Linnaeus, *necora puber*, Holthuis 1987. Il s'agit de la seule espèce du genre en Europe.

Les noms FAO sont, en français : étrille commune, en anglais : velvet swimcrab, en espagnol : nécora.

En France, l'étrille porte de nombreux autres noms vernaculaires dont les plus connus sont : en mer du Nord : plat-pied, en Manche : lénée (Boulogne), lirié (Fécamp), crabe à laine, crabe d'Alaine, anglette,

cérite (en Normandie), draguenelle, demoiselle (Saint-Brieuc), meltas, crabe cerise, chèvre, gaor, guilch, krank lauo (en breton), en atlantique : chèvre, crabe cerise, gaor (en breton), chancre nageron, balleresse (Vendée, Charentes), chancre ballant, padelle (Royan), atun samarra (Saint-Jean-de-Luz), en Méditerranée : franquet nadeyre (Port-Vendres), crabe espagnol, crabe laineux (Provence), ciarlatan (Nice) (Latrouite et al., 1992)

#### - AIRE DE REPARTITION

L'aire de répartition de cette espèce comprend la côte Ouest de Norvège, les îles Hébrides, la Baie d'Héligoland, l'Ouest de l'Allemagne, les côtes hollandaises et belges, la côte Est des Iles Britanniques, l'Ouest de l'Ecosse et de l'Irlande. L'espèce descend au Sud jusqu'au niveau de la Méditerranée et se rencontre près du Sahara espagnol (Christiansen, 1969; Ingle, 1980 et Clark, 1986), comme on le voit carte 1-1. Cette répartition présente donc des discontinuités.

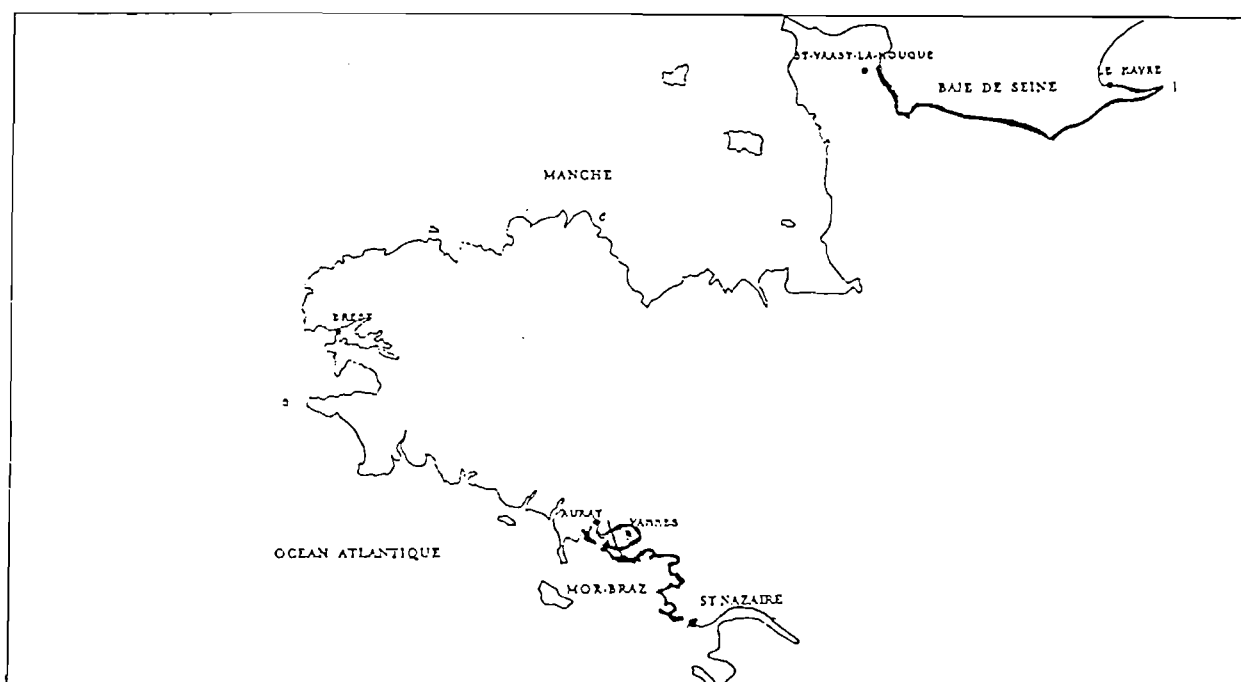


**Carte 1-1 : Répartition géographique de l'étrille**  
(d'après Christiansen, 1969 - Ingle, 1980 et Clark, 1986)

Sa distribution va du niveau des basses mers jusqu'à une profondeur de 80 m (Allen, 1967).

#### - ZONES DE PECHE

A l'échelle de la France, l'étrille est exploitée dans le Mor-Braz, plus précisément dans les quartiers des Affaires Maritimes d'Auray, de Vannes, de Saint-Nazaire, et dans une zone allant du Havre à Saint-Vaast La Hougue (carte 1-2).



**Carte 1-2 : Principales zones d'exploitation de l'étrille en France**

(Baie de Seine et Mor-Braz)

#### - PRODUCTION DU GENRE *LIOCARCINUS*

D'une manière générale, la production de Crabes du genre *Liocarcinus* est représentée tableau 1-5 page 24. Ainsi, de 1981 à 1990, leur tonnage mondial est passé de 1 300 tonnes à 4 800 tonnes (Statistiques FAO, 1990).

	1981 tonnes	1982 tonnes	1983 tonnes	1984 tonnes	1985 tonnes	1986 tonnes	1987 tonnes	1988 tonnes	1989 tonnes	1990 tonnes
INDONESIE	6	10	5	2	23	21	8	10	9	10
FRANCE	1006	994	982	983	749	918	579	637	637	637
PORTUGAL	15	14	19	25	36	48	55	49	38	147
ESPAGNE	143	151	163	210	250	278	277	229	229	229
ROYAUME UNI				330	430	695	1327	1584	448	332
VENEZUELA									2353	2875
BAHREIN	123	143	132	162	518	154	185	191	367	589
TOTAL	1293	1312	1301	1712	2006	2114	2431	2700	4081	4819

**Tableau 1-5 : Captures des crabes du genre *Liocarcinus* spp. selon les pays**

En ce qui concerne le présent travail, le secteur d'étude se limite au Mor-Braz, et plus particulièrement aux quartiers de Vannes et d'Auray où elle constitue une espèce cible exploitée traditionnellement.

**- HISTORIQUE DE LA PRODUCTION ET GENESE DES ETUDES SUR L'ETRILLE EN 1984**

Cette pêche a toujours été pratiquée dans ces quartiers mais depuis le déclin de l'ostréiculture de l'huître plate *Ostrea edulis* due à deux parasitoses successives, la Martéiliose en 1968 et la Bonamiose en 1979, elle a connu une forte expansion, offrant une reconversion vers une activité rentable à l'époque. Elle a trouvé en plus vers 1975 en Espagne un nouveau marché dont l'essor s'est maintenu jusqu'à 1986 : les 3/4 de la production étaient exportés vers ce pays où l'étrille constitue un plat de luxe. La plus-value sur ce produit est très importante : en 1987, le kilogramme d'étrilles à sa première vente était de 150 F contre 12 F en France.

En 1984, 46 bateaux exploitaient en priorité cette espèce dans le Mor-Braz; 83 caseyeurs à gros crustacés et 55 chalutiers de petite pêche la capturaient de façon accessoire.

Cette pêche était si rentable qu'afin de rationaliser, de réguler le marché, de concentrer la production pour faciliter la collecte, il avait été envisagé la construction d'un vivier qui se serait situé à Port-Navalo, petit port de pêche en position centrale dans le Mor-Braz.

La faisabilité d'une telle opération a attiré l'attention des professionnels et des scientifiques sur les problèmes de stockage qui ont mis en évidence le manque d'information sur la biologie de cette espèce. Le présent travail a donc été initialisé par la Commission Quadripartite de la Baie de Quiberon-Vilaine et s'est inscrit dans une étude globale de gestion des pêches à l'échelle du Mor-Braz.

Ces travaux se juxtaposaient eux-mêmes à une autre étude de grande envergure qui consistait à déterminer les causes du déséquilibre écologique ayant eu lieu en 1982, entraînant des mortalités massives d'organismes marins.

Cette étude biologique de l'étrille, thème initial du présent travail, se heurta cependant à un fait non prévisible à l'avance : une baisse spectaculaire et rapide des rendements faisant passer la production des caseyeurs spécialisés dans cette pêche de 730 tonnes en 1984 à 43 tonnes en 1987 alors que la réduction de l'effort de pêche était dans le même temps de 60 % seulement.

L'activité a pratiquement disparu en trois ans entraînant de sérieuses difficultés financières chez les pêcheurs, et l'exportation sur l'Espagne cessa, laissant subsister un petit marché local. Pendant que cette pêcherie régressait de façon catastrophique en France, l'exploitation de l'étrille prenait de l'ampleur dans l'Ouest de l'Ecosse, la Cornouailles et le Pays de Galles à destination essentiellement de l'Espagne, le stock, dans ce pays, se trouvant surexploité (González Gurriarán, 1985).



## - BIOLOGIE

Jusqu'à un passé récent, la biologie de l'étrille n'avait fait l'objet d'aucune étude particulière. En France, le seul travail consacré à cette espèce sur le plan local a été celui de Peronnet en 1976 (Comm. personnelle). A partir de 1977, González Gurriarán entreprit une étude systématique de l'étrille en Galice (Espagne), puis Choy en 1986 et 1988 dans le sud du pays de Galles, en Angleterre, et Norman en 1989 en Angleterre, dans la région de Plymouth. En 1987, Borja Yerro a réalisé une étude ponctuelle sur la côte basque. Ainsi, les connaissances acquises *parallèlement à notre étude* et jusqu'à nos jours portent essentiellement sur le comportement, la reproduction, avec en particulier pour celle-ci, la taille de maturité, le développement ovarien et des oeufs et le nombre de pontes :

L'étrille est un crustacé omnivore et cannibale (González Gurriarán, 1977). Elle vit au fond et aime se cacher dans les zones rocheuses ou sablo-vaseuses. Pouvant nager grâce à sa cinquième paire de péréiopode, elle est capable de se déplacer rapidement sur le côté, ce qui lui permet de s'éloigner de ses prédateurs. En effet, chez les Brachyoures, la réaction défensive caractéristique est la fuite qui, selon les espèces, peut être de s'enterrer, de se cacher sous divers objets ou de nager rapidement. L'étrille n'est pas une exception mais elle possède une agressivité notoire qui se manifeste à tout moment, en levant ses chélicèdes quand elle est attaquée ou durant la fuite. L'étrille est le crabe qui présente la plus grande agressivité devant un prédateur (González Gurriarán, 1977). Cette espèce est mature à un an, et pond plusieurs fois dans l'année (González Gurriarán, 1985; Choy, 1986; Norman, 1989, Norman *et al.*, 1990 et 1991). Des hypothèses sur l'âge des étrilles ont été avancées. A trois ans, les mâles mesurent environ 68,1 mm en Angleterre et 69,3 mm en Espagne et les femelles 55,1 mm et 62,5 mm respectivement.

Le développement larvaire de l'étrille a été étudié en 1928 par Lebour en 1928, Rice et Ingle en 1975, Mené en 1987 et 1991, Bigot en 1971 et Valdès *et al* en 1991. D'autres données sont relatives à l'alimentation et au comportement (Muntz *et al.*, 1965; ap. Rheinallt et

Hughes, 1985; ap. Rheinallt, 1986;), à la mue (Drach 1933), à la respiration (Johnson et Uglow, 1985), à la pêche (Mac Mullen, 1983; Kinnear et Mason, 1987), au maintien en captivité (Whyman *et al.*; 1985), aux anomalies des chélicèdes (Calman, 1913; Audigé, 1927 et Abeloos, 1932).

## **1 - PRESENTATION DU MOR-BRAZ**

# 1. PRESENTATION DU MOR-BRAZ

## 1.1. Introduction

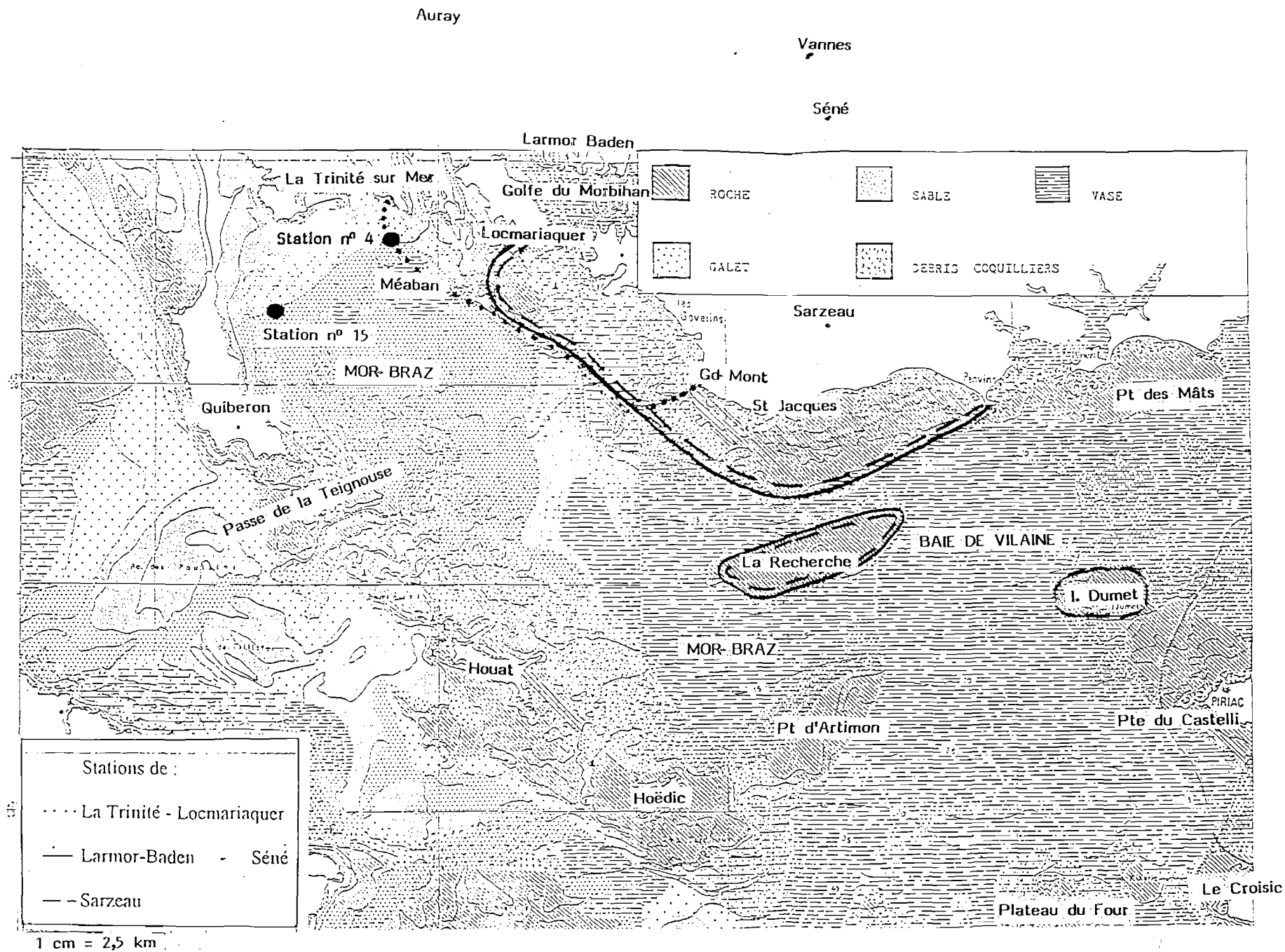
Comme cela a été évoqué en introduction, l'étrille s'est considérablement raréfiée dans le Mor-Braz et de façon brutale. Une des causes de cette diminution peut être liée à l'environnement lui-même. La présentation qui suit sera consacrée au Mor-Braz : elle décrira sommairement ses principales caractéristiques géographiques, hydrologiques et physico-chimiques, certaines de celles-ci étant permanentes et les autres variables.

Cet ensemble côtier, à la limite des départements du Morbihan et de la Loire Atlantique, offre une succession de biotopes de natures très différentes : des secteurs rocheux, des fonds meubles, des endroits abrités, propices au développement de nombreuses activités halieutiques telles que le chalutage, le caseyage ou la conchyliculture.

Plus précisément, cette zone comprend :

- la baie de Quiberon-Vilaine, appelée Mor-Braz en langue bretonne, "grande mer", en opposition à Morbihan "petite mer". Elle correspond à une entité géographique bien individualisée s'étendant sur environ 900 Km . La presqu'île de Quiberon, les îles de Houat, d'Hoëdic et le plateau du Four la délimitent.

- Le Golfe du Morbihan, d'une superficie d'environ 300 km<sup>2</sup> soit le tiers environ du Mor-Braz.



**Carte 1-3 : Zones de pêche des caseyeurs ciblant l'étrille. Relation avec la nature des fonds et localisation des stations hydrologiques suivies par IFREMER**

(selon Glémarec, 1975)

## **1.2. La nature des fonds**

La nature des fonds peut conditionner la présence ou non d'étrilles dans certaines zones.

Dans le Mor-Braz, les fonds ne dépassent pas 30 m (carte 1-3). On distingue deux régions :

- à l'Ouest, la baie de Quiberon, dont la profondeur est faible, ne dépassant pas en moyenne 15 m. Elle est bordée côté large, par la presqu'île de Quiberon, les îles de Houat et d'Hoëdic, ainsi que par les vasières du Sud du Mor-Braz. Les chalutiers ne capturent que très peu d'étrilles dans la partie Sud-Ouest et davantage près de la roche entre la sortie du Golfe du Morbihan et la pointe du Grand-Mont. Les caseyeurs les pêchent activement sur les zones côtières rocheuses. Les étrilles fréquentent donc davantage les roches que les fonds sablo-vaseux dans cette zone.

- à l'Est, la baie de Vilaine, également peu profonde dans sa partie Est, mais s'étendant en pente douce vers le Sud-Ouest jusqu'à des profondeurs de 30 m entre le Plateau du Four et l'île d'Hoëdic. Elle est ceinturée par des hauts fonds rocheux étroits, et parcourue par des chenaux spacieux : les plateaux de la Recherche, de l'Artimon, et le haut fond de Piriac portant l'île Dumet. Les étrilles sont très peu pêchées par les chalutiers dans cette zone sauf au niveau des plateaux de la Recherche et du Four, en hiver, au moment où les femelles sont grainées. Les zones périlittorales rocheuses : plateaux de Grand-Mont et de la Recherche sont le domaine des caseyeurs.

Dans le Golfe c'est dans la partie Ouest, rocheuse, que se concentre la pêche d'étrilles.

### **1.3. Courantologie**

Les courants conditionnent le brassage de l'eau et par ce fait même ils peuvent permettre, dans certaines conditions, l'installation d'une stratification thermique défavorable à terme à la vie des espèces benthiques.

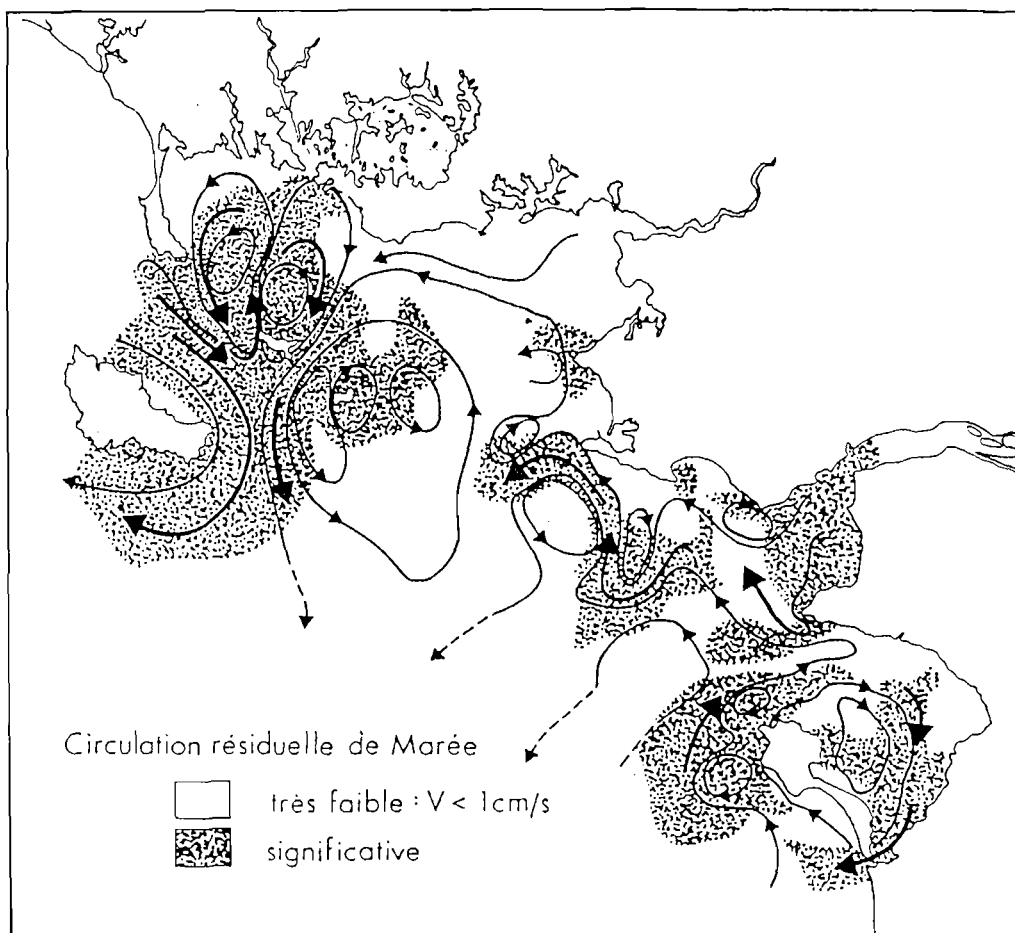
Les particularités de la circulation des eaux dans cette zone ont été mises en évidence de 1983 à 1988 par De Nadaillac et Breton, 1986; Kerdreux *et al.*, 1986; Le Hir *et al.*, 1986; Kerdreux, 1987; Jégou et Salomon, 1988. Elles ont été résumées par Quéguiner en 1988.

#### **1.3.1. Le rôle de la marée**

La circulation induite par la marée débute sur les hauts fonds de la baie de Vilaine. Au flot, les courants de marée sont dirigés vers le Sud-Est. Le remplissage de la Baie de Quiberon se fait par la passe de la Teignouse. Il est accompagné de tourbillons de part et d'autre de cette passe.

L'intensité des courants de marée est faible. Pour une marée moyenne (coefficient 70), la vitesse maximale de ceux-ci ne dépasse pas 25 cm/s dans le Mor-Braz, à l'exception de la zone comprise entre l'île Dumet et la pointe du Castelli, où ils sont supérieurs à 40 cm/s. Les vitesses sont plus importantes aux abords du Mor-Braz et entre les îles de Houat et d'Hoëdic, de même qu'au niveau de la passe de la Teignouse, pouvant atteindre 50 cm/s. Les courants résiduels lagrangiens sont représentés carte 1-4 et d'après celle-ci, les étrilles sont pêchées indifféremment dans des zones à forte ou à faible circulation résiduelle de courant.

Dans le Golfe du Morbihan, la marée se caractérise par un retard des pleines et basses mers propres par rapport aux pleines et basses mers observées à l'extérieur, et une diminution de marnage. Les courants peuvent atteindre 3,8 m/s, du fait de l'étroitesse du calibre des chenaux dans la partie aval, au Sud de l'île Berder en vive-eau (Manaud, 1976)



#### Carte 1-4 : Schéma de circulation résiduelle de marée

(d'après Salomon et Lazure, 1988)

Les étrilles sont pêchées indifféremment dans des zones à forte ou à faible circulation résiduelle de marée

#### 1.3.2. Le rôle du vent

La circulation résiduelle des courants est essentiellement dominée par les vents en baie de Vilaine (De Nadaillac et Breton, 1986).

Dans le fond du Golfe du Morbihan, ceux-ci ont un rôle important dans la limitation des basses mers.



D'une façon générale, la circulation des eaux dans le Mor-Braz est étroitement dépendante du vent. Pour des vents d'Ouest et de Sud-Ouest assez forts (de l'ordre de 5 à 10 m/s), le temps de renouvellement serait de l'ordre de 2 à 8 jours.

Cependant, surtout pendant la période estivale, les temps de renouvellement peuvent être très longs, pouvant atteindre 50 jours (Clément, 1987).

Ces notions de courantologie expliquent le brassage de l'eau, qui agit sur la salinité pouvant entraîner par ce fait même la présence ou non d'étrilles. La survie des larves selon ce facteur est testée dans un chapitre ultérieur. Et d'autre part, la vitesse et la position des courants ont des effets sur le déplacement de celles-ci.

Enfin, en 1986, les courants n'ont pas permis l'installation d'une stratification thermique qui aurait eu un effet défavorable sur la vie de l'étrille.

#### **1.4. Caractères physico-chimiques**

Pour voir si les paramètres de température et de salinité ont beaucoup varié d'une année sur l'autre, nous avons considéré des chiffres sur plusieurs années dans des points précis en prenant en référence des stations fixes d'IFREMER. L'étude a été menée sur 1986 et 1987, les années 1976 et 1985 servant de référence. Les stations retenues sont les suivantes (carte 1-3):

La Station n° 4, à la sortie de La Trinité-sur-mer, à 0.5 mille au Sud de la côte.

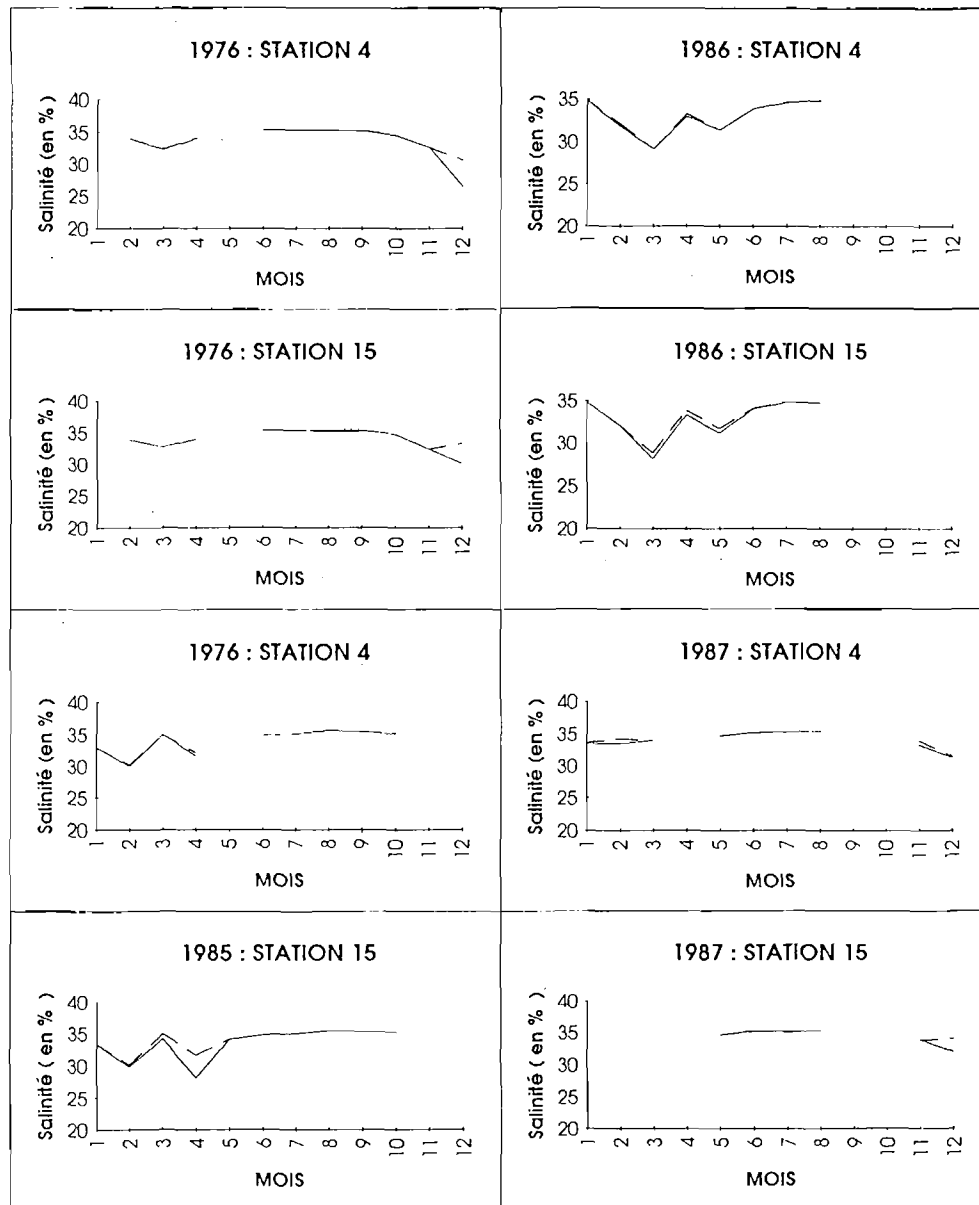
La Station n° 15, au niveau de la bouée du Men er Roué, située dans la baie de Quiberon.

A chaque fois, les données de surface et de fond ont été notées.

La mesure en surface est effectuée à un mètre de celle-ci et la mesure au fond à un mètre au-dessus du sol.

### 1.4.1. La salinité

A l'Est du Mor-Braz, l'évolution saisonnière de la salinité des eaux est conditionnée par les apports d'eau douce issus principalement de la Vilaine mais aussi occasionnellement de la Loire. La pénétration des eaux ligériennes est elle-même conditionnée à l'établissement des vents favorables du secteur Sud-Est à Sud-Ouest (Salomon et Lazure, 1988).



**Figure 1-2 : Salinités des eaux de surface ( — ) et de fond ( - - - )  
sur plusieurs années**

Station 15 : Men er Roue (baie de Quiberon)

Station 4 : Trého (sortie de chenal de la Trinité sur Mer)

Source IFREMER

Les variations ne sont pas importantes d'une année à l'autre

L'évolution saisonnière des débits des fleuves concernés favorise l'apparition de dessalures marquées en Baie de Vilaine durant la période hivernale et la période printanière, comme l'a indiqué Maggi sur ses données de 1986. Ces dessalures peuvent atteindre Belle-Ile ou Houat et nuire au développement de l'étrille ou bien repousser son extension. En effet, celles-ci ne se trouvent pas pêchées à l'embouchure de la Vilaine jusqu'à une ligne allant environ du plateau des Mâts au Nord-Est de l'île Dumet. La raréfaction ou l'absence de cette espèce dans cette zone peut donc être liée à la baisse de salinité.

Par contre, dans la partie Ouest du Mor-Braz, nous n'enregistrons pas de forte dessalure. En effet, selon les stations et les années prises en référence (figure 1-2), la salinité varie entre 25 ‰ et 35 ‰. Les différences de salinité entre le fond et la surface sont négligeables. Lorsqu'elles se manifestent, c'est au printemps, surtout pendant les mois de février, mars, avril et mai.

Par exemple, en 1985, au niveau de la station n° 15, la différence de salinité entre la surface et le fond est extrême et s'élève à 3,6 ‰ au mois d'avril.

Dans le Golfe du Morbihan, les dessalures existent mais sont surtout sensibles dans le bassin oriental. Les étrilles n'y résident pas. A l'Ouest, les forts courants brassent sans cesse les apports de la rivière d'Auray, ce qui homogénéise la salinité, comme cela peut se vérifier grâce au R.N.O (Réseau National d'Observation). Les étrilles sont pêchées uniquement dans ce secteur.

De façon générale, les variations de salinité sont insignifiantes d'une année sur l'autre dans des zones où vivent les étrilles et la raréfaction soudaine de celles-ci à partir de 1986 ne peut donc pas être liée uniquement à ce paramètre.

### 1.4.2. La température

D'une façon générale, l'évolution saisonnière de la température de l'eau présente le caractère classique des écosystèmes côtiers à cette latitude : la température des eaux de surface est minimale en janvier et février, puis augmente rapidement pendant la période printanière pour atteindre les maximums estivaux durant les mois de juillet et août (Clément, 1987). Selon les années et les stations citées précédemment, celle-ci va environ de 4° en hiver à 20 ° en été (Figure 1-3)

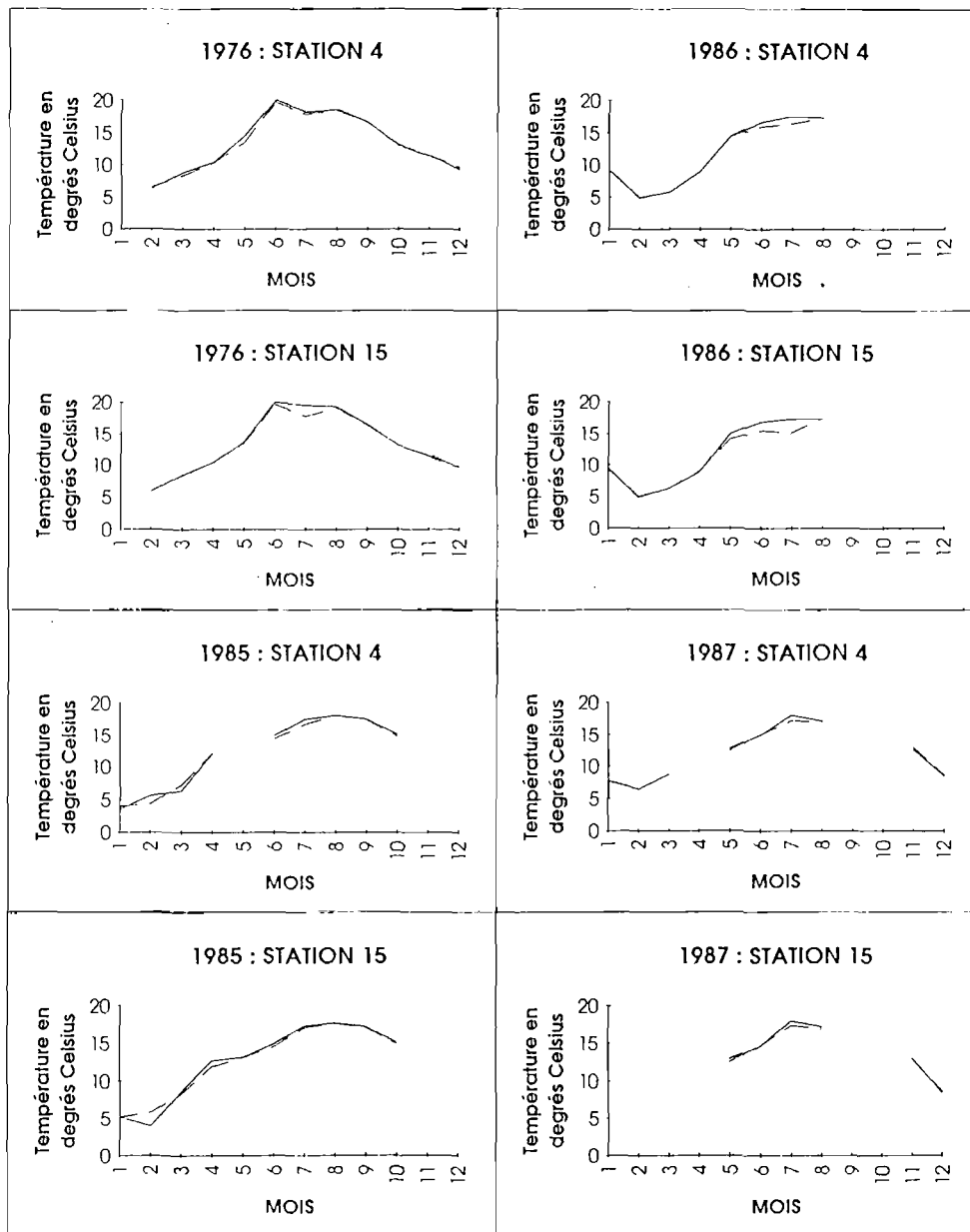


Figure 1-3 : Températures des eaux de surface (—) et de fond ( - - - ) sur plusieurs années

Station 15 : Men En Roué (baie de Quiberon)

4 : Sortie de chenal de La Trinité sur Mer

Les variations ne sont pas importantes d'une année à l'autre.

La thermocline est peu marquée et saisonnière. Clément (1987) note que durant l'été, le gradient de température peut atteindre 8 à 9 °C entre la surface et le fond. Une stratification thermique des eaux de la baie est susceptible de se mettre en place dès le début de l'été et pour toute la période estivale.

Sur la figure 1-3 et d'une manière générale, les eaux de surface sont un peu plus chaudes, de deux degrés maximum, que les eaux du fond, exception faite de l'année 1985 où nous observons l'inverse en fin d'hiver et début de printemps: l'hiver étant rigoureux, la température de l'eau de surface subissait une baisse très sensible de température.

Mais, au total, la température, comme la salinité, n'a pas varié dans des proportions hors limites par rapport aux années de référence 1976 et 1985 et aucun phénomène analogue à celui qui s'était produit en 1982 en Baie de Vilaine ne semble avoir eu lieu. En effet à cette époque, en Baie de Vilaine, les effets conjoints des apports d'eau douce en période hivernale et printanière, du réchauffement des eaux au printemps et en été, et de la faiblesse des courants de marée avaient permis l'établissement d'une stratification des eaux pendant une partie de l'année.

Au printemps, l'alternance de périodes de stratification et d'homogénéisation de la colonne d'eau avait créé des conditions favorables au développement du phytoplancton, aboutissant à un phénomène d'eau colorée. Ce dernier avait été favorisé par des fertilisations d'origine fluviale intenses. Ces eaux colorées étaient dues à des concentrations élevées de différentes diatomées, suivies par une efflorescence de dinoflagellés dont le plus connu est *Dinophysis sacculus*, responsable de la toxicité de certains coquillages filtreurs. Un phénomène d'hypoxie entraîna de nombreuses mortalités d'organismes marins. En 1986, rien de tel n'ayant été observé, il est donc exclu d'expliquer la raréfaction de l'étrille par une anoxie du milieu marin.

Ainsi, le Mor-Braz, par sa définition géographique, par sa courantologie, par ses caractères physico-chimiques et par l'évolution de ses sels nutritifs constitue une entité fragile et où les équilibres sont instables. Mais aucune grave anomalie liée à un paramètre physico-chimique n'a été décelée permettant d'expliquer la raréfaction de l'étrille et les mortalités observées.

**2 - PECHE DE L'ETRILLE  
ET EVALUATION DE LA PRODUCTION**

## **2. PECHE DE L'ETRILLE ET EVALUATION DE LA PRODUCTION**

### **2.1. Introduction**

Le Mor-Braz constitue une entité homogène à vocation mixte : conchylicole et halieutique. Trois types d'exploitation sont concernés par cette pêche dans cette zone : les chalutiers et les caseyeurs qui pêchent cette espèce de façon accessoire et les caseyeurs qui la capturent en priorité. Les deux premiers types d'exploitation ayant été étudiés par Wilhelm en 1985, seule la pêche "ciblante" cette espèce sera prise en compte dans le présent chapitre. Sur les trois quartiers maritimes concernés : Auray, Vannes et Saint-Nazaire, les deux premiers seulement abritent des caseyeurs spécialisés dans la pêche de l'étrille. Chacun de ces quartiers comptent plusieurs stations tournées vers cette activité : La Trinité-sur-mer et Locmariaquer pour Auray, Larmor-Baden et Séné pour Vannes.

Etant donné l'homogénéité de la flottille et de l'activité de pêche, les caractéristiques techniques de celles-ci seront présentées à l'aide d'histogrammes et de valeurs moyennes.

Au cours de ce chapitre et dans un premier temps, nous nous attacherons à décrire l'évolution de la flottille et de l'effort de pêche de 1970 à 1988 au niveau de ces quartiers. Nous présenterons dans un deuxième temps les zones, le calendrier, et les techniques de pêche. Puis nous évaluerons la production, estimée par différentes méthodes dont notamment des enquêtes auprès des pêcheurs et les tonnages obtenus seront alors comparés à des chiffres exacts, mais partiels, de production. Enfin, à partir de données provenant des Affaires Maritimes, nous donnerons la tendance du tonnage d'étrilles dans différents quartiers à partir de 1987, avec en parallèle des chiffres de production sur le tourteau, autre crabe très exploité dans cette zone.



## 2.2. La flottille et les hommes de 1970 à 1988

Pour suivre l'évolution de la flottille et de l'effort de pêche jusqu'en 1980, nous nous référerons à "l'étude préalable à la gestion des Crustacés en Bretagne" (Autissier *et al.*, 1981). A partir de 1984, et afin d'avoir une tendance générale jusqu'à nos jours, nos données seront juxtaposées aux précédentes car obtenues par des méthodes identiques.

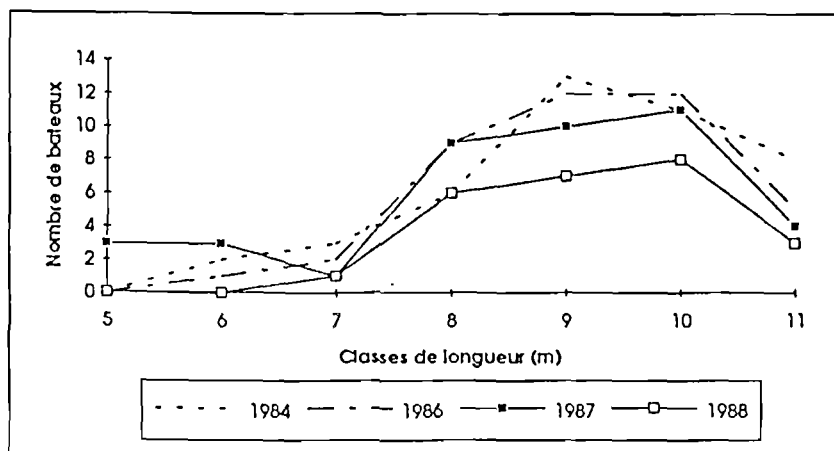


Figure 2-1 : Composition en longueur (m) de la flottille des caseyeurs

La flottille apparaît homogène

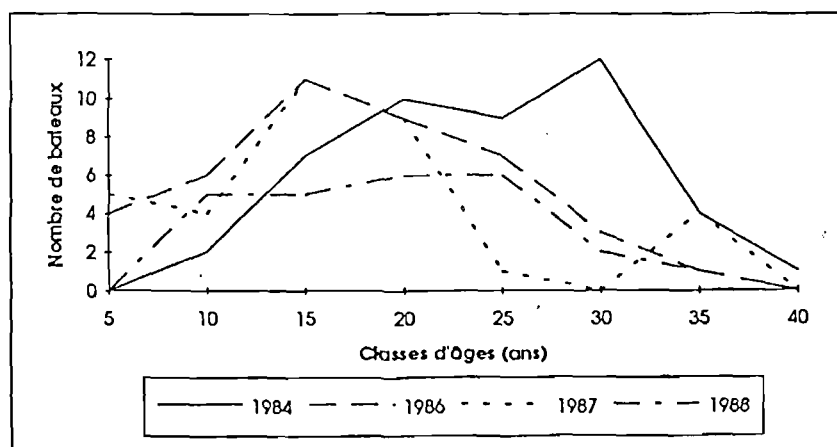


Figure 2-2 : Composition en âge de la flottille des caseyeurs

Année	Nombre de bateaux	Age moyen (ans)	Jauge (tonneaux)	Puissance moyenne (CV)	Nombre d'hommes embarqués	Nombre de levées par an
-------	-------------------	-----------------	------------------	------------------------	---------------------------	-------------------------

**LOCMARIAQUER  
LA TRINITE-SUR-MER**

1975	8	15	1.7	4		
1980	10	11.5	3.8	32.6	18	277000
1984	8	14	4.4	62	11	268550
1986	7	16.5	4.2	52.6	9	226100
1987	6	12.3	4.2	59.7	7	178850
1988	5	13.5	4.9	63	6	186650

**LARMOR-BADEN - SENE**

1970	6	6	5.4	37		
1975	9	7	5.3	43		
1980	12	9.5	5.7	45.9	17	177435
1984	17	18	5.2	60	24	391250
1986	13	18	5.2	55.1	20	308725
1987	13	17.5	5.7	65.3	21	276260
1988	5	22	6	52.4	7	66900

**SARZEAU**

1970	25	12	3.6	26.9		
1975	37	10	3.6	53.3		
1980	37	13	3.9	36.5	52	680500
1984	21	12	5.1	73	34	719300
1986	21	13.2	4.1	71.8	35	626575
1987	17	14	4.8	68.9	26	571215
1988	15	16.4	4.6	71	23	266225

**Tableau 2-1 : Evolution de la flottille**

**dans les quartiers d'Auray et de Vannes à partir de 1970**

Les unités sont petites avec une puissance moyenne croissante au fil des années.

L'âge des bateaux est élevé. A partir de 1986, le nombre de casiers a diminué

Année	Nombre de bateaux	Age moyen (ans)	Longueur moyenne (m)	Jauge moyenne (tonneaux)	Puissance moyenne (CV)	Nombre d'hommes embarqués	Nombre de levées par an
1975	54						
1980	59						1135000
1984	46	22.4	8.7	5	62.2	69	1379200
1986	41	15.3	8.7	5	65	64	1157400
1987	36	15.5	8.8	5	67.2	54	826325
1988	25	17.4	8.6	5	65	36	521775

**Tableau 2-2 : Caractéristique de la flottille des caseyeurs  
dans les quartiers d'Auray et de Vannes**

En 1975, 54 caseyeurs étaient concernés par la pêche de l'étrille, 46 en 1984 et seulement 25 en 1988. Ces unités ont toujours été très petites (2 à 6 tonneaux), avec cependant une puissance moyenne croissante au fil des années liée au modernisme. L'âge des bateaux est élevé (15 ans en 1986 et 17 ans en 1988 en moyenne), ce qui traduit un manque de dynamisme de la flottille (tableaux 2-1, 2-2 et figures 2-1, 2-2).

L'effort de pêche a été approximativement multiplié par trois entre 1970 et 1980, puis a stagné entre 1980 et 1986 et enfin a considérablement diminué depuis cette date quels que soient les quartiers.

Ainsi, au total, le nombre de casiers levés est passé de 1 135 000 en 1980 (pour 59 bateaux) à 1 379 200 en 1984 (pour 46 bateaux) et à 521 775 en 1988 (pour 25 bateaux).

### **2.3. Les zones de pêche**

Les zones de pêche selon les différentes stations ont été représentées carte 1-3.

Globalement, elles s'étendent de La Trinité à la Pointe de Penvins et concernent des secteurs comme Locmariaquer, Méaban, la Pointe du Grand-Mont et celle de Saint-Jacques. L'île Dumet et le Golfe dans sa partie Ouest font également partie des zones fréquentées par les caseyeurs.

Environ 70 % des casiers sont posés sur le plateau de Saint-Jacques.

### **2.4. Le calendrier des pêches**

L'étrille est pêchée toute l'année mais de façon plus ou moins intensive : en effet, de juillet à février, beaucoup de caseyeurs pêchent la crevette; en mai, certains capturent la seiche. Pendant ces saisons, le nombre de casiers à étrilles diminue, cela se vérifiant surtout à Sarzeau. En outre, quelques pêcheurs qui vont à la civelle en hiver, ou posent des filets à rougets en été, pêchent l'étrille pendant les autres mois.

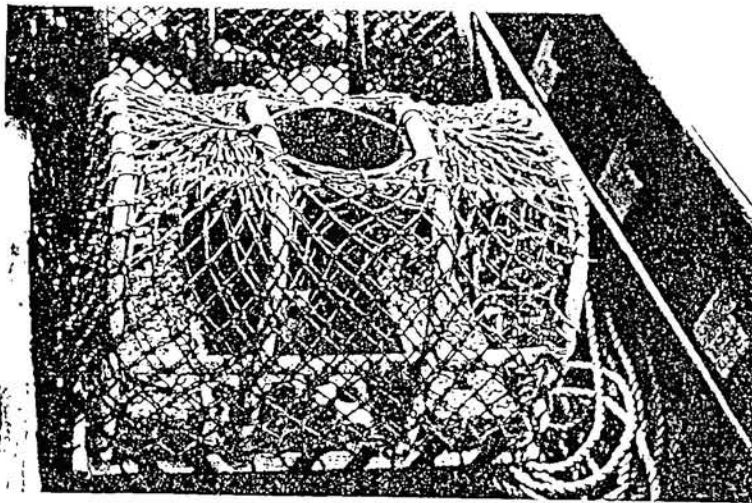
## 2.5. La technique de pêche

### 2.5.1. Les casiers et les filières

Il existe deux principaux types de casier (figure 2-3):

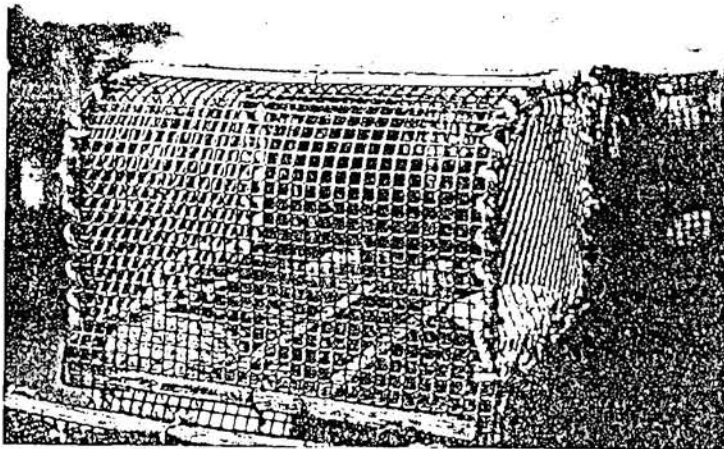
- le casier à mailles carrées ;
- le casier à mailles losangiques simples ou doubles.

Les armatures se font de plus en plus en matière plastique, pour des raisons de commodité.



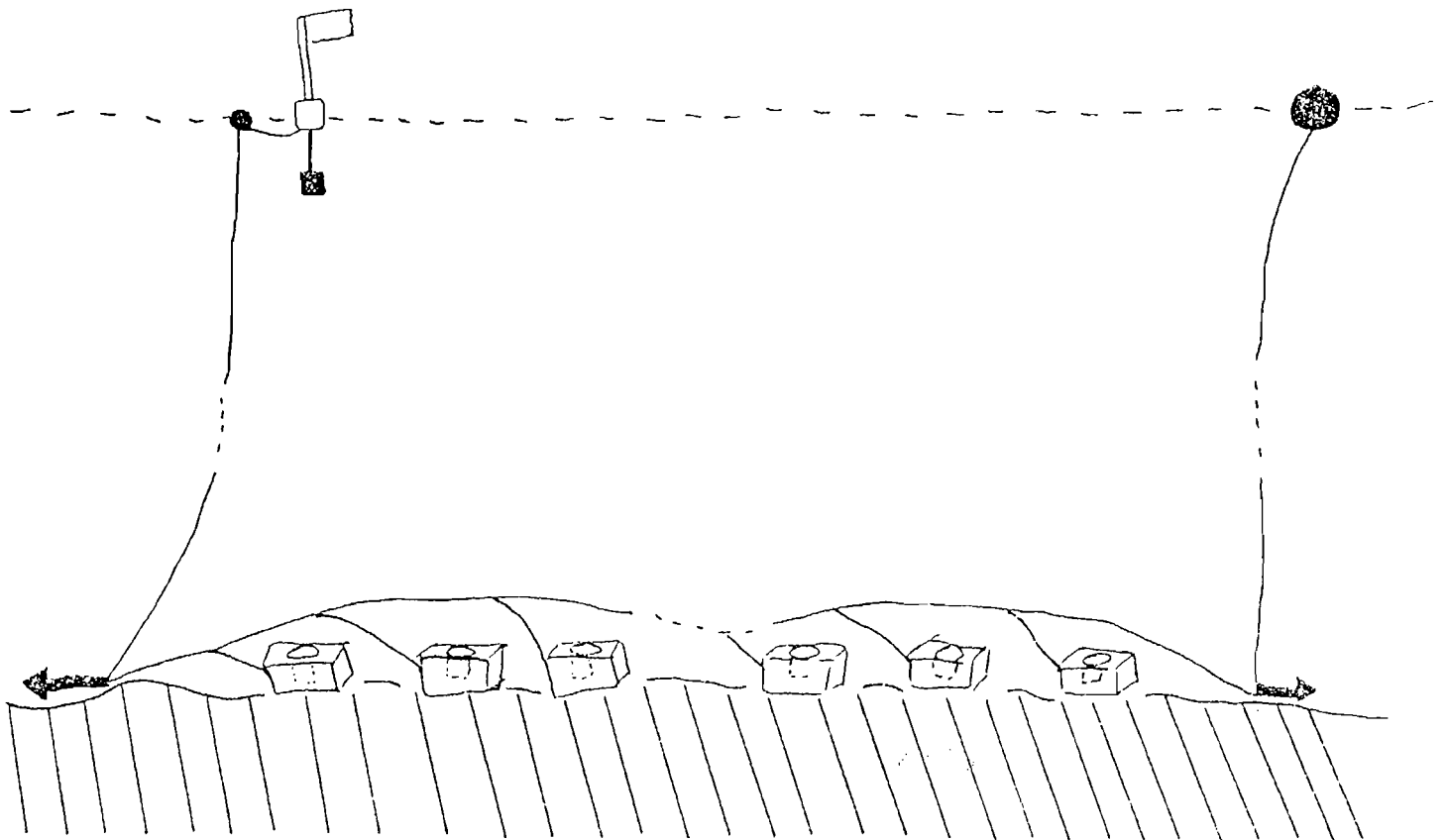
Côté de la maille : 30 mm  
Bases du casier : 38 x 48 cm<sup>L</sup>

Figure 2-3 : Les deux principaux types de casier

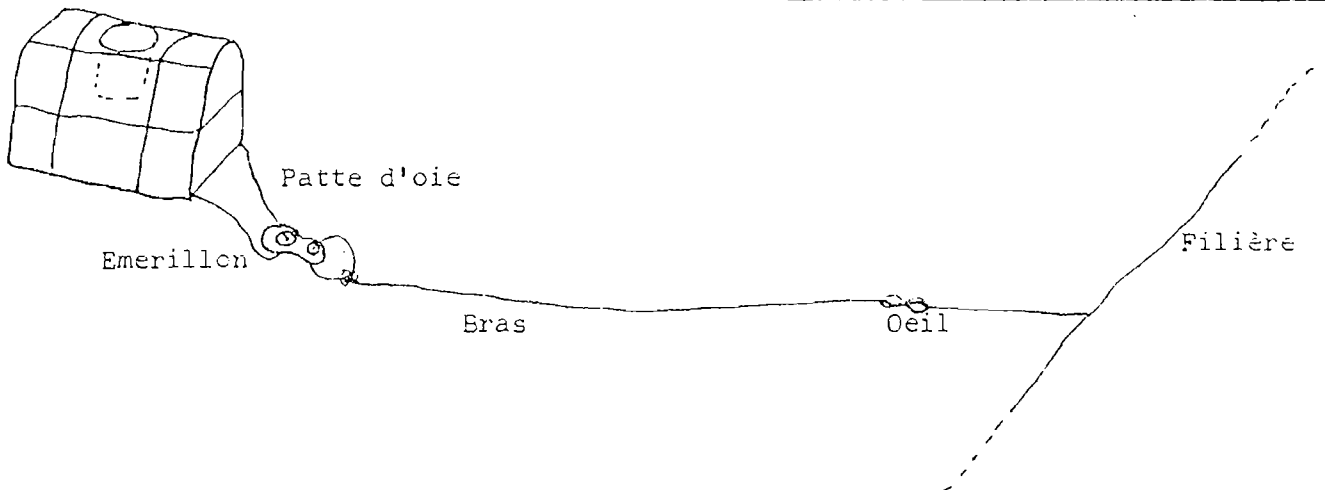


Côté de la maille : 24 mm  
Bases du casier : 49 x 42 cm<sup>L</sup>

La filière est composée de 10 à 20 casiers reliés entre eux par des cordages d'une vingtaine de mètres, comme cela est représenté figure 2-4.



Position de la filière sur le fond



**Figure 2-4 : Montage de casier sur une filière  
et position de celle-ci sur le fond**  
(Autissier et al, 1981)

### **2.5.2. Les appâts**

Les étrilles sont appâtées par du poisson très frais, les espèces les plus utilisées étant le chinchard et le tacaud. La seiche, en avril-mai, constitue également une boîte de choix. Quelquefois, des poissons dont on a enlevé au préalable les filets, sont employés.

Parfois, les marins pêchent directement leur appât en posant par exemple des filets près de chez eux, mais la plupart du temps, ils l'achètent soit en criée, soit directement à des chalutiers.

### **2.5.3. Le travail en mer**

Les casiers sont vidés les uns après les autres. Les étrilles non commercialisables, car molles ou trop petites, sont rejetées à la mer et il arrive que les pêcheurs séparent les grosses étrilles des petites : les plus grosses étant vendues au détail donc plus cher.

Les étrilles sont placées dans des caisses bien remplies en hiver (en moyenne 30 Kg par caisse), et moins pleines en été, qui sont rangées au fur et à mesure dans le vivier, dans un écoulement continu d'eau.

A l'arrivée, les caisses sont attachées en file par un bout derrière le bateau ou la barque, en surface la plupart du temps. Elles flottent grâce à une plaquette en polystyrène placée au préalable sur les animaux. Les premières caisses restent ainsi pendant au moins une semaine avant commercialisation.

## **2.6. L'évaluation de la production**

Tout diagnostic de l'état d'une pêcherie nécessite une connaissance des débarquements. Or, lorsque l'espèce en question ne passe pas en criée, lorsqu'elle est vendue dans de nombreux petits ports et en partie au détail, obtenir des chiffres de production fiables devient un problème très délicat, à tel point que les données officielles - en l'occurrence sur l'étrille - se trouvent très sous-estimées. Ainsi, pour avoir des chiffres les plus exacts possibles, aucune source de renseignement ne doit être mise à l'écart, car chacune d'entre elles apporte des éléments complémentaires qui peuvent être pris en compte.

Quelques-unes des pistes explorées sont énumérées ci-dessous, la liste n'étant pas exhaustive. Citons notamment :

-l'enquête auprès des mareyeurs ;

-l'enquête auprès des chauffeurs de camion transportant les étrilles vers l'Espagne;

-l'enquête directe auprès des pêcheurs.

### **2.6.1. L'enquête auprès des mareyeurs**

Au total quatre intermédiaires ont été contactés et répondu favorablement mais un seul d'entre eux nous a fourni ses chiffres de production par mois et globalement. En outre, les bateaux concernés ne lui livrent pas régulièrement et certains des pêcheurs vendent une partie non négligeable de leur production au détail. Ces chiffres n'ont donc pas été utilisés pour estimer une moyenne de production par bateau.

### **2.6.2. L'enquête auprès des chauffeurs de camion**

Jusqu'en 1987, presque tous les mercredis, environ les 2/3 de la production s'acheminent vers l'Espagne en camions viviers. Ces derniers sont donc les points de concentration de l'offre. Sur quatre chauffeurs, un seul a fourni le poids mensuel de la marchandise qu'il achète lui-même à un mareyeur agissant donc comme un deuxième intermédiaire.

Cependant, il n'a pas été possible de déterminer quelle était la part de sa production par rapport à celle de ses collègues. Ses chiffres, globaux, ne purent donc être utilisés pour évaluer la production par bateau.

### **2.6.3. L'enquête auprès des pêcheurs**

Environ 90 % des pêcheurs en 1986 ont été contactés pour essayer d'obtenir des chiffres de production sur plusieurs années mais seulement deux personnes fournirent des carnets de pêche complets entre 1984 et 1988 dans une station bien déterminée. Ces productions seront qualifiées d'"exactes" par la suite mais elles ne permettent pas de cerner les débarquements dans les autres stations maritimes. En effet, comme nous l'avons vu page 43, les zones de pêche étant différentes d'une station à l'autre, il est nécessaire, pour avoir une idée globale de l'évolution de la production, de se référer à des données complémentaires que les pêcheurs peuvent fournir. Dans ce but, la méthode retenue consiste donc à recueillir le maximum d'informations possibles auprès de ceux-ci, sur leurs nombres de sorties en mer et leurs estimations de production. Ces dernières peuvent être recoupées pour une zone de pêche et un mois bien précis.

Ainsi, la procédure suivante a été retenue : un calendrier et un effort de pêche par bateau ont été établis pour les années 1984, 1986, 1987 et 1988, et les rendements moyens par casier et par zone de pêche ont été évalués. Ensuite ces données ont été conjuguées pour estimer la production par mois, sur l'ensemble de la flottille.

Pour le nombre de sorties par mois, des carnets de pêche de différents caseyeurs ont été pris en référence, ces sorties étant liées, en hiver, aux conditions météorologiques défavorables et au printemps ou en été à la mise à terre des bateaux pour l'entretien.

La production a été alors déduite pour les différents quartiers et les résultats obtenus par mois sont récapitulés dans les tableaux 2-3, 2-4, 2-5, et figure 2-5.



MOIS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOTAL
<b>LA TRINITE LOCMARIA QUER</b>													
Nbre de sorties	15	15	15	20	20	20	20	20	20	20	15	15	
Nbre de casiers levés	19650	14550	14550	8700	12000	12000	26600	25800	29000	21750	21750	21750	228100
Production (Kg)	10350	1455	1455	870	1200	2400	7980	7740	8700	8700	6525	6525	63900
<b>LARMOR-BADEN SENE</b>													
Nbre de sorties	15	15	15	20	20	20	20	20	20	20	15	15	
Nbre de casiers levés	20325	20325	18825	23100	20100	22100	28500	28500	31500	39500	29625	26325	398725
Production (Kg)	7450	2332	2182	2950	2370	3450	6795	7780	12265	7390	6664	5392	69050
<b>SARZEAU</b>													
Nbre de sorties	15	15	15	20	20	20	20	20	20	20	15	15	
Nbre de casiers levés	35175	44175	45675	60900	54100	77500	76100	61700	62300	37100	32925	32525	620575
Production (Kg)	20340	4442	4567	11670	25010	14590	20865	21120	23065	1710	6404	9979	175782
TOTAL PRODUCT.(Kg)	40140	8249	8204	16490	28580	20440	35640	35640	44030	27800	21623	21896	308732
TOTAL Nbre casiers	15150	79050	79050	92700	86200	111600	131200	116000	122800	98350	64300	61000	1157400
Rendement (Kg/casier)	0.63	0.10	0.10	0.17	0.33	0.18	0.27	0.32	0.36	0.28	0.26	0.27	0.27

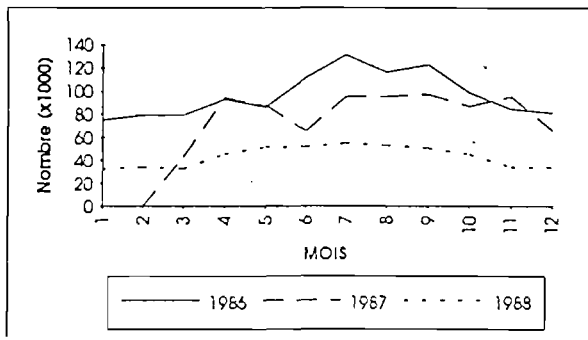
**Tableau 2-3 : Evaluation de la production  
dans les quartiers d'Auray et de Vannes en 1986  
(309 tonnes au total)**

MOIS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOTAL
<b>LA TRINITE LOCMARIA QUER</b>													
Nbre de sorties	0	0	10	20	20	15	20	20	20	20	20	15	180
Nbre de casiers levés	0	0	9200	18400	18400	13800	20400	20400	20400	20400	21400	16050	178850
Production (Kg)	0	0	2300	5520	4600	2760	6120	6120	6120	6120	6420	2407	45457
<b>LARMOR-BADEN SENE</b>													
Nbre de sorties	0	0	10	20	20	15	20	20	20	18	20	15	178
Nbre de casiers levés	0	0	13750	26500	25500	22125	31900	31900	34900	31410	34900	21375	276290
Production (Kg)	0	0	3150	7400	5800	5267	9570	9570	9320	8388	9320	3657	71442
<b>SARZEAU</b>													
Nbre de sorties	0	0	10	20	20	15	20	20	20	18	20	15	178
Nbre de casiers levés	0	0	20480	47790	43700	25175	42920	42900	41700	34830	35700	29040	371215
Production (Kg)	0	0	4952	11927	10925	7294	15022	15015	16680	10449	7740	2904	102048
TOTAL PRODUCT.(Kg)	0	0	9542	24647	21325	15341	30712	30705	32120	24957	23480	8948	221977
TOTAL Nbre casiers	0	0	43410	94690	87600	65100	95220	95200	97000	66640	95000	66465	826325
Rendement (Kg/casier)	0	0	0.22	0.26	0.24	0.24	0.32	0.32	0.33	0.29	0.25	0.13	0.27

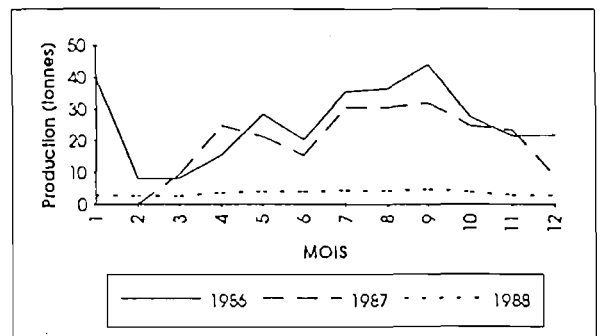
**Tableau 2-4 : Evaluation de la production  
dans les quartiers d'Auray et de Vannes en 1987  
(222 tonnes)**

MOIS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOTAL
<b>LA TRINITE LOCMARIAQUER</b>													
Nbre de sorties	15	15	15	20	20	20	20	20	20	20	15	15	215
Nbre de casiers levés	13350	11850	10350	15800	17800	17800	18400	18400	16400	17800	13350	13350	185650
Production (Kg)	2002	1777	1552	2370	2670	2670	2760	2760	2760	2670	2002	2002	27995
<b>LARMOR-BADEN SENE</b>													
Nbre de sorties	15	15	15	20	20	20	20	20	20	20	15	15	215
Nbre de casiers levés	2700	2700	2700	3500	3500	3500	9400	9400	11200	7200	5400	5400	66900
Production (Kg)	162	162	162	216	216	216	564	564	1120	432	324	324	4462
<b>SARZEAU</b>													
Nbre de sorties	15	15	15	20	20	20	20	20	20	20	15	15	215
Nbre de casiers levés	16725	19725	19725	26300	30300	30300	27300	25300	21300	20500	15375	15375	268225
Production (Kg)	669	789	789	1052	1212	1212	1092	1012	852	820	615	615	10729
TOTAL PRODUCT.(Kg)	2633	2726	2503	3638	4098	4098	4416	4336	4732	3922	2941	2941	43184
TOTAL Nbre casiers	32775	34275	32775	45700	51700	51700	55100	53100	50900	45500	34125	34125	521775
Rendement (Kg/casier)	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.08	0.09	0.09	0.09	0.09	0.08

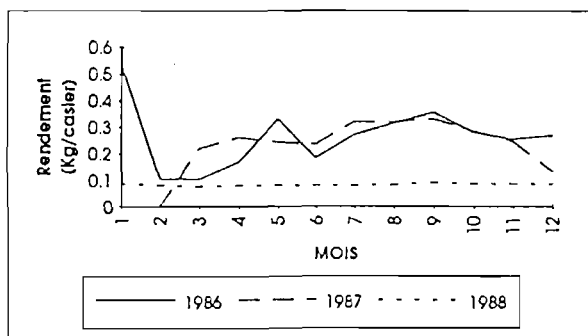
**Tableau 2-5 : Evaluation de la production  
dans les quartiers d'Auray et de Vannes en 1988  
(43 tonnes au total)**



**Fig. 2-5 a : Nombre de casiers levés**



**Fig. 2-5 b : Evaluation de la production**



**Fig. 2-5 c : Evaluation des rendements**

**Figures 2-5 : Pêche au casier dans les quartiers d'Auray et de Vannes**

La production, de même que les rendements, ont considérablement chuté à partir de 1986

Il apparaît très clairement que les débarquements ont diminué dans des proportions considérables entre 1986 et 1988, ceux-ci passant de 309 tonnes en 1986 à 43 tonnes en 1988, alors que l'effort de pêche a été réduit de 55 % dans le même temps.

Cette diminution s'est faite sentir à partir des mois d'hiver et malgré le recrutement (arrivée dans la pêcherie de jeunes crabes capturables) important remarqué par les pêcheurs en automne, les rendements n'ont pas réussi à s'accroître.

Afin de cerner les débarquements de façons différentes, nous avons tenté d'utiliser des méthodes reposant soit sur des chiffres "ponctuels" soit sur des données "exactes" de production.

#### **2.6.4. L'évaluation par la méthode de l'échantillonnage stratifié**

D'avril à décembre 1986, des subdivisions par station maritime ont été réalisées. A l'intérieur de chacune de ces subdivisions, des strates  $h$  ( $h = 1$  à  $H$ ) spatio-temporelles ont été définies, par période de un à deux mois.

Pour chacune de ces strates, l'échantillonnage a eu lieu à deux niveaux (figure 2-6):

1° niveau : jour

2° niveau : bateau

Dans chaque strate, sur un total de  $N_h$  jours,  $n_h$  jours ont été échantillonnés de façon aléatoire ( $n_h=2$  à  $4$ ). A l'intérieur de chaque jour, sur une flottille de  $M_{hi}$  bateaux, une enquête téléphonique a permis d'obtenir la production de  $m_{hi}$  bateaux tirés au hasard. Le calcul de la production totale a été réalisé selon les formules de Cochran (1977). Les résultats sont récapitulés tableau 2-6.

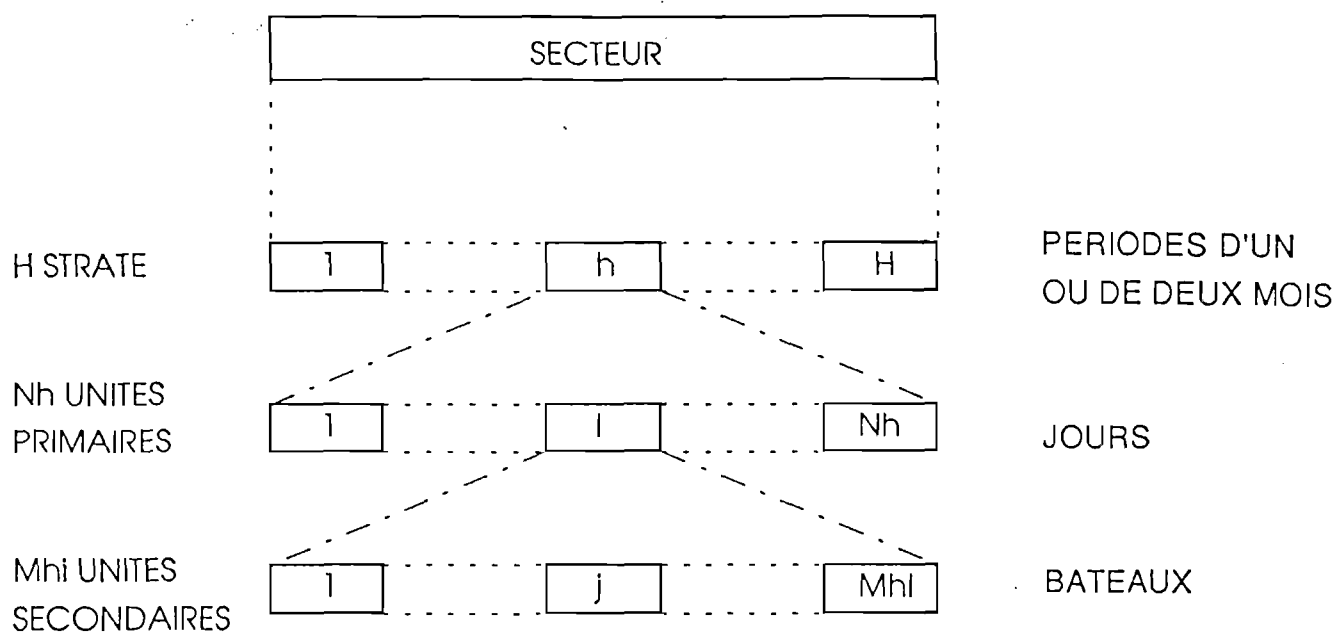


Figure 2-6 : Principe de l'échantillonnage stratifié

Il apparaît qu'ils sont globalement inférieurs à ceux obtenus par la méthode précédente (tableau 2-7). Le fait de ne téléphoner aux pêcheurs qu'une à deux fois dans le mois ne permet pas de cerner la production dans les meilleures conditions possibles et il est toutefois difficile d'envisager de demander aux pêcheurs une collaboration encore plus étroite dans ce genre de travail.

SECTEUR	STRATE	VARIANCE JOUR		VARIANCE BATEAU		PRODUCTION TOTALE (KG)	VARIANCE TOTALE	COEF VAR.
		échant.	moyenne	échant.	moyenne			
LA TRINITE	Avril-Mai	21700	6691	27725	0	6200	10705333	0.52
	Juin-Juillet	11250	5344	3650	0	5800	8550000	0.5
	Août-Sept.	33153	15748	11306	2353	13250	26437250	0.38
	Oct-Nov.	43512	20513	11517	2389	20037	28040322	0.26
	Décembre	1012	481	850	142	7500	820500	0.12
LARMOR-BADEN SENE	Avril-Mai	10390	3204	3104	751	7853	5975911	0.31
	Juin Juillet	3016	1433	222	10	7313	2315248	0.2
	Août-Sept.	1458	693	344	98	9720	1308720	0.11
	Ocl-Nov.	1800	849	307	62	7920	1519008	0.15
	Décembre	2178	944	1188	465	4095	806325	0.21
SARZEAU	Avril-Mai	1152	547	5659	850	30390	4437165	0.06
	Juin-Juillet	66759	31710	435	51	13388	51070684	0.53
	Août-Sept.	17298	8217	548	225	16680	14324340	0.22
	Oct-Nov.	584	276	333	102	14364	653312	0.05
	Décembre	450	195	225	51	4975	114500	0.06

**Tableau 2-6 : Production d'étrilles dans le Mor-Braz, estimée par échantillonnage stratifié en 1986**

Station	Mois	Production obtenue par la méthode d'échantillonnage stratifié	Production obtenue par l'enquête auprès des pêcheurs	Ecart entre les 2 méthodes (en %)
La Trinité	Avril-Mai	6200	1200	-81
	Juin-Juillet	5800	10380	79
	Août-Septembre	13250	16440	24
	Octobre-Novembre	20037	15225	-24
	Décembre	7500	6525	-13
Larmor-Baden Séné	Avril-Mai	7853	2370	-70
	Juin-Juillet	7313	10245	40
	Août-Septembre	9720	20045	106
	Octobre-Novembre	7920	14084	78
	Décembre	4095	5392	32
Sarzeau	Avril-Mai	30390	54100	78
	Juin-Juillet	13388	35455	165
	Août-Septembre	16680	44185	165
	Octobre-Novembre	14364	20114	40
	Décembre	4975	9979	101

**Tableau 2-7 : Comparaison entre deux méthodes d'évaluation de la production dans le Mor-Braz en 1986**

L'évaluation obtenue lors de l'enquête auprès des pêcheurs est plus fiable que celle provenant de la méthode d'échantillonnage stratifié

### **2.6.5. Test sur la fiabilité de nos résultats à partir de chiffres "exacts" de production**

#### **2.6.5.1. Le rendement par casier**

Pour estimer le rendement en kg par casier, à partir de nos échantillonnages, nous avons procédé par station maritime, pour être en mesure, par la suite, de les comparer avec nos évaluations à partir des données des pêcheurs. Ces rendements, récapitulés tableau 2-8 sont comparés d'une part à l'enquête auprès des pêcheurs et d'autre part à des données extraites des carnets de pêche de deux caseyeurs. Leurs valeurs vont de 0.03 à 0.46 Kg/casier selon les mois. Ces chiffres sont eux-mêmes inférieurs aux données recueillies par Wilhelm en 1985 dans des secteurs identiques (0.03 à 0.11 Kg/casier en 1986 contre 0.08 à 0.44 en 1985).

Mois	Enquête auprès des pêcheurs	Carnet de pêche		Bateau échantillonné
		n°1	n°2	
Janvier	0.53	0.5	0.2	
Février	0.1	0.22	0.01	
Mars	0.1	0.05	0.01	0.11
Avril	0.1	0	0.22	0.08
Mai	0.1	0	0.38	0.11
Juin	0.2			0.14
Juillet	0.3	0.07	0.17	0.03
Août	0.3	0.36	0.38	
Septembre	0.3	0.5	0.08	0.46
Octobre	0.4	0.33	0.35	
Novembre	0.3	0.22	0.23	0.25
Décembre	0.3	0.38	0.24	0.32

**Tableau 2-8 : Comparaison entre les rendements obtenus (kg/casier) par différentes méthodes en 1986**

Au regard des carnets de pêche obtenus et des bateaux échantillonnés, l'enquête auprès des pêcheurs apparaît fiable

### **2.6.5.2. Les carnets de pêche de caseyeurs**

En 1986, un caseyeur possédant 400 casiers a pêché un total de 15 874 Kg et en 1987 avec 420 casiers, 18 900 Kg. Nos évaluations conduisent respectivement à 11 610 Kg et 24 381 Kg, soit des écarts de + 27 % et de - 29 %.

Un autre pêcheur a capturé un total de 9 421 Kg avec 220 casiers en 1986 et notre estimation a conduit à un total de 12 771 Kg, soit un écart de + 36 %.

En outre, à partir de 1983, l'évolution de la production de ces deux caseyeurs sur la base de 200 casiers est représentée graphiquement figure 2-7; elle laisse apparaître une certaine variabilité jusqu'en 1985 et une chute plus nette à partir de 1986.



**Figure 2-7 : Production de deux caseyeurs sur la base de 200 casiers**

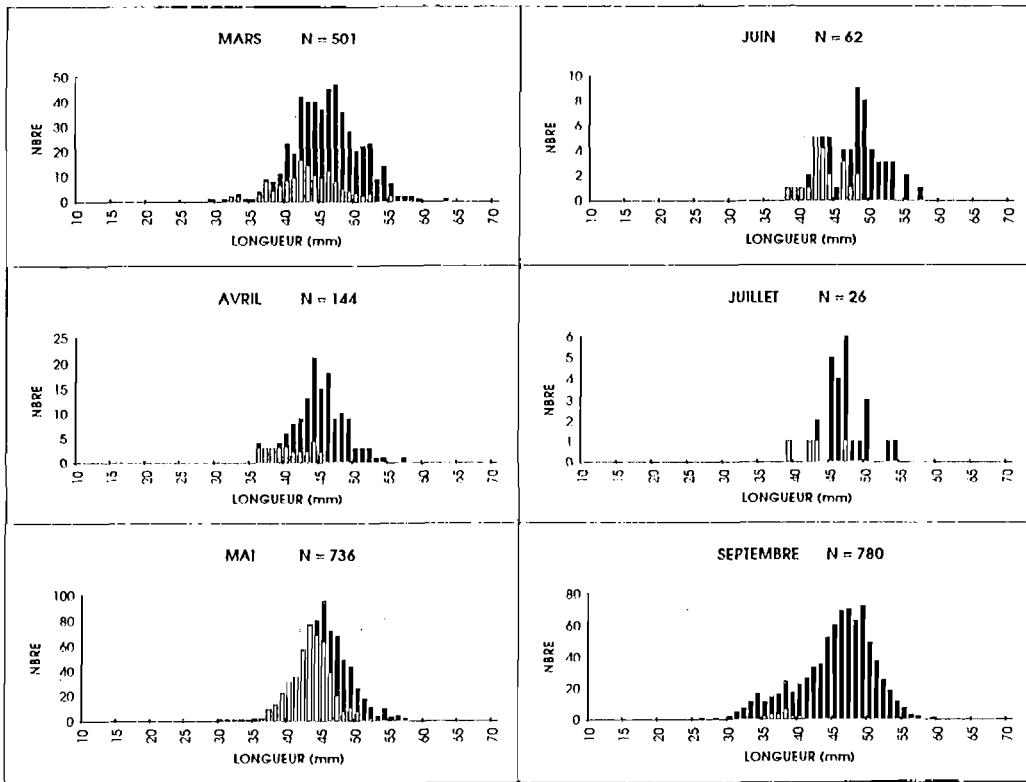
A partir de 1986 la production chute nettement

En conclusion, l'évaluation de la production par la méthode de l'échantillonnage stratifié nécessiterait, pour être performante, d'augmenter le nombre de strates et à l'intérieur de celles-ci de multiplier les échantillonnages. Ce travail est difficilement réalisable dans la pratique surtout sur une très<sup>2</sup> longue période. L'idéal serait d'obtenir des carnets de pêche bien tenus mais aucune obligation n'existe à ce sujet chez les pêcheurs.

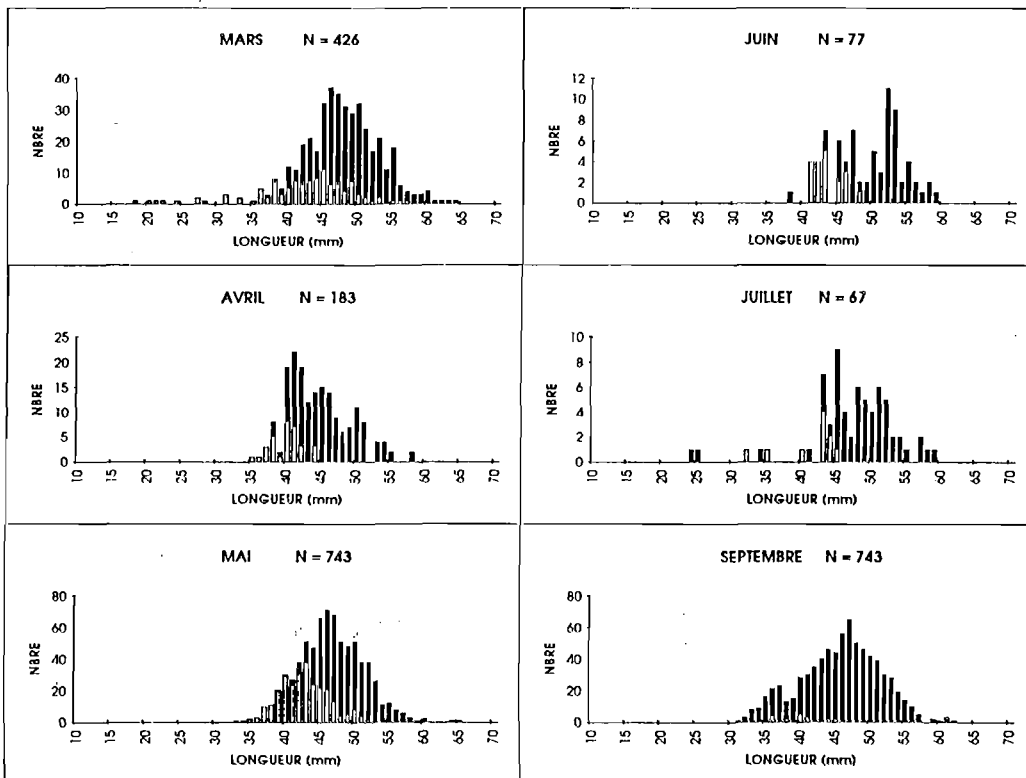
En tout état de cause, la meilleure méthode reste pour l'instant l'enquête auprès des pêcheurs. Les évaluations qu'elle permet d'avoir ne sont pas trop écartées de la réalité pour une année complète et ce, malgré une certaine imprécision :

- sur le calendrier de pêche
- sur l'effort de pêche
- sur le nombre de sorties dans le mois
- sur les rendements





**Figure 2-8 : Composition en taille des rejets femelles à bord des caseyeurs en 1986**



**Figure 2-9 : Composition en taille des rejets mâles à bord des caseyeurs en 1986**

### 2.6.6. Le taux de rejet

Pour estimer le taux de rejet, nous nous sommes référés aux bateaux échantillonnés. Il a été calculé par mois et par sexe.

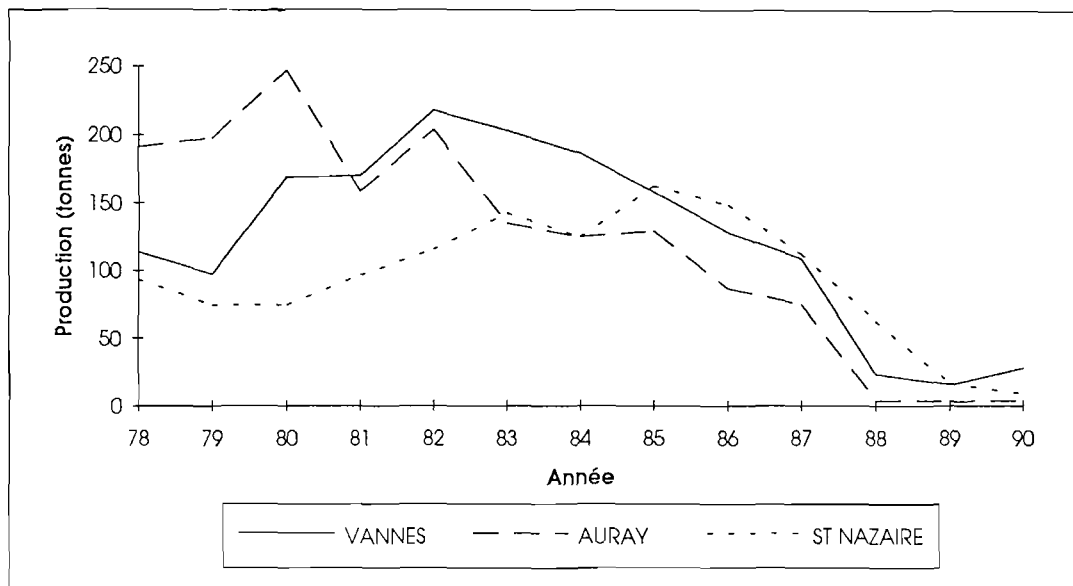
Les résultats, consignés tableau 2-9 et figures 2-8 et 2-9 font apparaître que le taux moyen de rejets est de 15 %, celui-ci variant selon les secteurs et les patrons.

MOIS	SEXE	POIDS TOTAL ECHANTILLONNE (Kg)	POIDS DE REJETS ECHANTILLONNES (Kg)	TAUX DE REJET (%)
3	F	30,5	7,0	23
	M	30,8	5,8	19
4	F	8,1	1,1	14
	M	10,9	1,3	12
5	F	42,2	23,7	56
	M	50,8	14,2	28
6	F	4,1	1,1	26
	M	6,2	1,0	17
7	F	1,6	0,2	12
	M	4,8	0,5	10
9	F	46,2	0,8	2
	M	48,9	0,9	2
12	F	0,4	0,2	53
	M	2,0	1,3	64

**Tableau 2-9 : Evaluation des rejets d'après les sorties en mer à bord de caseyeurs en 1986**

## 2.7. Evolution du tonnage d'étrilles dans différents quartiers

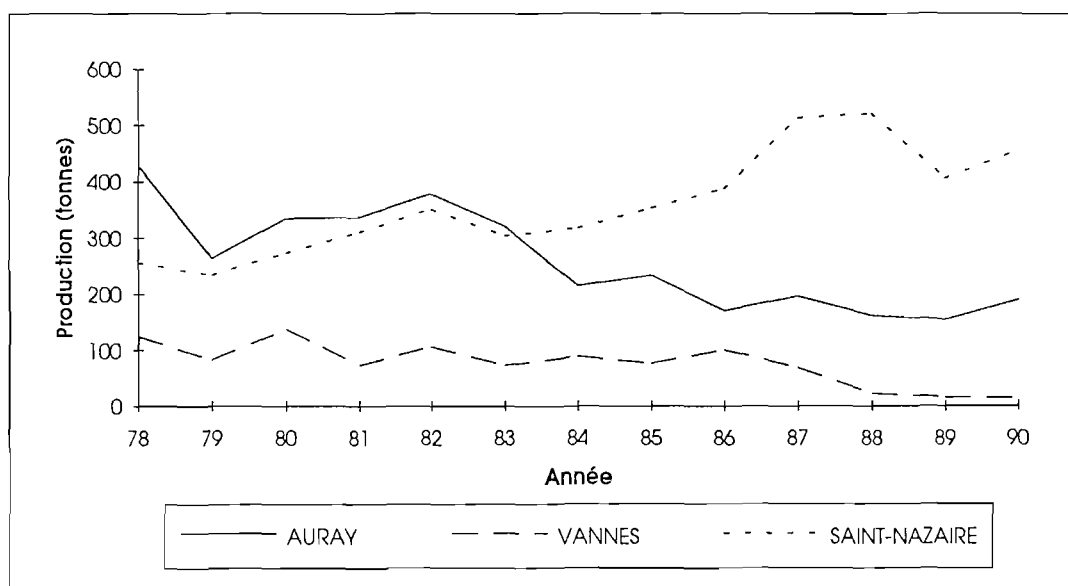
Pour comparer la production d'étrilles sur de nombreuses années, il est nécessaire de se référer à des chiffres provenant d'une même source. C'est ainsi que les chiffres de production d'étrilles de différents quartiers maritimes ont été obtenus à partir du programme GCOS utilisable à l'Ifremer de Lorient, le fichier correspondant regroupant les chiffres officiels transmis par les Affaires Maritimes.



**Figure 2-10 : Evolution du tonnage d'étrilles dans différents quartiers**

A partir de 1986, la production chute sensiblement, tous quartiers confondus

Source : Affaires Maritimes



**Figure 2-11 : Evolution du tonnage de tourteaux dans différents quartiers**

A partir de 1986, la production diminue dans le Mor-Braz

Source : Affaires Maritimes

Ainsi, la production des quartiers de Vannes, d'Auray et de Saint-Nazaire a atteint son maximum dans les années 1980 à 1985 (figure 2-10).

A partir de 1986 et surtout de 1987, la chute a été générale dans toutes les stations du Mor-Braz et de la Baie de la Vilaine : Entre 1988 et 1990, la production est insignifiante alors qu'en 1982, les trois quartiers regroupés fournissaient officiellement 537 tonnes. Ces chiffres illustrent donc bien une chute spectaculaire et générale de la production d'étrilles dans cette zone.

A titre comparatif, les tonnages de tourteau ont été présentés graphiquement sur les mêmes années (figure 2-11). Ils reflètent une diminution sensible du tonnage débarqué dans les quartiers d'Auray et de Vannes: celui-ci a été divisé par deux entre les années 1978 et 1990 à Auray et décimé à Vannes. A Saint-Nazaire, il a par contre subi une augmentation à partir des années 1985. Globalement, dans ces différents quartiers, le tonnage est donc resté stable.

Dans les pays voisins comme la Grande-Bretagne, l'étrille est devenue par contre commercialement importante pour l'exportation en Espagne. Son exploitation est, pour l'instant, confinée à la côte Ouest de l'Ecosse et aux îles adjacentes. Dans le Pays de Galles de même que dans le Sud-Ouest de l'Angleterre, une pêcherie d'étrilles est en train de se développer (Choy, 1986).

Et en Espagne, son exploitation a été très importante sur la côte Ouest et dans le Nord mais les stocks sont actuellement surexploités (González Gurriarán, 1985 a).

En conclusion, le nombre de caseyeurs ciblant sur l'étrille a chuté de 46 en 1984 à 25 en 1988 soit une réduction de 46 % en quatre ans, pour une production allant de 700 tonnes à 43 tonnes dans le même temps.

Or rien ne laissait présager une telle catastrophe : en effet, l'effort de pêche, à partir de 1984 a stagné, voire diminué, ce qui rendait improbable un phénomène de surexploitation.

Bon nombre d'interrogations se sont posées précisément au moment où une étude était déjà engagée sur l'étrille, donnant un caractère tout à fait exceptionnel à cette coïncidence. Ce fut une occasion unique de se préoccuper des causes réelles de l'anéantissement du stock.

Une des causes envisagées pour expliquer l'extinction de ce stock est relative à la biologie de l'étrille. Bien que des travaux aient déjà eu lieu sur cette espèce, la mise en évidence des principales étapes de son cycle biologique dans le Mor-Braz s'est avérée nécessaire.

**3 - PRINCIPALES ETAPES  
DE LA VIE DE L'ETRILLE**



### **3. PRINCIPALES ETAPES DE LA VIE DE L'ETRILLE**

#### **3.1. Méthodes d'échantillonnage dans le Mor-Braz**

L'étude de la structure de population de l'étrille, de sa reproduction, de sa croissance et d'autres paramètres biologiques repose sur un échantillonnage.

En 1986, ce dernier a concerné trois zones géographiques correspondant à différents types de pêche liés à la nature des fonds (carte 3-1):

- Les zones rocheuses sur lesquelles travaillent les caseyeurs.
- Les zones sablo-vaseuses, domaines des chalutiers.
- Les zones intertidales, accessibles en pêche à pied.

En 1987, seules deux de ces strates géographiques ont été étudiées, laissant de côté la pêche au casier, jugée trop sélective.

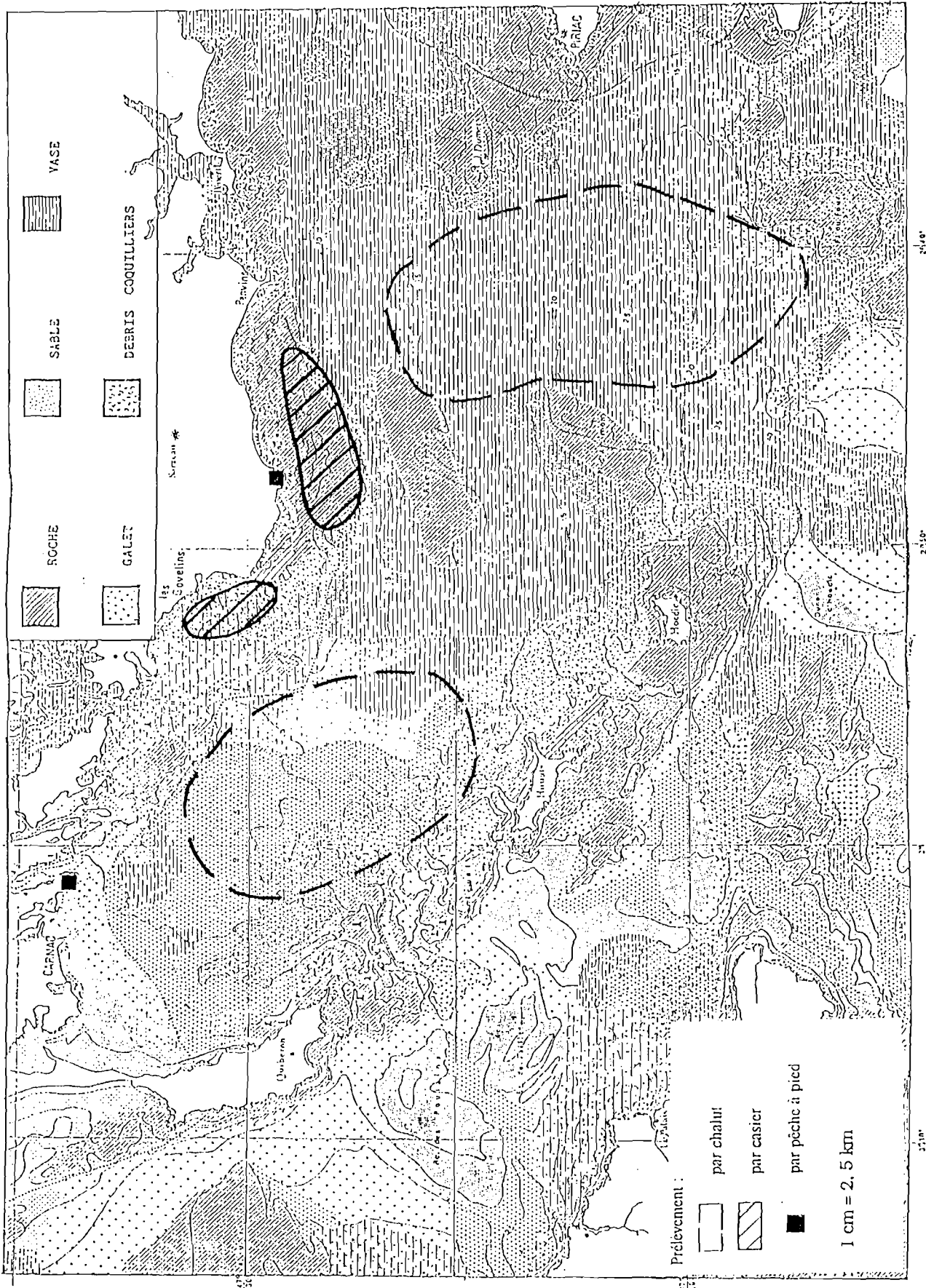
Mensuellement, plusieurs sorties en mer - à bord de caseyeurs ou de chalutiers - ou pêches à pied ont été réalisées.

Devant l'impossibilité d'échantillonner tous les individus à chaque sortie en mer, des filières ou des traits ont été sélectionnés de façon aléatoire.

Au cours de chaque embarquement, une fiche est établie indiquant :

- la date, le secteur de pêche, la profondeur et la nature des fonds.
- pour les caseyeurs : le numéro de la filière et le nombre de casiers de cette filière.
- pour les chalutiers : le numéro du trait et le nombre total de traits effectués dans la journée.
- pour la pêche à pied : le temps passé à recueillir les animaux.





Carte 3-1 : Zones d'échantillonnage de l'étrille en 1986 et 1987

Relation avec la nature des fonds

(Selon Glémarec, 1975)

Ensuite, quatre sous-groupes d'étrilles sont individualisés par :

- la catégorie : commerciale ou rejet.
- le sexe.

A chaque fois, les renseignements suivants sont notés :

- la longueur de l'individu (mesurée au pied à coulisse au mm près).
- la consistance (dure ou 'molle) de la carapace sur au moins la zone située entre l'aire hépatique et l'aire branchiale.
- pour les femelles: la présence ou non d'oeufs et dans l'affirmative, la couleur de ceux-ci selon une échelle à trois degrés (orange, marron ou gris).

Les données enregistrées sur magnétophone ont été dépouillées au laboratoire.

Globalement, les conditions météorologiques ont permis d'effectuer au total :

- à bord de caseyeurs, sur les fonds rocheux : 14 sorties en 1986.
- à bord de chalutiers, sur les fonds sablo-vaseux : 13 sorties en 1986 et 14 en 1987.
- en pêche à pied : 12 sorties en 1986 et 10 en 1987.

Il a été impossible de faire des prélèvements à bord des bateaux en janvier et février 1987, à cause de conditions climatiques très défavorables, ce qui n'a pas permis l'obtention d'histogrammes à cette période mais quelques individus ont pu être recueillis auprès d'un pêcheur.

### 3.2. Reproduction

En ce qui concerne les Portunidés, des travaux sur la reproduction ont porté sur certaines espèces comme *Carcinus maenas* (Harvey, 1929; Crothers, 1968; Dèmeusy, 1958; Laulier et Dèmeusy 1974; Berrill et Arsenault, 1982); *Callinectes sapidus* (Churchill, 1919; Hard, 1942; Van Engel, 1958; Brown; 1966); *Ovalipes punctatus* (De Haan) (Du Preez et Mac Lahlan, 1984); *Ovalipes stephensoni* williams (Haefner, 1985); *Scylla serrata* (Forksal) (Hill, 1975), *Ovalipes catharus* (white) (Davidson et Marsden, 1987).

La reproduction chez *Necora puber* a été principalement étudiée en Galice (Espagne) par González Gurriarán en 1981 et 1985, en Angleterre (Sud du Pays de Galles) par Choy en 1986 et par Norman en 1989 dans la région de Plymouth.

L'accouplement a lieu entre une femelle molle et un mâle calcifié. De nombreux auteurs ont travaillé sur l'attraction entre les crustacés au moment de la reproduction. Parmi ceux-ci, Hartnoll (1969) affirme que des processus tactiles et des phéromones interviennent, qui permettent l'appariement. Fontaine, Bauchau et Passelecq-Gérin (1989) situent le lieu de synthèse de cette phéromone au niveau d'une petite glande située dans l'uretère. Au laboratoire, au mois de juillet, nous avons observé que le mâle s'apparie avec une femelle sur le point de muer et plus petite que lui pendant une période allant de 5 à 7 jours. Avant que celle-ci ne mue, le couple est dans la position dorso-ventrale. Dès que la femelle a mué, le mâle renverse sa partenaire sur le dos et la copulation a lieu. La période post-copulatoire est courte (1 à 2 jours). Le bouchon spermatique - qui se forme au niveau des oviductes (partie terminale des voies génitales femelles) après l'accouplement - est fugace : il n'a été visible que de 9 à 16 jours. Dans le milieu naturel, moins d'1% de femelles molles ont été trouvées porteuses de bouchon spermatique. Cela peut être lié à la disparition de celui-ci ou à une période d'échantillonnage mal choisie. Le rôle et l'origine de ce bouchon spermatique ont été étudiés par Hartnoll (1969) et Edwards (1971). Celui-ci aide à éviter la perte du sperme, l'entrée de l'eau de mer et deux fécondations successives. Après la copulation, le sperme est stocké dans les spermathèques de la femelle et c'est au moment de la ponte que les oeufs sont fertilisés (González Gurriarán, 1985 b).

### 3.2.1. Sex-ratio

Le sex-ratio est défini de la manière suivante :

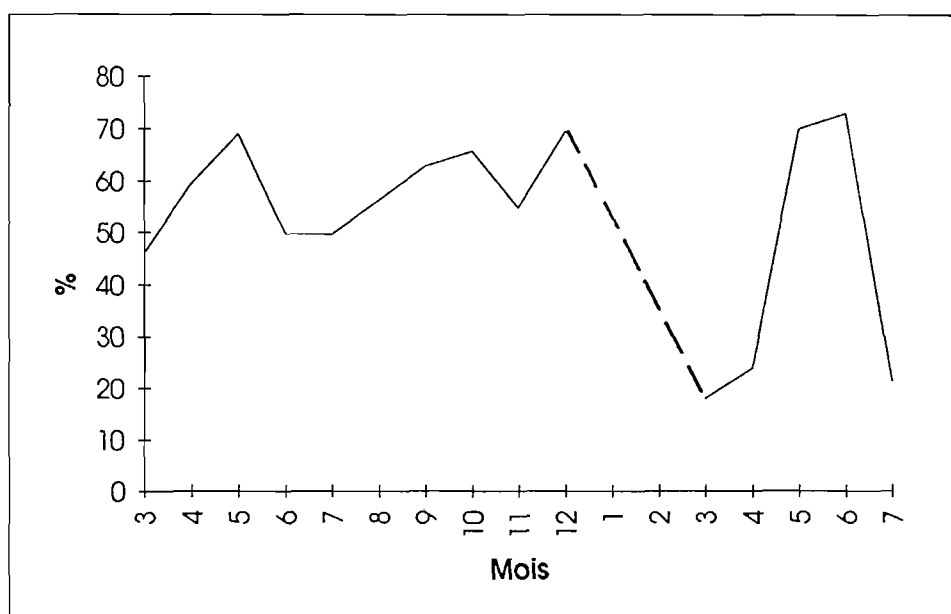
$$\text{SR \%} = \frac{\text{Nbre de mâles}}{\text{Nbre total d'individus}} \times 100$$

Le sex-ratio ne peut être établi que sur les individus présentant une différenciation sexuelle, c'est-à-dire d'une longueur supérieure à 10 mm.

Entre mars 1986 et juillet 1987, celui-ci est représenté graphiquement figure 3-1 sur les zones sablo-vaseuses. Entre mars et décembre 1986, sur les zones rocheuses, les résultats sont sensiblement les mêmes.

Ainsi, il va de 18 % à 73 % selon les mois, le chiffre le plus faible correspondant au mois de mars 1987. En effet, à cette période de l'année, les échantillonnages ont eu lieu au niveau des frayères des Plateaux du Four et de l'Artimon. Les étrilles y trouvent un substrat favorable pour pondre, et aussi des conditions de milieu plus stables.

Par contre, en dehors des mois d'hiver, avril excepté, le sex-ratio est plus équilibré et sa valeur oscille entre 46 % et 63 %.



**Figure 3-1 : Sex-ratio (Nbre de mâles/Nbre total d'individus) sur des étrilles pêchées au chalut en 1986 et 1987**

### **3.2.2. Evolution des ovocytes**

La corrélation entre la couleur des ovocytes, leur taille, de même que le volume de la gonade est à la base du critère de maturité ovarienne. Le rapport gonado-somatique est défini page 75.

#### **• Méthode de la détermination des trois stades de maturité et de l'évolution du diamètre des ovocytes**

Sur un échantillonnage de 108 individus récoltés en 1987 sur des zones sablo-vaseuses, les observations suivantes ont été notées :

- longueur des animaux (mm)
- poids (g)
- poids de la gonade (g)
- couleur des ovocytes
- diamètre moyen des ovocytes ( $\mu\text{m}$ )

A l'état frais, les ovocytes superficiels sont séparés les uns des autres à l'aide d'un peu d'eau de mer et nous en mesurons 10, dans leurs deux diamètres extrêmes dont nous faisons une moyenne par la suite.

#### **• Résultat sur l'échelle de maturité de la gonade**

Les relations entre les différentes observations sont récapitulées dans le tableau 3-1 :

Couleur de la gonade	Nombre de mesures	Poids moyen des gonades en g	$\sigma_{n-1}$	Valeurs extrêmes	RGS moyen en %	$\sigma_{n-1}$	Valeurs extrêmes	Diamètre des ovocytes en $\mu\text{m}$	$\sigma_{n-1}$	Valeurs extrêmes
Transparente	31	0.05	0.02	0.04-0.15	0.09	0.02	0.06-0.2	< 150	14	
Orange à marron	28	0.48	0.28	0.3-1.1	0.99	0.3	0.7-1.3	167	40	140-240
Marron foncé ou violet	49	3.0	1.98	0.4-11	4.79	2.3	0.9-11.5	348	97	200-700

**Tableau 3-1 : Rapport entre la couleur de la gonade, son poids et le RGS**

Ces observations permettent de définir trois grands stades

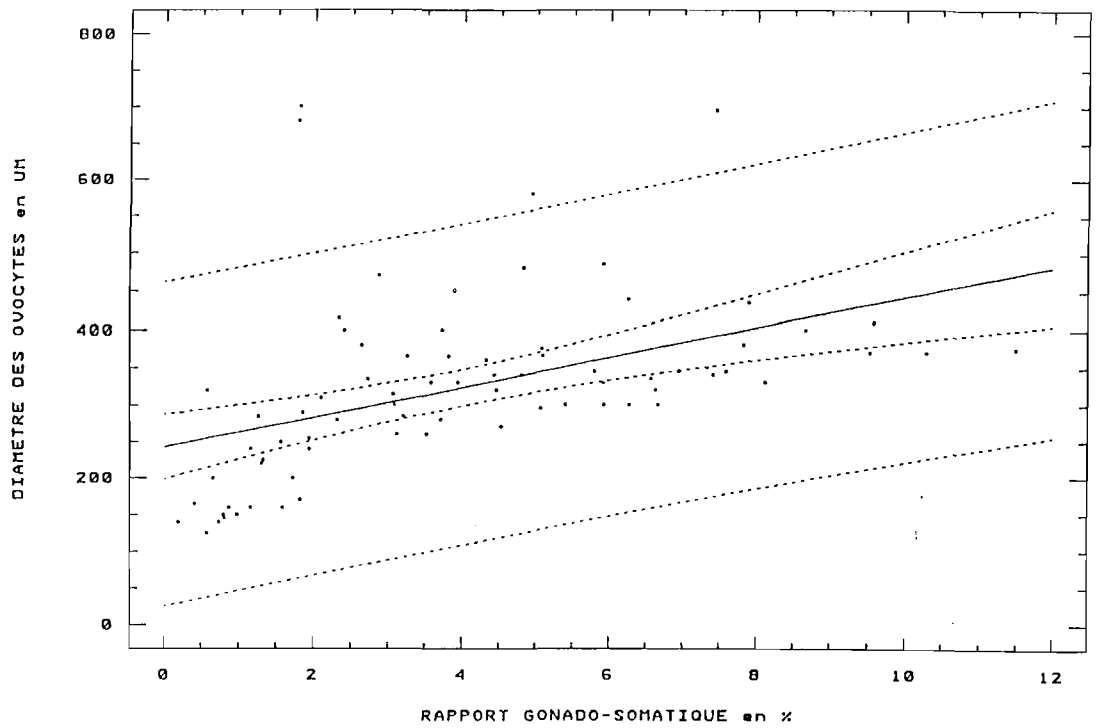
A partir de ces observations, l'échelle de maturité de la gonade est établie selon 3 stades :

le stade 1 : gonades non développées, transparentes.

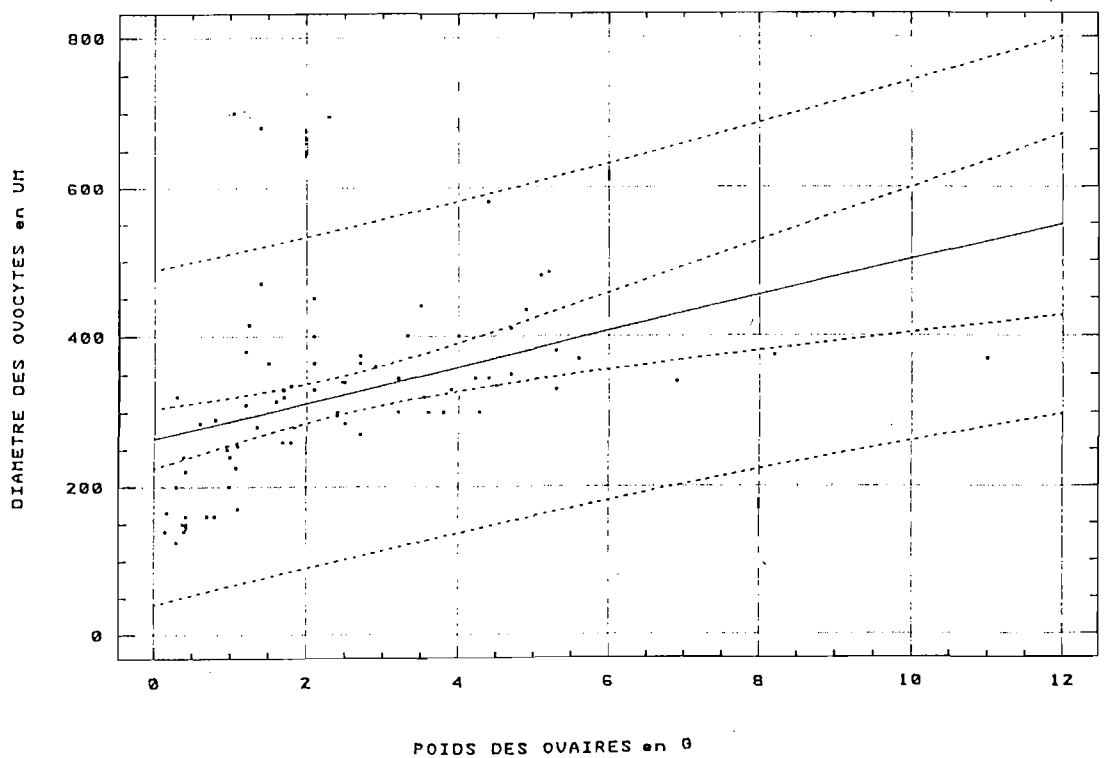
le stade 2 : ovocytes partiellement développés présentant une couleur allant de orange au marron. Le diamètre des ovocytes ne dépasse pas en général 250  $\mu\text{m}$ .

le stade 3 : ovocytes de couleur marron à violet et de diamètre généralement supérieur à 270  $\mu\text{m}$ .

Et nous essayons de voir également s'il existe des relations entre ces différents paramètres :



**Figure 3-2 : Relation entre le diamètre des ovocytes et le rapport gonado-somatique**



**Figure 3-3 : Relation entre le diamètre des ovocytes et le poids des ovaires**

Le premier intervalle de confiance correspond à l'erreur moyenne autour de la valeur du diamètre d'ovocyte prédite par la relation ajustée correspondant à un RGS ou à un poids des ovaires donné. Le seuil de confiance est fixé à 95 %.

Le deuxième intervalle de confiance reflète l'erreur de la valeur d'ovocyte prédite intégrant la variabilité individuelle décrite par la variance résiduelle.

**• Résultat de l'évolution du diamètre des ovocytes par rapport au RGS ou au poids de la gonade**

Les résultats graphiques reportés figures 3-2 et 3-3 montrent que plus le rapport gonado-somatique est important en moyenne, et plus les ovocytes sont de grande taille. Il en est de même pour le poids de la gonade. Mais la valeur élevée de l'écart-type oblige à analyser ces courbes avec précaution : Ainsi, les régressions correspondantes ont des coefficients de corrélation assez mauvais (0,45 et 0.40 respectivement).

En conclusion, pour cette espèce, le meilleur indice pour juger de la maturation ovarienne est le diamètre des ovocytes, relié lui-même à la couleur de la gonade. Cet indice est en effet plus fiable que le RGS, couramment utilisé, mais dont la variabilité est plus grande à un stade de maturité donné, ce qui explique la variance proportionnellement plus élevée.

**• Méthode pour déterminer l'évolution des différents stades sexuels**

Pour suivre l'évolution saisonnière du pourcentage des stades de maturité sexuelle déterminés selon ces critères, mensuellement, 14 à 58 femelles grainées ou non sont prélevées. Elles proviennent de zones sablo-vaseuses. La taille minimum des femelles non grainées étudiée est de 21 mm.

**• Résultat sur les variations saisonnières du pourcentage des stades de développement sexuel**

**Stade 1 :**

*Femelles non grainées* : le pourcentage maximal d'animaux avec des ovaires non développés se situe en été : c'est la période de repos sexuel. Le reste de l'année, les variations sont importantes mais le pourcentage d'animaux à ce stade est néanmoins plus faible (de 18 à 66 %) (figure 3-5a).

*Femelles grainées* : le pourcentage varie fortement d'un mois à l'autre, entre janvier et juin. En hiver, 20 % environ des femelles grainées ont des ovaires au repos (figure 3-4a).



## **Stade 2 :**

*Femelles non grainées* : il est prépondérant en mai (55 %), en septembre (47 %) et en novembre (47 %). Le reste de l'année, il oscille dans des valeurs plus faibles (de 0 % à 35 %) (figure 3-5a). Ces données indiquent un étalement des pontes en périodes hivernale et de printemps.

*Femelles grainées* : deux maxima apparaissent d'une part en début janvier, d'autre part en avril (77 % et 67 % respectivement) (figure 3-4a). Ceux-ci préfigureraient la préparation à une deuxième ponte vers le mois de mai ou juin.

## **Stade 3 :**

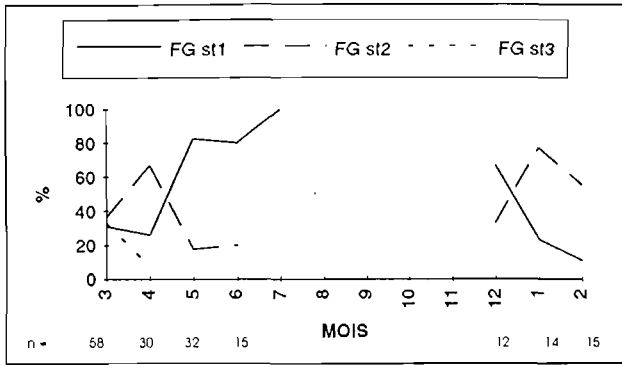
*Femelles non grainées*: le pourcentage va croissant d'octobre (6%) à novembre (35 %) puis enregistre une chute en fin décembre (0%) : cela correspond à la première ponte. Il croit à nouveau légèrement en janvier jusqu'à mars puis chute en avril-mai et en juin (figure 3-5a), ce qui indiquerait des pontes "retardataires" ou successives, dont la principale se situerait vers le mois de mai-juin.

*Femelles grainées*: le pourcentage va de 33 % à 7 % entre les mois de février et avril (figure 3-4a), ce qui annoncerait des pontes successives.

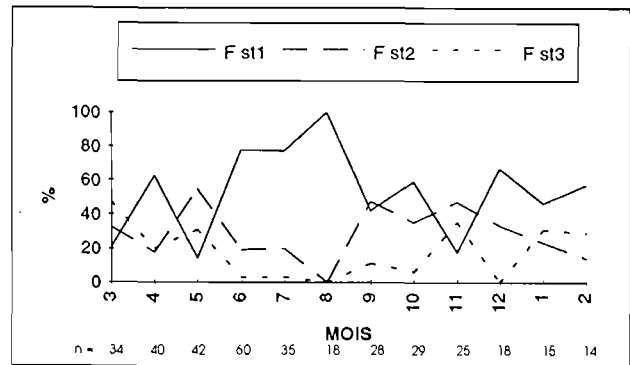
## **Stades 2 et 3 :**

A partir de ces graphiques, nous additionnons les femelles dont les ovocytes sont aux stades 2 et 3, le fait de grouper ces deux stades ayant pour intérêt de voir quels animaux ont entrepris leur vitellogenèse. Les étrilles sont ainsi classées grossièrement en deux sous-populations: celles qui n'ont pas encore commencé à préparer leur ponte et celles qui sont en voie de le faire.

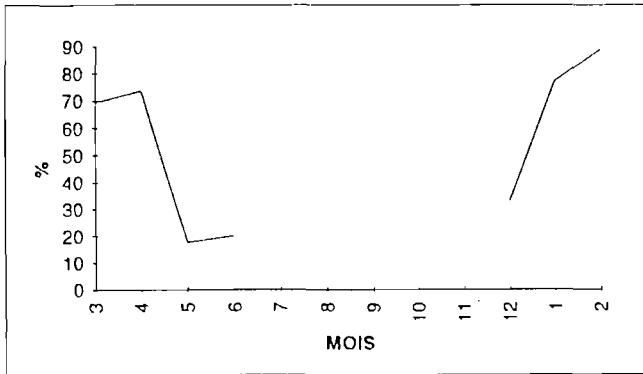
Nous constatons que, pour les *femelles grainées* (figure 3-4 b), ce pourcentage chute entre février et mars de 89 % à 69 % et atteint 18 % en mai. Cela annonce la deuxième ponte qui commence, pour quelques animaux, dès le mois de mars et, pour la majorité d'entre eux, à partir



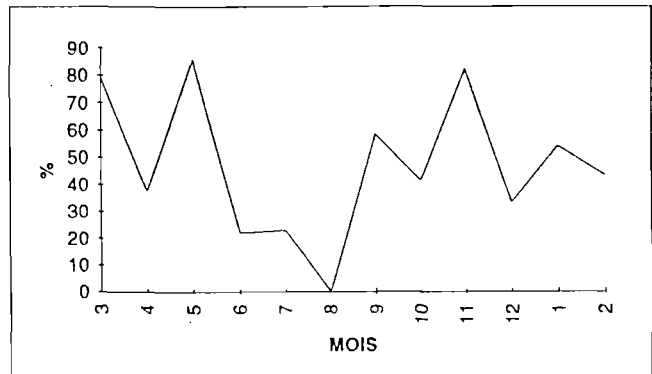
**Figure 3-4 a : Stades d'évolution mensuelle des ovocytes chez les femelles grainées en 1986 et 1987**



**Figure 3-5 a : Stades d'évolution mensuelle des ovocytes chez les femelles non grainées en 1986 et 1987**



**Figure 3-4 b : Pourcentage mensuel de femelles grainées en cours de maturation (st 2 + 3) en 1986 et 1987**



**Figure 3-5 b : Pourcentage mensuel de femelles non grainées en cours de maturation (st 2 + 3) en 1986 et 1987**

de mai. Chez les *femelles non grainées* (figure 3-5b), 82 % des étrilles présentent des ovaires développés en novembre et seulement 35 % en décembre : elles préparent la ponte "principale" en hiver. En mars et en mai, 79 % à 86 % de femelles non oeuvées ont des ovaires matures, ce qui annonce soit des pontes retardataires, soit des deuxièmes pontes, si aucune résorption des gonades n'a lieu.

En été, les ovaires de toutes les femelles sont au repos.

### 3.2.3. Variation saisonnière du rapport gonado-somatique

Le rapport gonado-somatique R est défini par :

$$\text{RGS} = R = \frac{\sum_{i=1}^n P_{g_i}}{\sum_{i=1}^n P_{t_i}}$$

$$\sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (P_{g_i} - R P_{t_i})^2}{n(n-1) P_t^2}$$

Avec :

$P_{g_i}$  : Poids de la gonade en g

$P_{t_i}$  : Poids frais de l'animal entier en g

N : Nombre d'individus

$\sigma^2$  Variance de l'échantillon

#### • Matériel et méthode

Les mêmes individus que ceux ayant servis à suivre l'évolution saisonnière du pourcentage des stades sexuels sont utilisés. Au laboratoire, les gonades sont prélevées et pesées puis rapportées au poids frais du corps.

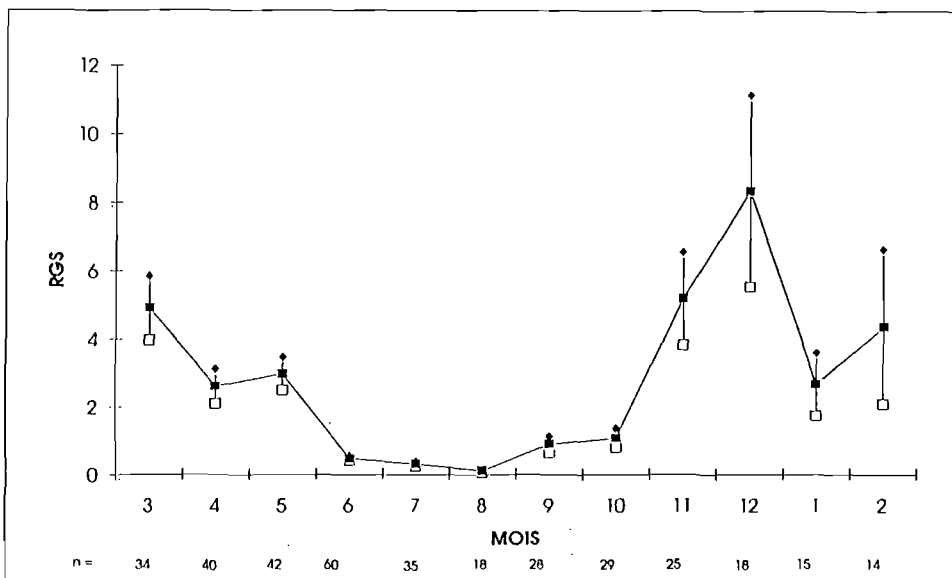
#### • Résultat

Les RGS sont reportés graphiquement mois par mois figures 3-6a et 3-6b avec leurs écart-types respectifs et selon qu'ils concernent des femelles grainées ou non.

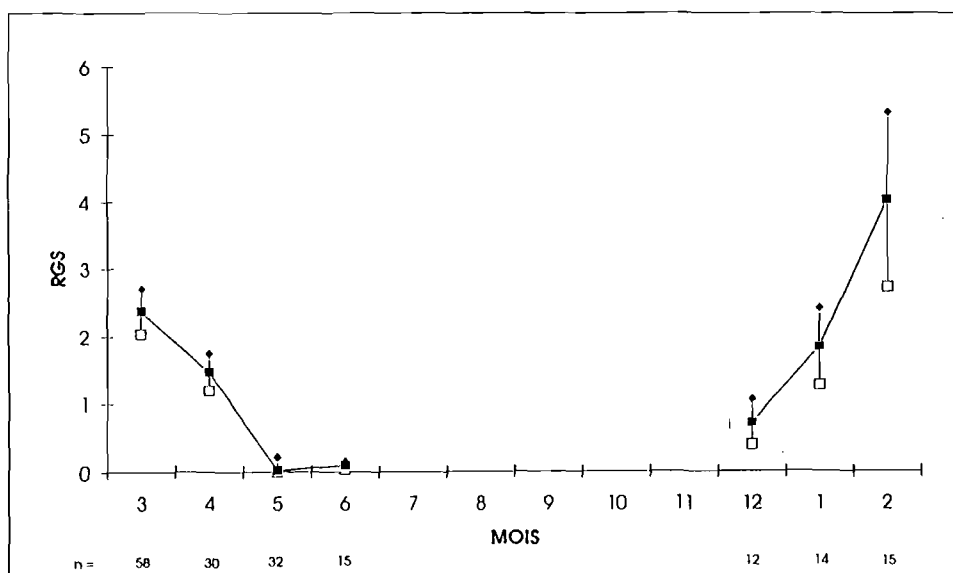
Cette distinction permet en effet de clarifier et de mieux interpréter les résultats.

Chez les femelles non porteuses d'oeufs, entre mars et juin, le RGS passe de 4.9 % à 0.5 %, ce qui suggère des pontes retardataires ou successives. Pendant les mois de juin, juillet, août et septembre le RGS est inférieur à 1 % et c'est à partir du mois d'octobre qu'il croît très

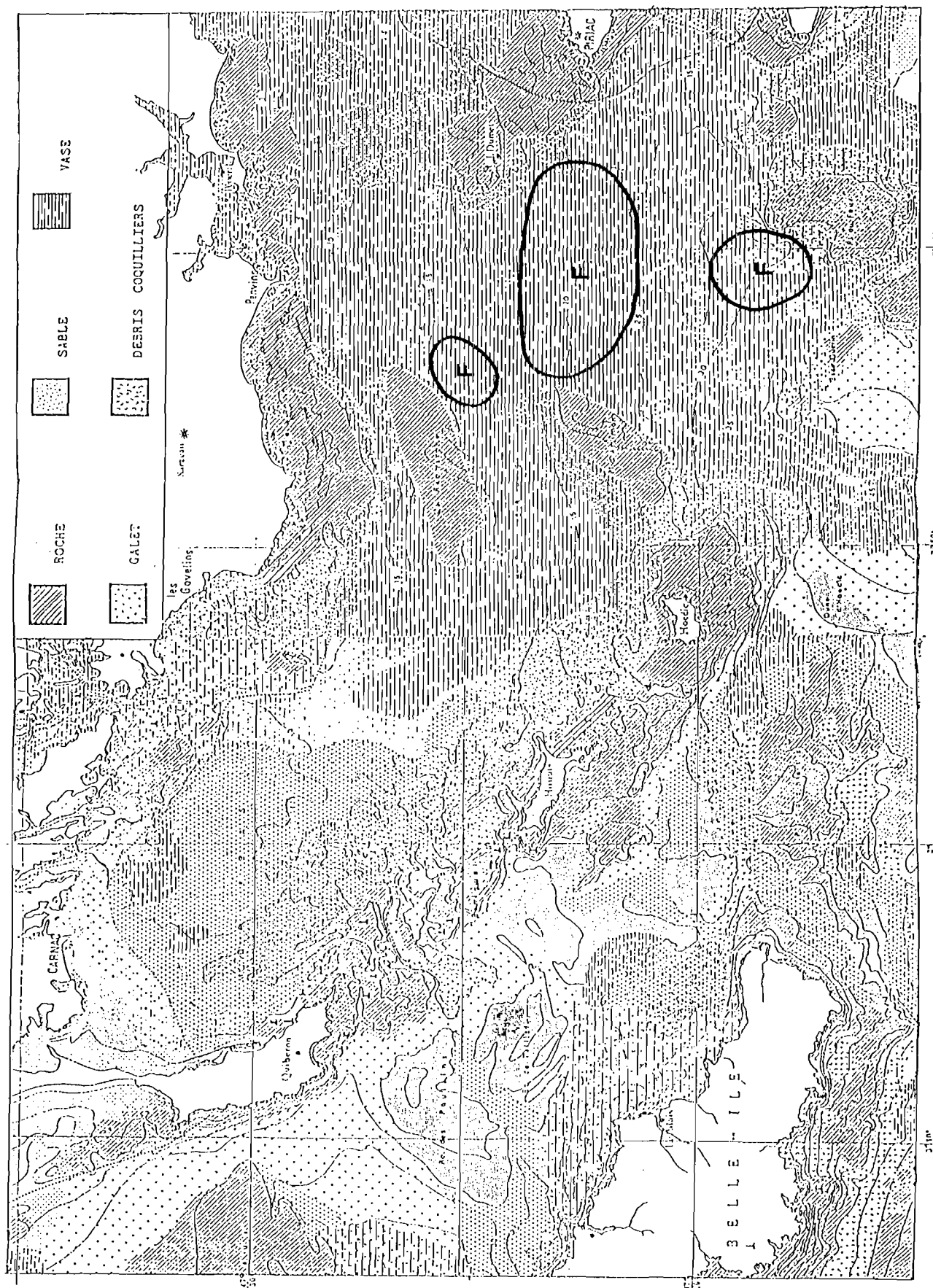
fortement, atteignant 8 % du poids du corps en décembre. Il chute en janvier (2.7 %) : Cela correspond à la ponte hivernale. Les femelles sont alors majoritairement grainées. Chez celles-ci le RGS réaugmente et atteint 4% en février, puis il décroît progressivement pour presque s'annuler en mai et juin. Cette nette diminution peut s'expliquer par au moins une deuxième ponte qui débiterait au printemps, serait majoritaire en mai-juin et donnerait naissance à une deuxième cohorte, à moins qu'il ne s'agisse, dans certains cas, de phénomènes de résorption ovocytaire.



**Figure 3-6 a : Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique sur des femelles non grainées en 1986 et 1987**



**Figure 3-6 b : Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique sur des femelles grainées en 1986 et 1987**



1 cm = 2,5 km

Carte 3-2 : Zones de frayères (F)  
Relation avec la nature des fonds (selon Glémarec, 1975)

En conclusion, l'augmentation du rapport gonado-somatique en période hivernale chez des sujets grainés laisse prévoir une deuxième ponte principale au moins pour une partie d'entre eux et majoritairement au mois de mai. Les femelles non grainées en hiver effectueraient une ponte retardataire ou une seconde ponte également en fin de printemps. En été, par contre, tous les individus sont en repos sexuel.

#### **3.2.4. Les zones de frayères**

Les zones de frayère correspondent aux endroits de concentration des femelles grainées. Déterminer leur emplacement permet d'avoir une idée sur les migrations des étrilles, et de voir si elles sont situées dans des milieux sensibles à toutes variations physico-chimiques par exemple.

Elles sont reportées sur la carte 3-2 ci-contre, conformément à nos observations à bord des bateaux, et à celles fournies par les pêcheurs.

Nous remarquons que la répartition spatiale est hétérogène en hiver : il existe des zones où les densités sont très faibles, comme par exemple en Baie de Quiberon, alors que d'autres sites sont par contre favorables à la concentration de femelles grainées (Plateau de la Recherche, secteur entre le Plateau de l'Artimon et celui de l'Île Dumet, Plateau du Four).

Les frayères se trouvent donc toujours situées sur des fonds sablo-vaseux, au large des côtes. Au laboratoire, les étrilles grainées s'enfouissaient dans le sable jusqu'à parfois même devenir invisibles et de temps en temps, elles émergeaient de celui-ci pour ventiler leurs oeufs grâce à leurs pléopodes. Comme d'autres crabes (Crothers, 1969; Edwards, 1971), l'étrille a donc besoin d'un substrat sableux pour pondre, ce qui favorise un bon maintien des oeufs sur les pléopodes. Parfois, elle peut aussi migrer à la recherche de nourriture (Roméro *et al.* 1982).

Les pêcheurs connaissent bien ces zones de frayères et certains chalutiers jusqu'en 1987 y exerçaient une pression de pêche importante en hiver.

De plus, en 1986, celles-ci se sont trouvées à l'abri de toutes variations physico-chimiques importantes pouvant entraîner des mortalités.

### **3.2.5. Détermination de la taille de première maturité**

Connaître la taille à laquelle les étrilles deviennent matures et peuvent pondre permet non seulement d'apporter des éléments indispensables sur leur cycle biologique, mais aussi de gérer la pêche en imposant, si nécessaire, une taille minimale de capture.

Pour ce faire, plusieurs méthodes existent, chacune d'entre elles se basant sur des critères différents.

Parmi toutes les façons de voir si les étrilles sont matures, nous avons retenu seulement deux méthodes : celle qui consiste à déterminer le moment où elles sont capables d'émettre leurs oeufs (maturité fonctionnelle) et celle qui met en évidence la croissance allométrique des segments abdominaux par rapport au céphalothorax (maturité physiologique), ce qui détermine la taille de puberté.

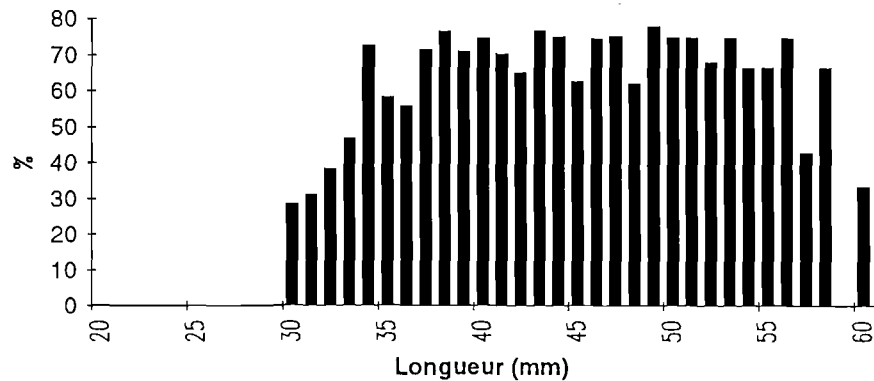
En outre, croiser ces différents résultats rend plus aisée une comparaison avec les données d'autres auteurs.

#### **3.2.5.1. Par le pourcentage de femelles grainées en fonction de leur longueur**

Par convention en halieutique, la taille de première maturité est obtenue ainsi :

A partir d'un histogramme de fréquence de taille, en portant en ordonnée le pourcentage de femelles grainées par rapport aux femelles totales, il apparaît un palier aux environs d'une valeur de  $x\%$ . La taille de première maturité est celle à laquelle 50 % de ce taux est atteint.

A cette fin, un échantillonnage est réalisé en mars 1987 dans les zones de frayères du Plateau du Four et de l'Artimon. Les plus petites étrilles capturées mesurent 21 mm et les premières grainées 30 mm de long.



**Figure 3-7 : Pourcentage de femelles grainées en mars 1987, par classe de taille**

La taille de maturité fonctionnelle est de 31mm

A partir de la figure 3-7, le palier atteint oscille autour de la valeur de 70 %. La longueur de première maturité -qui est l'abscisse correspondant à 50% de cette valeur -, est obtenue à 31 mm. Celle-ci est atteinte dès la première année.

### 3.2.5.2. Par la croissance allométrique

Des relations d'allométrie sont établies pour la femelle entre la largeur de l'abdomen et la longueur de la carapace car nous avons remarqué un net élargissement de celui-ci par rapport aux autres parties du corps, dès que la femelle a atteint sa puberté. Pour les mâles, ces relations seront établies entre la largeur de la pince droite de l'individu et la longueur de la carapace. En effet, l'étrille présente une hétérochélie régulière. Parfois, la pince gauche se trouve plus développée que la droite, à la suite probablement d'une autotomie. Ces individus ont été écartés pour les calculs.

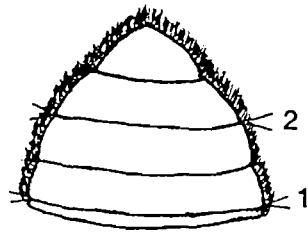
Nous qualifierons de "juvéniles" les individus n'ayant pas atteint la taille de première maturité, selon ces critères précis. Les autres animaux seront "adultes".



Ces relations d'allométrie ont été menées avec succès chez différents décapodes (Drach 1933, 1936 et 1939; Gray et Newcombe, 1938; Tessier, 1960; Ryan, 1967; Lewis, 1977; Farmer, 1974; Ennis, 1980).

- ***Pour les femelles***

Pour connaître la taille de maturité des *femelles*, les largeurs abdominales de 140 femelles et de 146 mâles ont été mesurées au pied à coulisse, au dixième de mm près au niveau des 4<sup>o</sup> et 6<sup>o</sup> segment, comme cela est présenté sur la figure 3-8. Ces données ont été rapportées aux longueurs de carapace respectives (figures 3-9 et 3-10).



**Figure 3-8 : Largeurs des 4<sup>ème</sup> (n° 1) et 6<sup>ème</sup> (n° 2) segments abdominaux**

La détermination de la rupture de pente s'effectue seulement sur les données des femelles -la croissance de l'abdomen, chez les mâles, étant isométrique-: les deux droites choisies sont celles dont la somme des résidus est minimale. Un ajustement par les moindres carrés des deux séries de points permet d'obtenir les équations suivantes :

$$Y = a X + b$$

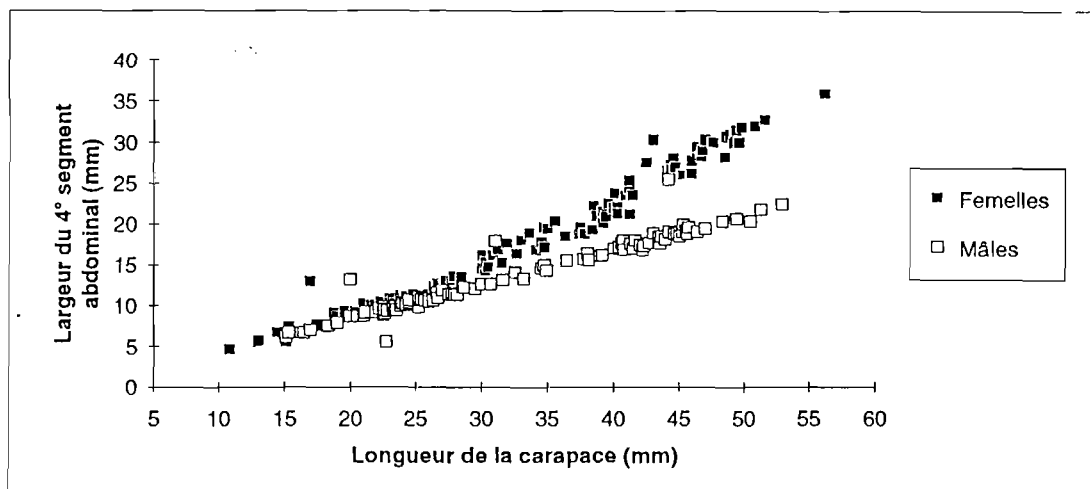
Avec Y : Longueur de carapace à 1/10° près

et X : Largeur abdominale à 1/10° de mm près

R : Coefficient de corrélation

**Au niveau de la largeur du 4° segment abdominal, la rupture de pente apparaît à la longueur céphalothoracique de 27 mm.**

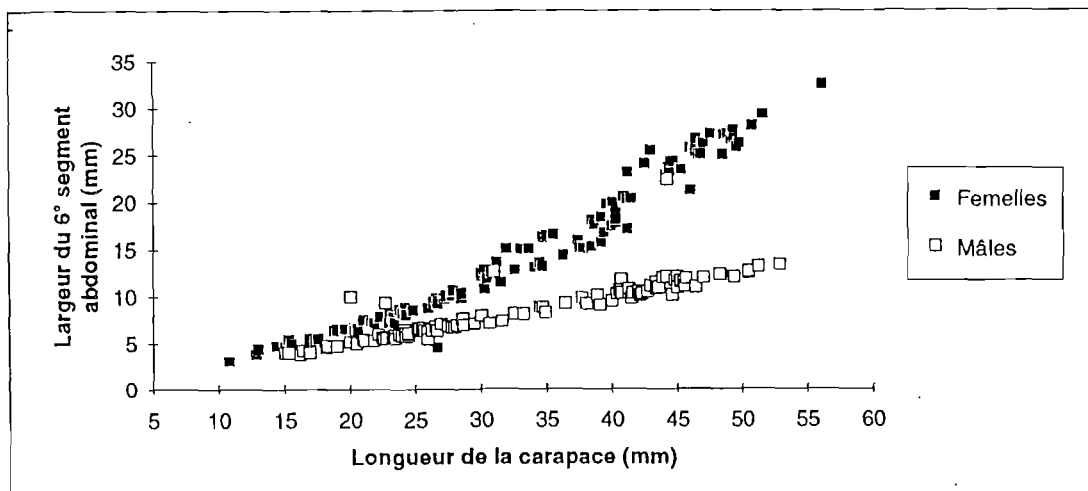
	Nombre de valeurs	a	b	R
Juvéniles	36	0.45	0.25	0.90
Adultes	105	0.81	-9.41	0.97



**Figure 3-9 : Relation entre la largeur du 4ème segment abdominal et la longueur de la carapace**

En ce qui concerne la largeur du 6° segment abdominal, la rupture de pente se produit également pour une longueur céphalothoracique de 27 mm.

	Nombre de valeurs	a	b	R
Juvéniles	35	0.34	-0.32	0.88
Adultes	105	0.79	-12.22	0.97



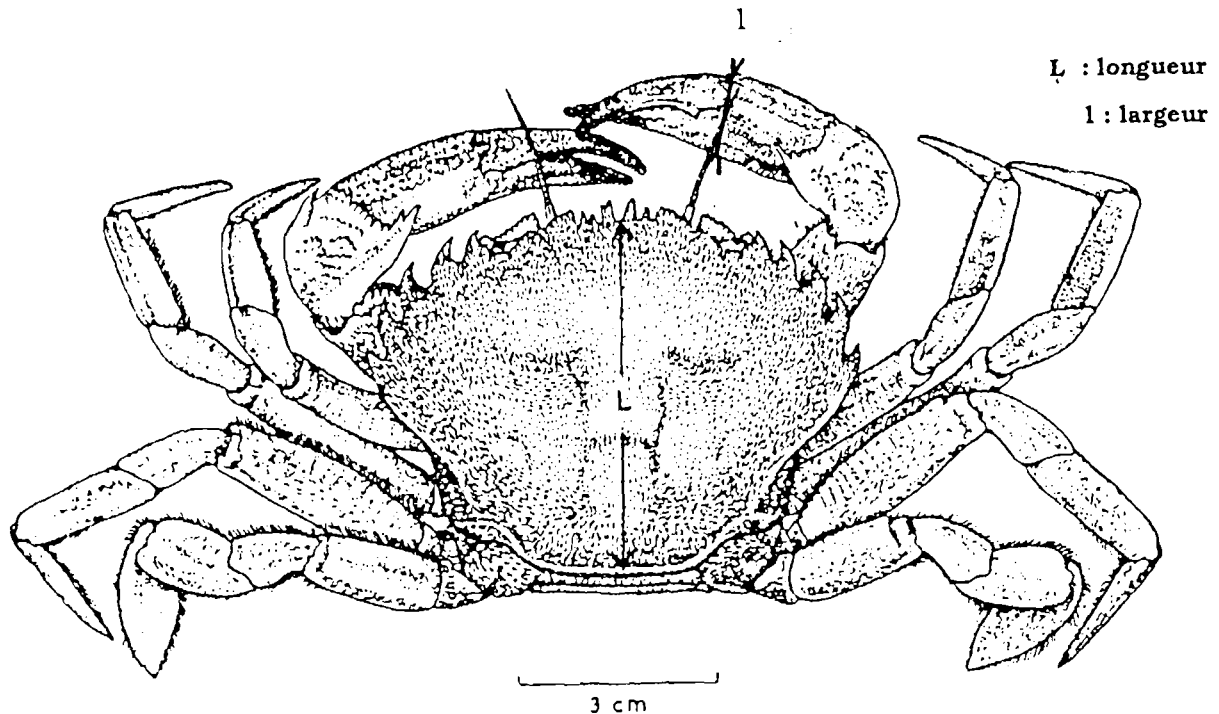
**Figure 3-10 : Relation entre la largeur du 4ème segment abdominal et la longueur de la carapace**

La rupture de pente a lieu à 27 mm de longueur

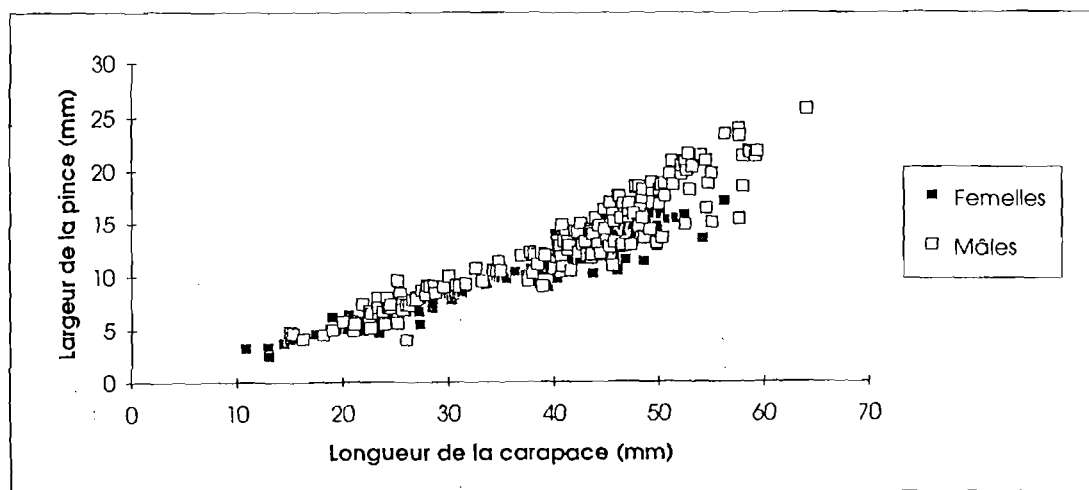
Dans les deux cas, la rupture de pente est nette à partir de 27 mm de longueur de carapace.

• **Pour les mâles**

Pour mettre en évidence la taille de maturité des mâles, les largeurs des pinces de 163 mâles et de 134 femelles (figure 3-11) ont été mesurées au pied à coulisse, au dixième de mm. Ces données ont été rapportées aux longueurs de carapace respectives. Chez les mâles, il apparaît alors graphiquement deux segments de droite (figure 3-12).



**Figure 3-11 : Longueur de l'animal ( L ) et largeur de la pince ( l )**  
(D'après le dessin de Christiansen 1969)



**Figure 3-12 : Relation entre la largeur de la pince  
et la longueur de la carapace**

La rupture de pente a lieu à 34 mm de longueur

Les résultats sont les suivants :

	Nombre de valeurs	a	b	R
Juvéniles	49	0.34	-1.30	0.86
Adultes	114	0.50	-6.58	0.85

La rupture de pente apparaît à **34 mm** de longueur.

D'après ce qui précède, chez les femelles juvéniles, la croissance de l'abdomen est isométrique, la première discontinuité correspondant à la mue de puberté. Cet élargissement de l'abdomen permet une bonne incubation des oeufs (Hartnoll, 1974). Au vu de ces seules données morphométriques, l'étrille serait donc mature dès la taille de 27 mm environ.

Par cette méthode d'allométrie, nos données sont donc très légèrement inférieures à celles de Drach en 1933 et 1936 qui situe la mue de puberté à 30.5 mm environ. Ces chiffres sont aussi un peu inférieurs à ceux de Choy en 1986 qui trouve une discontinuité à 38 mm de largeur (soit 30 mm de longueur) en moyenne au niveau des quatrième et sixième segments abdominaux et à ceux de Norman qui situe la maturité par cette technique à 40,5 mm de largeur soit environ 32 mm de longueur. Enfin, González Gurriarán indique une discontinuité à environ 53 mm de largeur (40 mm de longueur).

Chez la femelle, la taille de maturité physiologique est donc légèrement plus petite - de 4 mm - que la taille de maturité fonctionnelle. Il n'est pas illogique que l'abdomen croisse proportionnellement plus vite que les autres parties du corps pour, en quelque sorte, "se préparer" à recevoir des oeufs qui seront pondus à une date ultérieure. Chez les mâles, la maturité est obtenue à la longueur de 34 mm, ce qui correspond aux données anglaises : 34 mm, d'après Norman en 1989.

Ainsi, au nord de l'Europe, les étrilles femelles se trouvent matures à une taille plus petite qu'en Espagne, ce qui s'explique par une croissance moins forte à des latitudes plus élevées. A titre comparatif, chez *Liocarcinus arcuatus* (Freire *et al.*, 1991), la maturité sexuelle est atteinte à 21-22 mm de largeur, et chez *Liocarcinus depurator* à 28-30 mm (Fernández *et al.*, 1991).

### **3.2.6. La fécondité individuelle**

Elle peut être calculée soit sur des ovaires en fin de maturation, soit sur des femelles ovigères. Dans le cadre de cette étude, nous ne l'avons pas calculée sur des ovocytes matures, comme cela se fait par exemple chez les poissons, mais, pour des raisons de facilité, à partir du nombre d'oeufs de femelles grainées récoltées sur des zones sablo-vaseuses. Des femelles ovigères, dont les oeufs sont à un stade intermédiaire de maturation, c'est-à-dire de couleur marron, ont été choisies car ce stade est celui que l'on observe le plus couramment dans le milieu naturel. La fécondité calculée ne rend donc pas compte du nombre d'oeufs effectivement pondus, certains oeufs ayant été perdus. Elle ne reflète pas non plus le nombre de larves qui seront émises dans le milieu naturel, à cause d'un certain nombre d'oeufs non fécondés et d'une nouvelle perte d'oeufs mais elle donne une idée de la fécondité "moyenne" des étrilles à un moment donné.

Début mars 1987, un lot de 48 femelles ovigères portant toutes des oeufs de couleur marron ont été examinées.

Elles font l'objet des observations suivantes :

- mesure de la longueur du céphalothorax
- mesure du poids total (frais égoutté)
- prélèvement et pesée de la masse totale des oeufs (poids frais)

Les oeufs sont ensuite préparés pour le comptage par la méthode de Perkins (1971) : la totalité des oeufs d'un individu est placée dans de l'eau de mer contenant 5 % de formol pendant 24 heures, puis rincée à l'eau et séchée à l'étuve à 50 °C pendant 48 heures au moins.

La totalité des oeufs séchés est pesée puis les comptages sont effectués sur des échantillons de 3 mg, cinq fois de suite. Ces cinq comptages sont moyennés puis ramenés à la masse totale des oeufs.

Nous trouvons que la relation qui lie la longueur céphalothoracique à la fécondité est de la forme (figure 3-13a):

$$Y = a X + b$$

où Y est la fécondité

et X la longueur

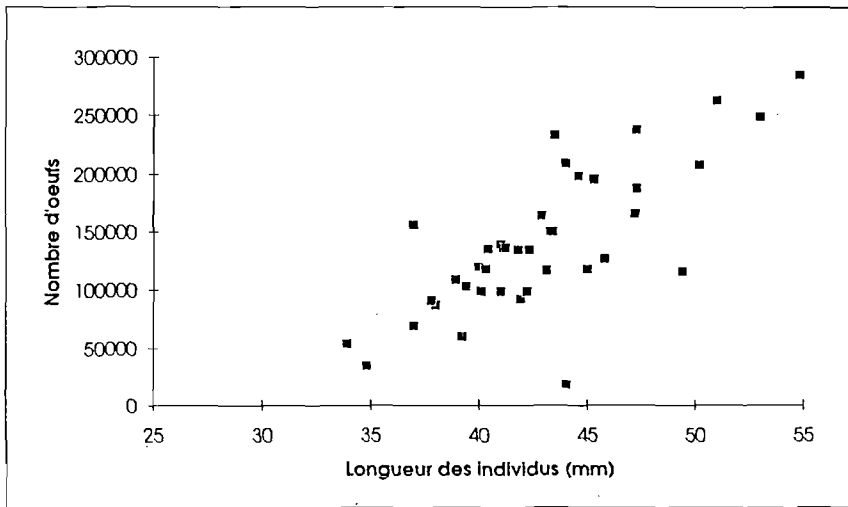
a	b	r
10091	-292733	0.760

Entre le poids de l'étrille et le nombre d'oeufs, nous avons également une relation linéaire (figure 3-13b):

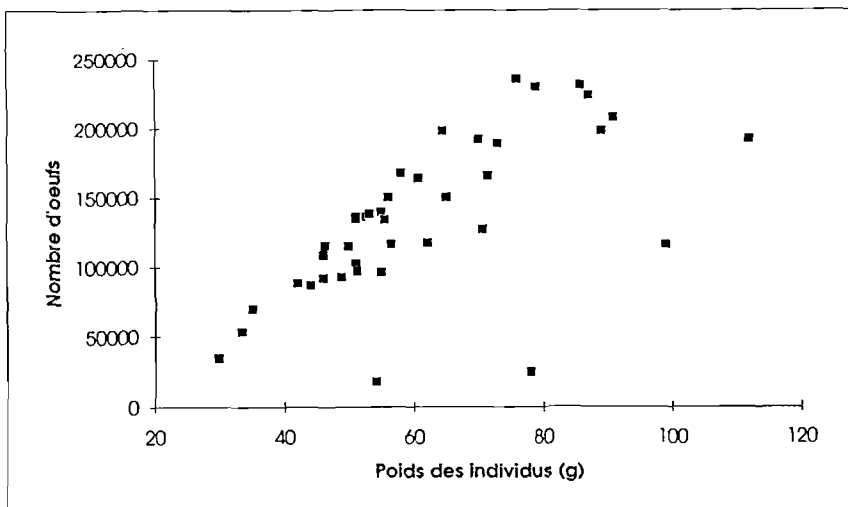
a	b	r
2011	11256	0.653

Ainsi, la fécondité va de 34 500 à 284 400 oeufs pour des individus d'une longueur allant de 34 mm à 55 mm, la méthode retenue tenant compte de tous les oeufs, y compris de ceux qui n'ont pas été fécondés. Par contre, les relations obtenues sont linéaires et non allométriques comme en Angleterre (Choy, 1986) ou en Espagne (González Gurriarán, 1985 b). Sur l'échantillon récolté, il ne se produit pas de phénomène "d'explosion" (nombre d'oeufs augmentant proportionnellement plus vite que la longueur de l'animal) et à l'âge adulte, nous n'observons pas de

phénomène de "saturation" (nombre d'œufs restant stable à une longueur donnée). Il serait souhaitable d'observer la fécondité d'un nombre plus important d'individus de taille extrême pour vérifier ces premières constatations.



**Figure 3-13 a : Relation entre le nombre d'œufs et la taille**  
Celle-ci est linéaire



**Figure 3-13 b : Relation entre le nombre d'œufs et le poids**  
Celle-ci est également linéaire



A titre de comparaison, la fécondité va, dans le Pays de Galles, de 40 000 à 262 000 oeufs pour des femelles allant de 30 mm à 55 mm de longueur (Choy, 1986 et 1988) et en Espagne de 34 500 oeufs à 448 800 oeufs (González Gurriarán, 1985) pour des individus de longueur comprise entre 36 mm et 66,5 mm environ.

Chez le tourteau *Cancer pagurus*, la fécondité est de l'ordre de 500 000 à 3 millions d'oeufs, chez l'araignée *Maja squinado*, de 150 000 oeufs, et chez le crabe bleu *Callinectes sapidus* de 700 000 à deux millions d'oeufs (de 250  $\mu\text{m}$  de diamètre environ) (Meusy et Payen, 1988).

### **3.2.7. Evolution de la couleur et du développement des oeufs**

Etudier cette évolution permet, parmi d'autres analyses, de voir si la ponte est synchrone au niveau de la population.

#### **3.2.7.1. Matériel et méthode**

Le protocole d'échantillonnage a été décrit antérieurement au paragraphe 3.1. Pour chaque femelle grainée, la couleur des oeufs est notée selon une échelle à trois degrés: orange, marron ou gris. Ces trois stades d'évolution ont été choisis car ils permettent de définir rapidement et simplement un état d'évolution des oeufs sur le terrain. Au laboratoire, le diamètre de ces oeufs est déterminé, en se basant sur un nombre  $n$  de femelles et en mesurant pour chacune de celle-ci 15 oeufs dans les deux diamètres extrêmes moyennés par la suite. Les diamètres annoncés correspondent aux moyennes des différentes mesures.

Les oeufs de couleur orange sont des oeufs récemment pondus, et dans lesquels le vitellus occupe la majeure partie de l'oeuf. Diamètre moyen = 370  $\mu\text{m}$  ;  $\sigma_{n-1} = 28,3$  ( $n = 12$ )

Les oeufs de couleur marron sont de deux types :

- oeufs non oeillés : diamètre moyen = 384,9  $\mu\text{m}$ ;  $\sigma_{n-1} = 23,5$  ( $n = 25$ )
- oeufs avec embryon oeillé : diamètre moyen = 404,33  $\mu\text{m}$   $\sigma_{n-1} = 29,5$  ( $n = 28$ )

Les oeufs gris contiennent des chromatophores et sont toujours oeillés. Le vitellus a complètement disparu. Diamètre moyen = 462  $\mu\text{m}$ ;  $\sigma_{n-1} = 21,5$  ( $n = 27$ )

La bibliographie existant sur le sujet (Choy, 1986) permet, à partir de nos données, d'établir une corrélation entre la couleur des oeufs et la durée de développement de chaque stade, comme cela est indiqué dans le tableau 3-2 :

NOMBRE DE JOURS D'INCUBATION  
EN FONCTION DE LA TEMPERATURE

<b>Couleur des oeufs</b>	8°C	12.5°C	14°C	16°C	20°C
Orange	31	19	10	6	2
Marron	79	22	24	22	12
Gris	15	9	8	7	9
<b>Total</b>	125	50	42	35	23

**Tableau 3-2 : Durée d'incubation des œufs selon la température**

Quand la température augmente, la durée d'incubation des œufs diminue

A 8°C, elle est de quatre mois et à 20°C de 23 jours

### 3.2.7.2. Résultats

Les histogrammes correspondant aux résultats sont regroupés figures 3-14, 3-15 et 3-16 et dans le tableau 3-3 :

<b>Zones rocheuses</b>	<b>Couleur des oeufs</b>		
	orange	marron	gris
mars 86	15.3	71.6	13.1
avril 86	6.5	77.4	16.1
mai 86	3.6	84.7	11.7
juin 86	6.7	93.3	0
décembre 86	12.5	75	12.5

<b>Zones sablo-vaseuses</b>			
mars 86	16.4	56.2	27.3
avril 86	17.5	60	22.5
juin 86	0	91.1	8.9
décembre 86	9	82	9

mars 87	2.9	79.2	17.9
avril 87	0.8	85.8	13.4
juin 87	0	90.3	9.7

**Tableau 3-3 : Evolution de la couleur des oeufs en 1986 et 1987 en pourcentage de femelles grainées**

• **Zones sablo-vaseuses (tableau 3-3 et figures 3-14 et 3-15)**

En mars 1986, les oeufs oranges se retrouvent à hauteur de 16 % des femelles grainées, en avril de 18 %, et en juin de 0 %.

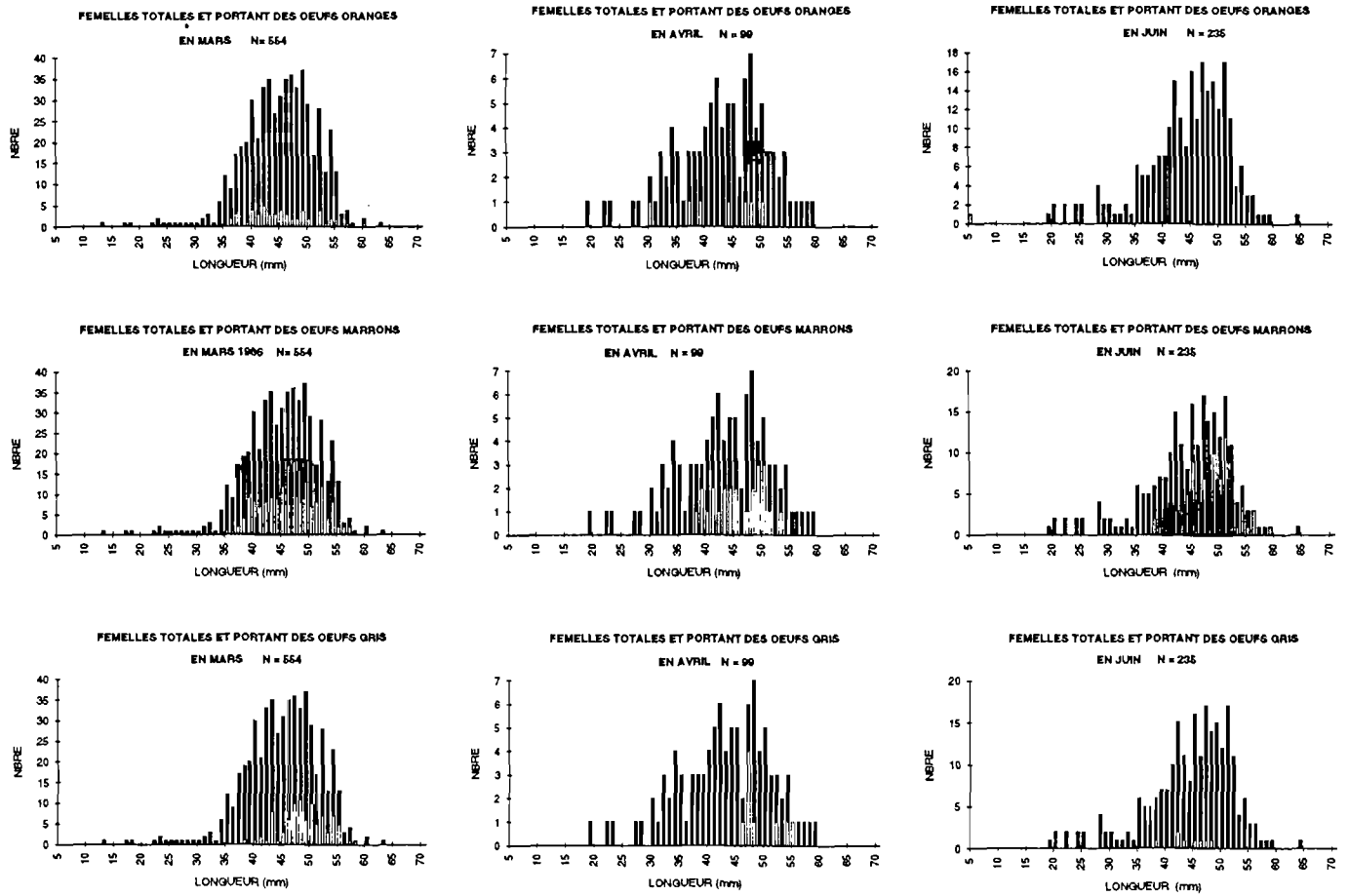


Figure 3-14 : Pêche en zone sablo-vaseuse en 1986

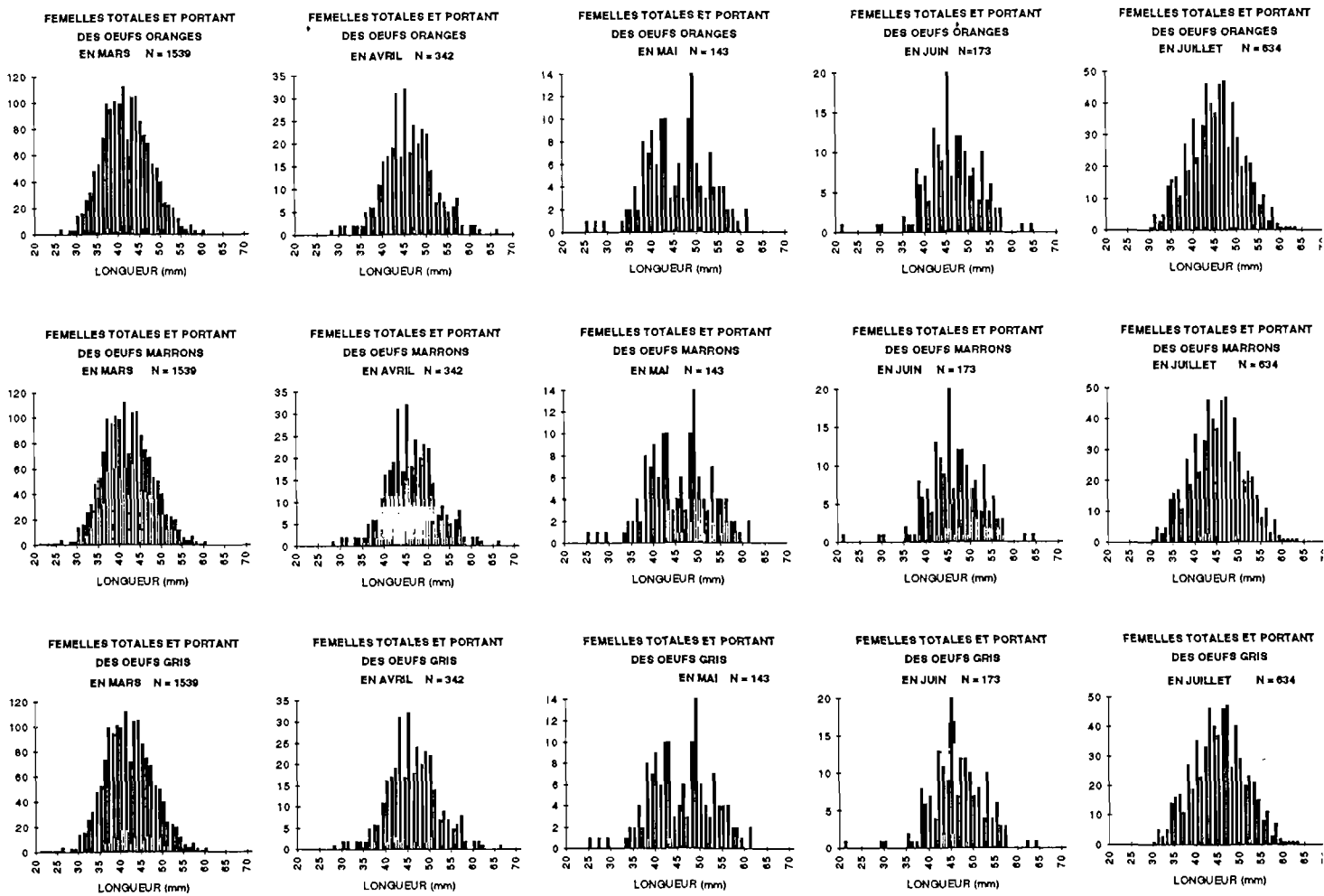


Figure 3-15 : Pêche en zone sablo-vaseuse en 1987

Les oeufs marrons constituent la couleur largement dominante des échantillonnages : 56 % en mars 1986, 60 % en avril et 91 % en juin.

Les oeufs gris se retrouvent surtout en mars (27 %) et en avril (22 %) et ce sont les femelles d'une longueur supérieure à 40 mm (figure 3-14) qui possèdent majoritairement des oeufs de cette couleur. Elles sont donc probablement les premières à pondre.

En 1987 (figure 3-15), les observations sont globalement similaires : aux mêmes mois (mars, avril, juin), les oeufs de couleur orange sont très minoritaires (au maximum 3 %), et les oeufs marrons les plus fréquemment rencontrés (79 % en mars, 86 % en avril, 90 % en juin).

Les oeufs gris sont surtout repérables en mars : ils concernent des animaux d'une longueur supérieure à 35 mm, qui pondraient donc en avance par rapport aux autres individus, comme l'année précédente.

#### • **Zones rocheuses**

Les captures des pêches au casier apportent globalement les mêmes résultats que ceux de la pêche au chalut à savoir (figure 3-16) :

Les oeufs oranges sont perceptibles sur peu de femelles quels que soient les mois étudiés (figure 3-9), atteignent au maximum 15 % du total des femelles grainées, au mois de mars et les oeufs marrons sont toujours largement majoritaires (72 % en mars, 77 % en avril, 85 % en mai et 93 % en juin). Les oeufs gris sont trouvés sur des animaux d'une longueur supérieure à 40 mm, à hauteur de 13 % en mars.

En conclusion, quelle que soit la nature des fonds, il existe des femelles grainées avec des oeufs oranges en décembre et de mars à avril (figures 3-8,3-9 et 3-10) et dans les zones rocheuses en juin 1986, les oeufs marrons se trouvant largement majoritaires. Les oeufs gris sont présents jusqu'en juin.

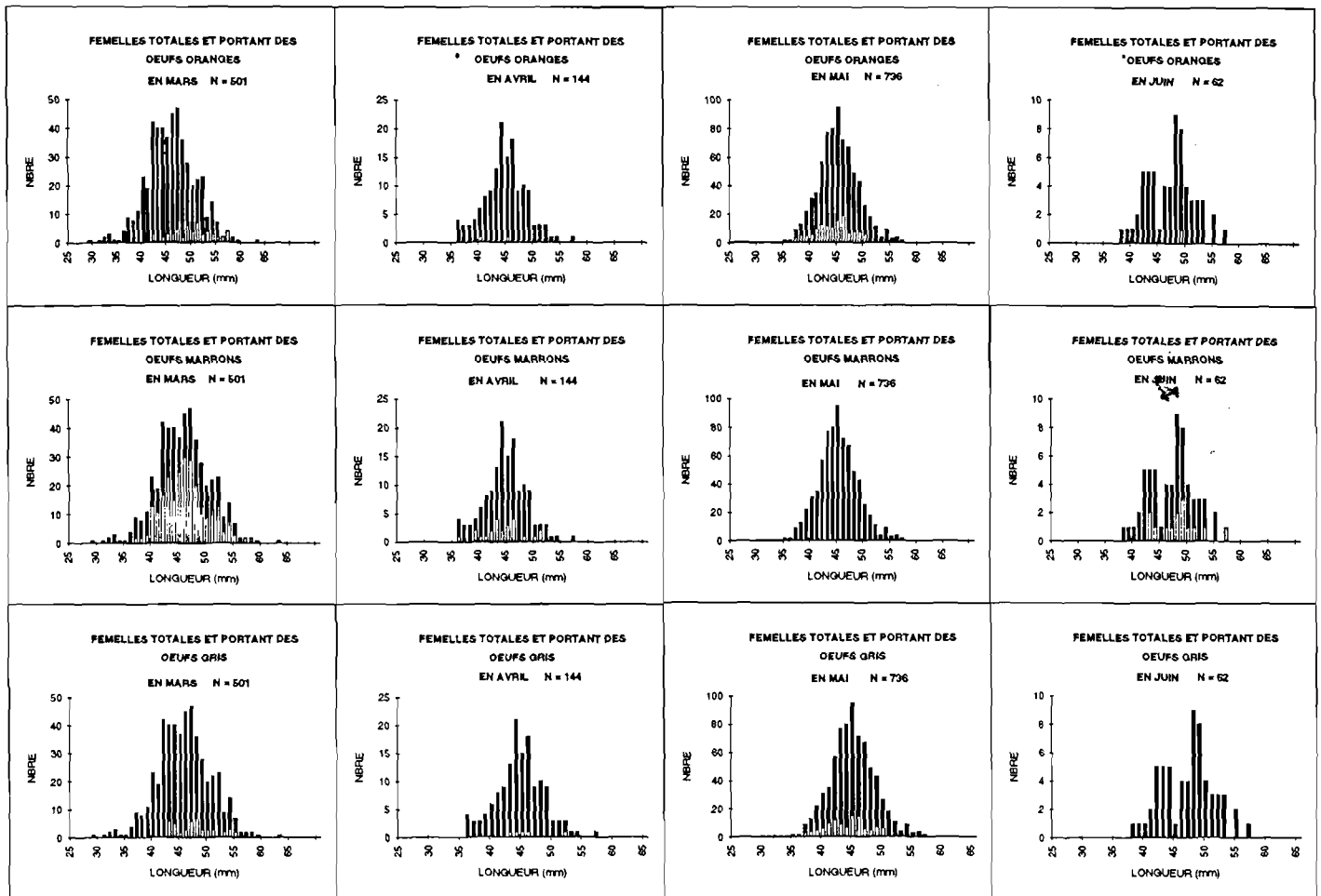


Figure 3-16 : Pêche en zone rocheuse en 1986

Ces données permettent de voir qu'il existe plusieurs pontes, au niveau de la population, décalées ou successives, en hiver et au printemps. Au mois de mars, alors que la température de l'eau est inférieure à 8 °C, le développement des oeufs est lent. Nous pouvons estimer que le taux de 15 à 16 % de femelles ayant récemment pondu correspond, à cette période, à la réalité, l'échantillonnage ayant eu lieu mensuellement et la couleur orange des oeufs restant théoriquement perceptible pendant environ un mois. Par contre, au mois de mai, la température oscillant autour de 14 °C, les oeufs oranges restent à ce

stade pendant environ 10 jours, et la probabilité de les percevoir est limitée, compte tenu de la fréquence des échantillonnages. En juin, cette probabilité est encore plus faible. Ainsi, plus la température de l'eau augmente, et plus il est difficile de repérer les nouvelles pontes. Il en est de même de la dernière phase d'incubation des oeufs, correspondant à la couleur grise, dont le développement est rapide proportionnellement aux autres, en dessous de 16°C (tableau 3-2). Cette évolution des oeufs explique pourquoi la couleur marron est largement majoritaire dans tous les échantillonnages. Par contre, en décembre, le pourcentage d'individus ayant récemment pondu est bas (5 à 6 %) à cause d'un échantillonnage lui-même faible (8 femelles grainées récoltées au total au casier et 11 au chalut)

### **3.2.8. Détermination de la durée de développement des oeufs d'après l'équation de Bélehràdek**

Afin de déterminer la durée de développement des oeufs à partir de la ponte dans le secteur du MOR - BRAZ, nous utilisons l'équation de Bélehràdek (1935, 1957) qui a travaillé sur l'évolution des oeufs d'invertébrés en fonction de la température. Il a établi l'équation suivante :

$$D = a (T-c)^b$$

D est la durée de développement des oeufs

a et b sont des paramètres dépendant de l'espèce

c est le zéro biologique, en dessous duquel le développement ne se fait pas.

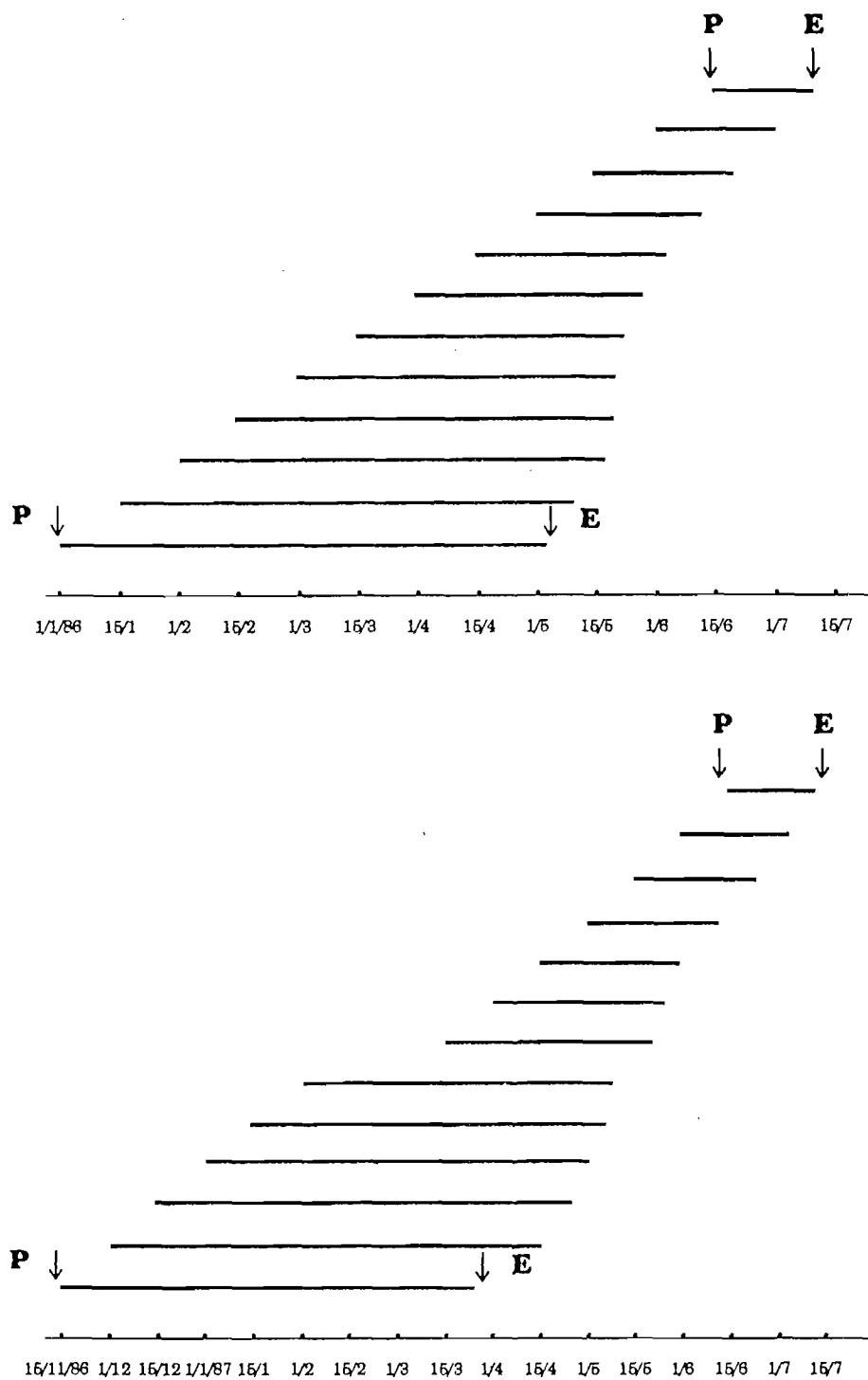
Cette équation peut être formulée ainsi :

$$Dr = \frac{1}{a (T-c)^b}$$

Où Dr est le taux de développement des oeufs par jour.

Les valeurs de a, b, et c ont été estimées par Choy en 1986 :

$$a = 24460, b = -2.23 \text{ et } c = -3,09 \text{ } ^\circ \text{ C}$$



**Figure 3-17 : Durée de développement des œufs, selon la date de ponte, d'après l'équation de Belehradeck appliquée à la région côtière du Mor-Braz**

(Les paramètres spécifiques à l'espèce étrille proviennent de Choy, 1986)

P = Ponte

E = Eclosion

La durée d'incubation va de un à quatre mois, selon la date de ponte



Pour modéliser, à l'aide de cette formule, le développement des oeufs de l'étrille, les relevés quotidiens de température de l'eau à La Trinité-sur-mer en 1986 et 1987 sont utilisés. Ces températures, bien que mesurées à un mètre de la surface, sont différentes, d'un degré maximum, à cette époque de l'année, de celles prises en profondeur comme cela est explicité figure 1-3 ci-contre. Ces données, de même que les paramètres définis par Choy permettent d'obtenir le taux de développement journalier.

Par exemple, pour un jour où la température ambiante est de 9°C, le taux de développement des oeufs est de 1.06 %.

Ainsi, en cumulant jour par jour ces différents taux, la durée totale de développement est obtenue.

En conclusion, plusieurs hypothèses basées sur les différentes dates de ponte observées sont envisagées et les résultats récapitulés dans la figure 3-17 montrent que la durée moyenne de développement complet des oeufs, en hiver, est de quatre mois environ. Par contre, en juin, quand la température de l'eau est plus élevée, un seul mois suffit. Ces résultats étayent l'hypothèse d'au moins une seconde ponte. En effet, d'après l'évolution du RGS et l'apparition des femelles grainées en décembre, la ponte principale aurait lieu en fin d'année vers le mois de décembre et début janvier, et l'éclosion correspondante se ferait vers mai. A cette période pourrait donc avoir lieu une seconde ponte facultative qui donnerait naissance à des larves vers le mois de juin ou de juillet si on considère que l'incubation dure approximativement 42 jours à 14 °C (tableau 3-2).

### 3.3. Discussion

L'étrille est mature dès 27 mm d'après des critères morphométriques (maturité physiologique) et à 31 mm selon l'observation du pourcentage de femelles grainées en fonction de leur longueur (maturité fonctionnelle).

L'accouplement a lieu en été, juste après la mue, au moment où les ovaires sont en repos. La copulation précède la ponte de plusieurs mois comme chez d'autres Décapodes (Jewett *et al.*, 1985; Crothers, 1969) et le sperme se trouve emmagasiné dans une spermathèque.

La ponte a lieu de préférence au large des côtes sur des fonds meubles, vers les mois de décembre ou janvier dans des zones de frayères, et la fécondité de l'étrille est de l'ordre de 200 000 oeufs pour une femelle de 45 mm de longueur.

L'observation des individus récoltés en 1986 et 1987 met en évidence un pourcentage de femelles grainées toujours supérieur à 18 % sur sept mois de l'année (de décembre à juin) quelle que soit la zone de pêche étudiée (figures 3-18 a, b, c et d). Comme le signalent les pêcheurs, et les données de Peronnet en 1976, les animaux sont en effet toujours majoritairement grainés en janvier et février. Le plus faible pourcentage de femelles grainées capturées au casier par rapport au chalut peut s'expliquer par un fonds peu propice à la ponte ou par une alimentation moins active.

Ainsi la ponte principale débute en décembre ou en janvier. L'observation de l'évolution du rapport gonado-somatique et du pourcentage des différents stades sexuels sur des femelles grainées ou non, de même que la durée théorique du développement des oeufs permet de conclure à une deuxième ponte "prépondérante" vers le mois de mai-juin qui donnerait naissance à des larves en juin-juillet. D'autre part, d'après les tableaux 3-4 a et 3-4 b, il apparaît que les animaux non grainés en mars et avec un ovaire développé ne sont pas suffisamment nombreux pour expliquer le fort pourcentage de femelles grainées observé au printemps (39 % en mai et 38 % en juin 1986),

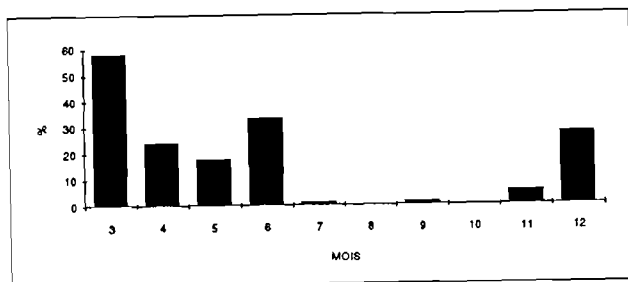
Date	% de Femelles grainées	% de Femelles grainées avec un ovaire développé	% de femelles grainées attendues au printemps (théorique)	% de femelles grainées observées au printemps
*MARS 86	58	70	41	39 en mai 38 en juin
*MARS 87	68	53	36	17 en mai 20 en juin

**Tableau 3-4 a : Comparaison entre le pourcentage théorique de femelles grainées, attendu dans les captures au chalut au printemps par rapport à celui observé (Observation de femelles grainées en hiver)**

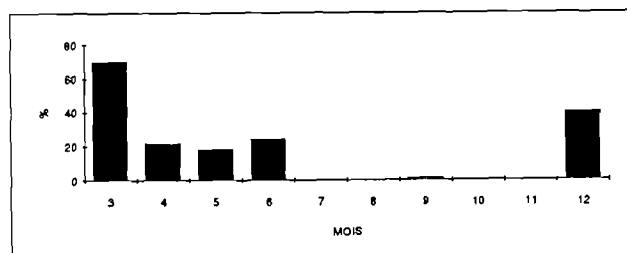
Date	% de Femelles non grainées	% de Femelles non grainées avec un ovaire développé	% de femelles grainées attendues au printemps (théorique)	% de femelles grainées observées au printemps
*MARS 86	42	78	33	39 en mai 38 en juin
*MARS 87	32	50	16	17 en mai 20 en juin

**Tableau 3-4 b : Comparaison entre le pourcentage théorique de femelles grainées, attendu dans les captures au chalut au printemps par rapport à celui observé (Observation de femelles non grainées en hiver)**

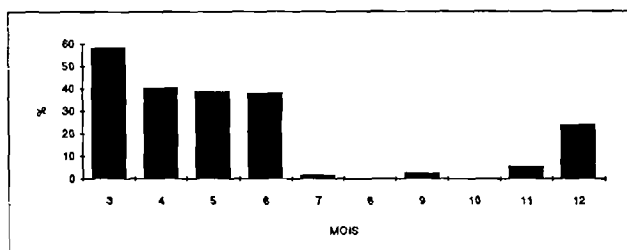
**a) tous secteurs confondus en 1986**



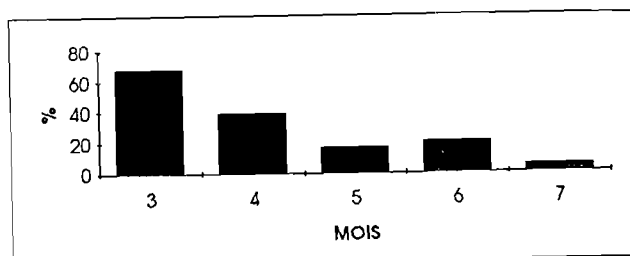
**c) en zones rocheuses en 1986**



**b) en zones sablo-vaseuses en 1987**



**d) en zones sablo-vaseuses en 1987**



**Figure 3-18 : Pourcentage de femelles grainées récoltées selon les zones de pêche**

alors que le pourcentage théorique attendu est de 25 % seulement si on émet l'hypothèse que les femelles non oeuvées recueillies à cette période n'ont pas déjà effectué une ponte. Les femelles ovigères en mai et juin ne peuvent donc pas provenir uniquement de pontes retardataires. En résumé, le rythme biologique de l'étrille est marqué par une ponte largement majoritaire vers le mois de janvier suivie d'au moins une deuxième ponte facultative au printemps qui donne naissance à des individus ne pouvant pas être pubères avant le printemps suivant.

A l'échelle européenne, il existe un gradient Nord-Sud : plus la latitude est élevée, et plus la période de reproduction est tardive. En Ecosse, les femelles grainées se retrouvent dans les captures principalement entre janvier et mars (Kinnear et Mason, 1987), alors qu'en Espagne, celles-ci se récoltent surtout entre janvier et mars (González Gurriarán, 1985). Ce phénomène concerne également d'autres espèces comme *Callinectes sapidus* dont la ponte commence plus tôt à des latitudes plus basses (Millikin et Williams, 1984)

### **3.4. Biométrie et croissance**

#### **3.4.1. Le développement larvaire**

##### **3.4.1.1. Introduction**

Afin de mieux comprendre la répartition spatiale de l'étrille et d'appréhender les problèmes liés au recrutement dans le Golfe du Morbihan - Mor-Braz, l'influence d'un paramètre physico-chimique a été testée : la salinité, la présence ou non d'étrilles semblant être sous la dépendance principale de ce facteur, comme nous l'avons vu au chapitre 1.4. Ce travail se propose de déterminer les seuils de tolérance des larves d'étrilles vis-à-vis de la salinité en conditions expérimentales et contrôlées.

##### **3.4.1.2. Critères permettant de reconnaître le stade d'une zoé d'étrille**

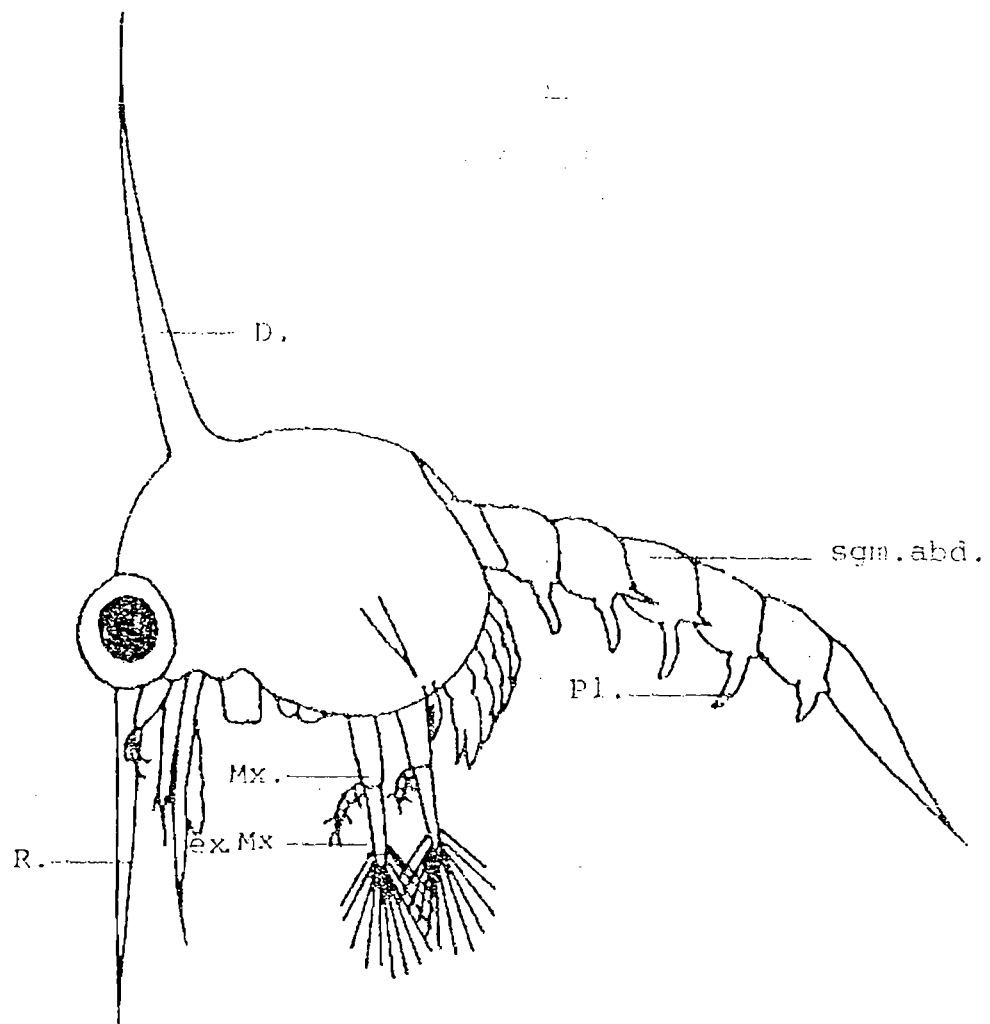
La morphologie des larves d'étrille a été bien décrite dans la littérature (Lebour, 1928; Bigot, 1971; Rice et Ingle, 1975; Mené, 1987).

Le développement larvaire comprend cinq stades zoés et un stade mégaloïde (figure 3-19).

Le nombre de soies terminales de l'exopodite des maxillipèdes (de la première ou de la deuxième paire) est le critère principal qui permet de reconnaître les stades zoés (tableau 3-5, d'après Bigot, 1971).

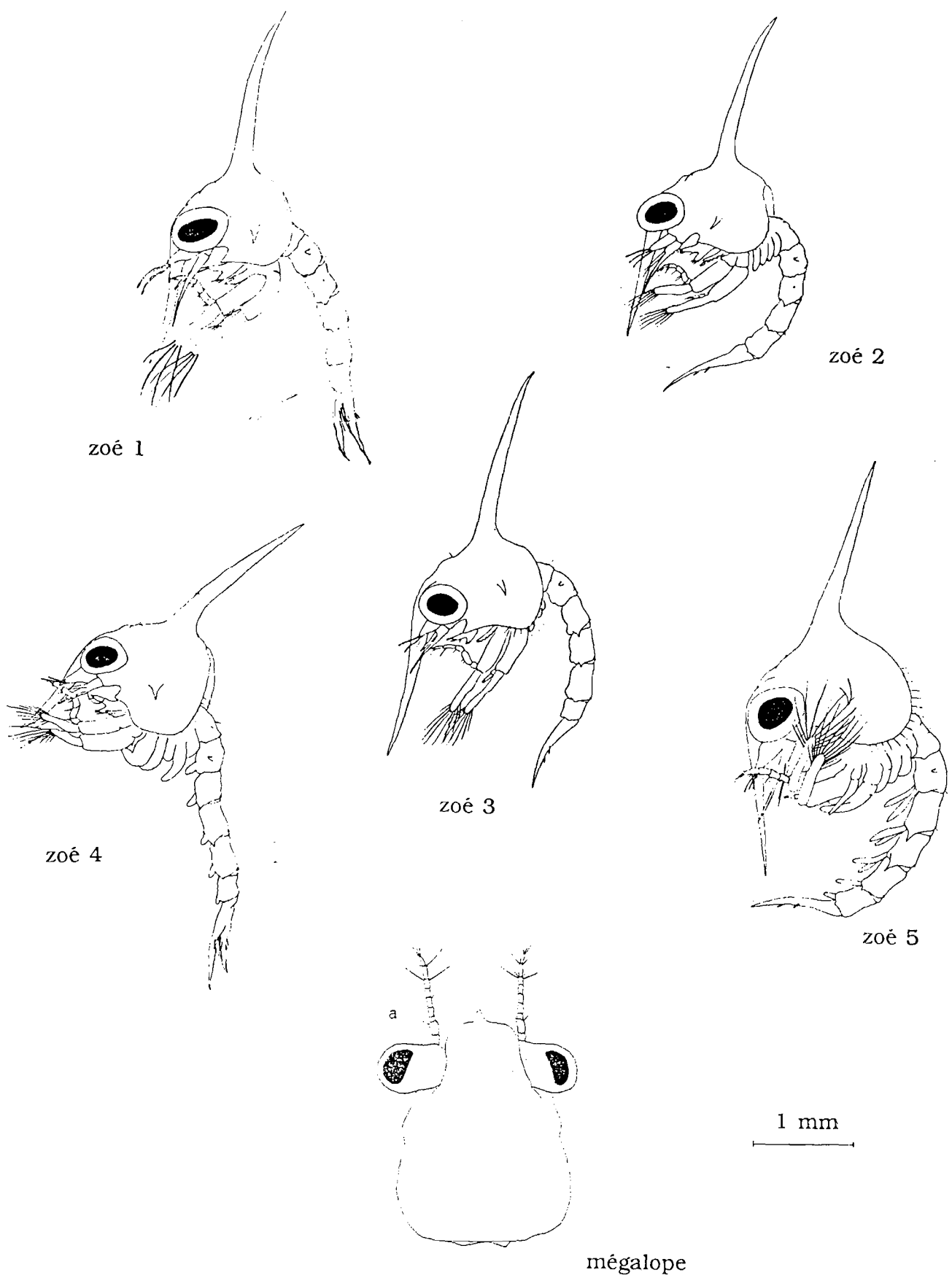
Un deuxième critère utilisé pour différencier le premier et le deuxième stade zoé est la mobilité des yeux, ceux-ci étant en effet sessiles lors du premier stade.

D'autre part, au 4<sup>o</sup> stade zoé, les pléopodes commencent à être distingués et au 5<sup>o</sup> stade, ils sont bien développés (figure 3-19).



- |             |                       |              |                   |                                 |
|-------------|-----------------------|--------------|-------------------|---------------------------------|
| <b>D:</b>   | <b>épine dorsale</b>  | <b>zoé 5</b> | <b>ex Mx :</b>    | <b>exopodite du maxillipède</b> |
| <b>R:</b>   | <b>épine rostrale</b> |              | <b>Pl :</b>       | <b>pléopode</b>                 |
| <b>Mx :</b> | <b>maxillipède</b>    |              | <b>Sgm. abd :</b> | <b>segment abdominal</b>        |

Source : d'après Bigot, 1971



Source : d'après Rice et Ingle, 1975

**Figure 3-19 : Les cinq stades zoés et le stade mégalope de l'étrille**

Nombre de soies	Stade zoé
4	I
6	II
8	III
10	IV
12	V

**Tableau 3-5 : Nombre de soies terminales de l'exopodite des maxillipèdes en fonction du stade zoé**  
(d'après Bigot, 1971)

### 3.4.1.3. Effet de la salinité sur le développement larvaire

Une femelle capturée dans le Mor-Braz au début mai 1988 et possédant des oeufs ocellés prêts à éclore a été placée dans un aquarium reposant dans une salle thermostatée à 19 °C à l'abri de la lumière.

Dès l'éclosion, 780 larves ont été prélevées à la pipette et réparties dans 78 pots en pyrex de quatre cm de hauteur et d'une contenance de 250 cm<sup>3</sup>, de salinité comprise entre 27,5 ‰ 32,5 ‰. Ces larves sont maintenues à l'obscurité sauf au moment de leur examen au microscope.

Pour atteindre la salinité de 10 ‰ sans choc brutal, une partie d'entre elles sont transférées très progressivement à des salinités plus extrêmes, de 2,5 ‰ à chaque fois. Ces opérations étant menées deux fois par jour, la salinité de 10 ‰ se trouve donc atteinte en un peu moins de quatre jours seulement, soit avant l'apparition du stade zoé 2.

Au total, 13 salinités ont donc été testées, allant de 10 ‰ à 40 ‰, et pour chacune d'entre elles, la survie des larves (i.e le nombre de larves restant vivantes par rapport au nombre initial (60)) est observée.

Quotidiennement et à chaque transfert, les animaux morts sont retirés, l'eau changée et agitée manuellement pour atteindre environ 98 % de la saturation en oxygène. Les larves sont alors nourries avec des nauplii d'*Artemia* fraîchement écloses.



Les résultats montrent que le développement larvaire est sous l'influence de la salinité (figures 3-20 et 3-21):

Aux basses valeurs (10 ‰ à 12,5 ‰), celui-ci est stoppé au 2<sup>o</sup> stade et la survie des larves n'excède pas neuf jours en moyenne.

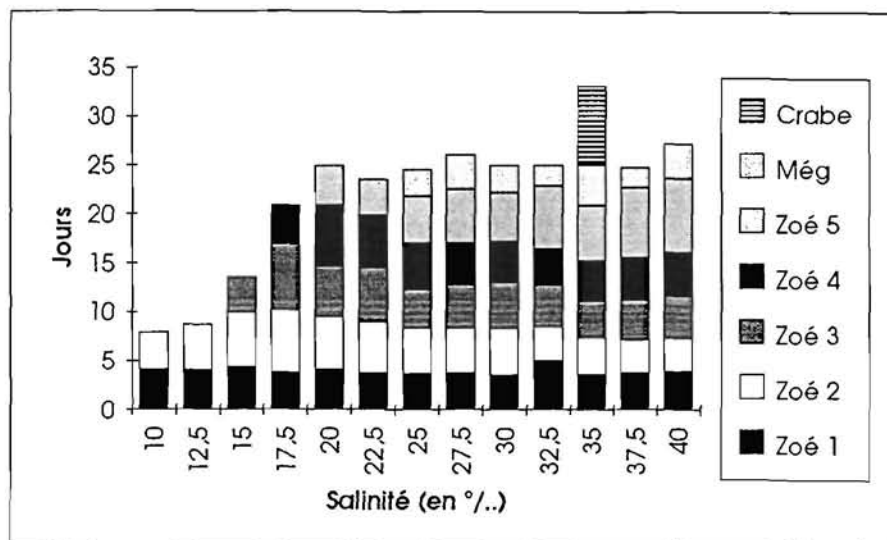


Figure 3-20 : Durée moyenne en jours des différents stades larvaires selon la salinité

Entre 15 ‰ et 20 ‰, chaque accroissement de salinité de 2,5 ‰ voit apparaître un stade supplémentaire, ce qui fait passer la durée totale moyenne du développement de 14 à 25 jours. C'est à partir de 25 ‰ que le stade mégalope fait son apparition, au moment où la durée des cinq premiers stades oscille autour de 25 jours.

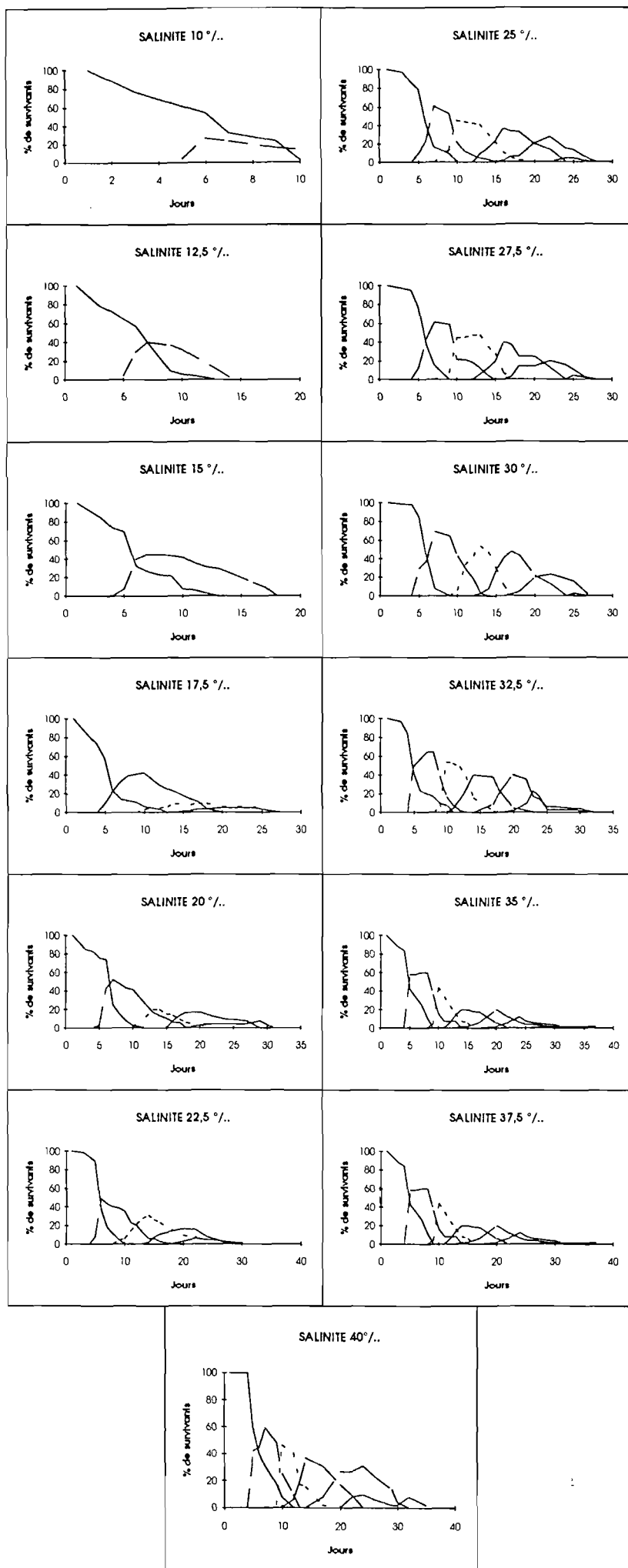


Figure 3-21 : Survie des larves à différentes salinités selon la durée

Le stade crabe est présent seulement à 35 ‰ (figures 3-20 et 3-21).

La durée moyenne de chaque stade larvaire va de trois à sept jours selon les expériences (figure 3-20). Aux basses salinités (en dessous de 20 ‰), les stades zoé 2 et zoé 3 ont tendance à s'allonger alors qu'à l'autre extrême (au-delà de 35 ‰), ce phénomène concerne le stade zoé 5 seulement.

A partir de la salinité 25 ‰, la durée cumulée des six premiers stades équivaut à celles obtenues à des salinités plus faibles alors qu'un stade supplémentaire est présent.

#### **3.4.1.4. Discussion**

Les larves d'étrille sont très sensibles à la salinité et les expériences menées tendent à prouver que leur développement jusqu'à la mégalope n'est pas possible en deçà de 25 ‰. Au delà de ce palier par contre, ce stade apparaît constamment.

Cette expérience explique au moins en partie l'impossibilité d'un recrutement dans des zones fortement dessalées comme la partie Est du Golfe du Morbihan et l'embouchure de la Vilaine où les salinités descendent en dessous de 25 ‰. (Lassus *et al.*, 1986; Maggi *et al.* 1987) à moins que les larves ne se tiennent en profondeur, jusqu'à une certaine limite des côtes.

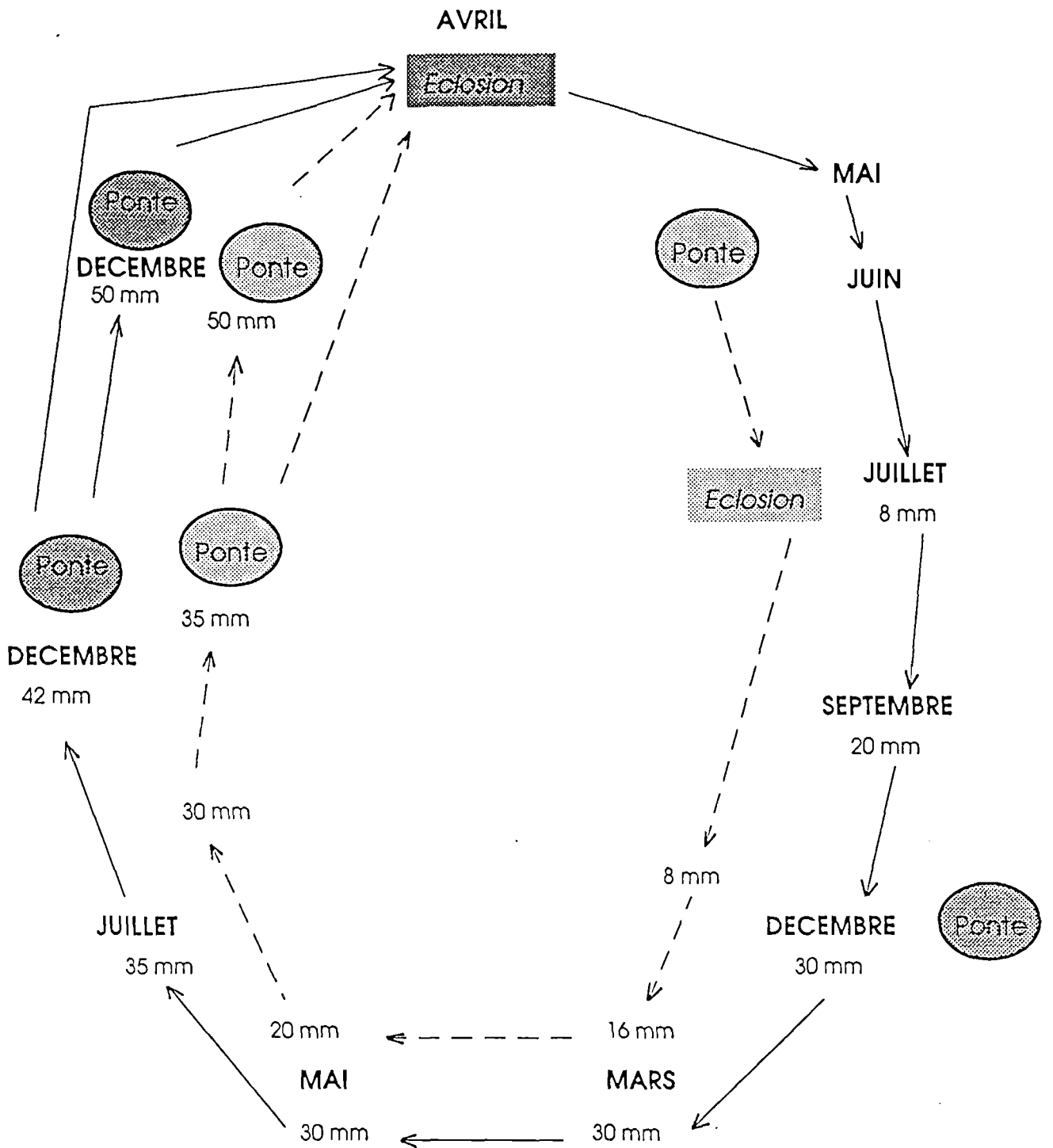
La durée des différents stades larvaires observées coïncide relativement bien avec les données recueillies par Mené *et al.* en 1991.

Aux salinités basses, la durée des deux premiers stades est légèrement plus longue, le passage à la zoé 3 se faisant difficilement ou pas du tout. Au-dessus de 25 ‰, à cause de la métamorphose, phase sensible où beaucoup de changements morphologiques et physiologiques ont lieu, et à cause du stress, peu de mégalopes arrivent au stade crabe.

Nous avons enregistré un faible taux de survie entre les deux premiers stades. Pour l'expliquer, il est possible de retenir deux facteurs :

- Les larves ne font l'objet d'aucun tri préalable : celles-ci sont récoltées en faisant abstraction de leur résistance apparente.
- Ni l'eau de mer, ni le matériel utilisé n'ont été stérilisés.

La durée de développement de l'éclosion à l'apparition du jeune crabe dure environ un mois à 19 °C. Dans le milieu naturel, en avril notamment, la durée doit se trouver rallongée du fait de températures plus basses : Valdès et Alvarez-Ossorio en 1983 estiment à 39 jours le délai allant de l'éclosion à la mégalope à 15 °C.



———— Cycle majoritaire (étrilles issues de la première ponte)

- - - - Cycle minoritaire (étrilles issues de la deuxième ponte)

Les tailles indiquées correspondent aux longueurs des individus

Figure 3-22 : Cycle de l'étrille femelle dans le Mor-Braz

### **3.4.2. La croissance postlarvaire**

#### **3.4.2.1. Schéma de la croissance de l'étrille**

D'après les résultats qui précèdent sur la reproduction de l'étrille, et les différentes observations sur le terrain et en laboratoire, nous sommes en mesure de proposer un schéma du cycle biologique de l'étrille (figure 3-22).

La grande majorité des étrilles pondraient vers le mois de décembre au large des côtes, dans des zones de frayères, et l'éclosion se produirait massivement en avril. Les juvéniles femelles atteindraient alors la taille de 8 mm en juillet et de 30 mm en décembre environ où elles deviendraient matures. En décembre de l'année suivante, elles mesureraient environ 42 mm. Parallèlement à ce schéma, il existerait un second cycle minoritaire : en effet, l'étrille pond de manière étalée et une seconde ponte apparaît significative vers le mois de mai-juin. Les individus issus de celle-ci atteindraient la longueur de 16 mm en mars et de 35 mm en décembre, date à laquelle ils effectueraient eux-mêmes leur ponte. Ce schéma de croissance demande à être vérifié au cours de ce chapitre.

#### **3.4.2.2. Convention sur les mesures**

Afin de comparer nos données avec celles des auteurs anglo-saxons qui ont pour habitude de mesurer la largeur des individus, nous allons établir une relation longueur-largeur.

Sur 406 mâles et 461 femelles sont calculées les équations entre la longueur et la largeur. Les résultats sont les suivants :

Pour les mâles :  $Y = 1,262 X - 0,520$

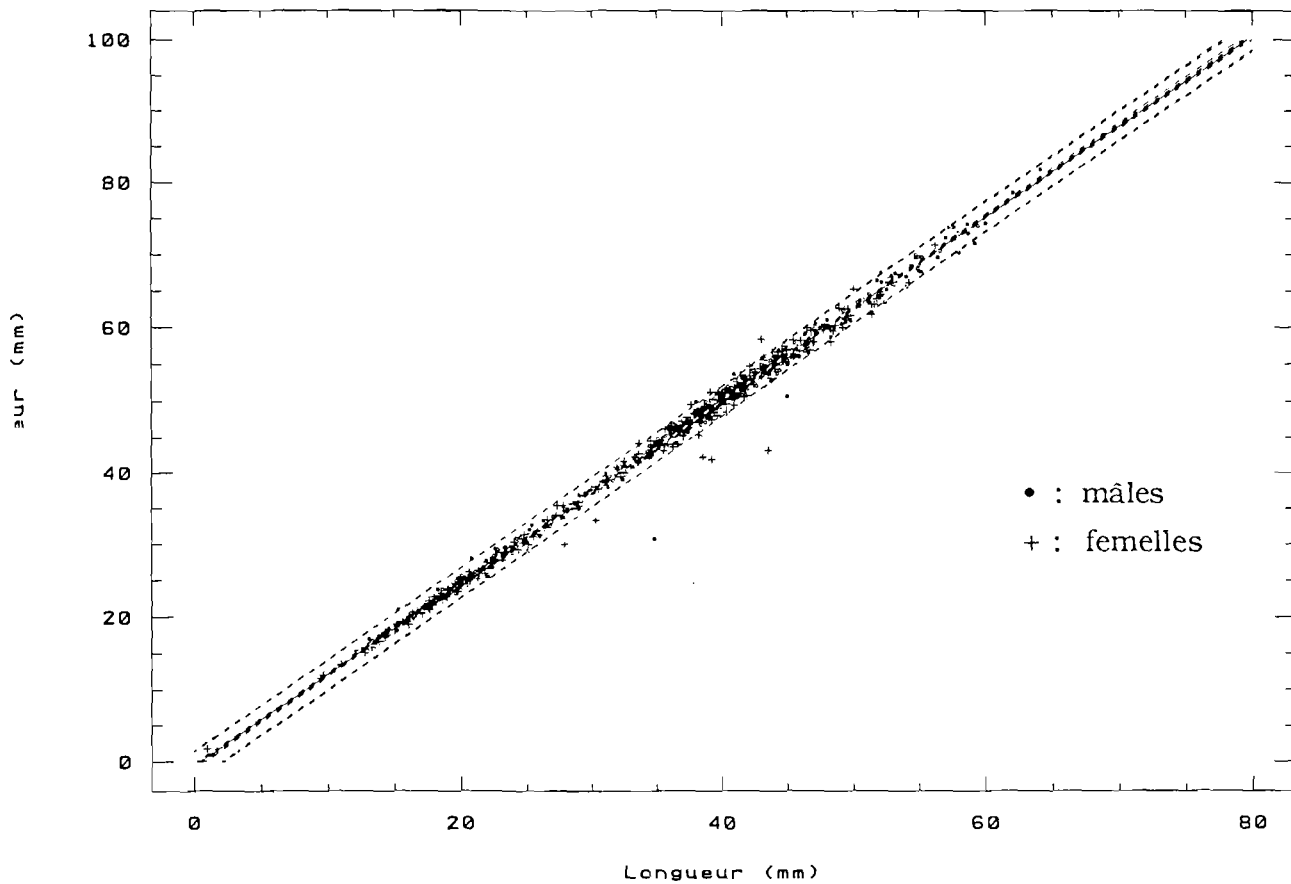
$Y = \text{largeur (mm)}$        $R = 0.998$

$X = \text{longueur (mm)}$

Pour les femelles :  $Y = 1,268 X - 0,704$

$R = 0.997$

Les régressions correspondantes sont représentées graphiquement figure 3-23.



**Figure 3-23 : Relation longueur/largeur des mâles et des femelles**

Pour déterminer s'il existe une différence significative entre les mâles et les femelles, une analyse de covariance sur les deux droites de régression est réalisée après avoir testé l'homogénéité des variances ( $F_{1,863} = 0,71 < 3,85$ ).

	d.l.	Ex2	Exy	Ey2	COEF de Régression	Ecart à la régression		
						d.l.	SCE	CM
<b>INTRA MALES</b>	405	66934	84478	106903	1.26	404	280	0.69
<b>FEMELLES</b>	460	49674	63000	80350	1.27	459	447	0.97
						863	726	0.84
<b>COMMUNE</b>	865	116608	147478	187253	1.26	864	728	0.84
Différence entre pentes						1	1	1.08
<b>INTER</b>	1	38	46	58				
<b>TOTALE</b>	866	116644	147525	187309		865	728	
Entre moyennes ajustées						1	1	0.8

**Tableau 3-6 : Comparaison des droites de régression Largeur = F (Longueur) entre mâles et femelles.**

Le résultat n'est pas significatif

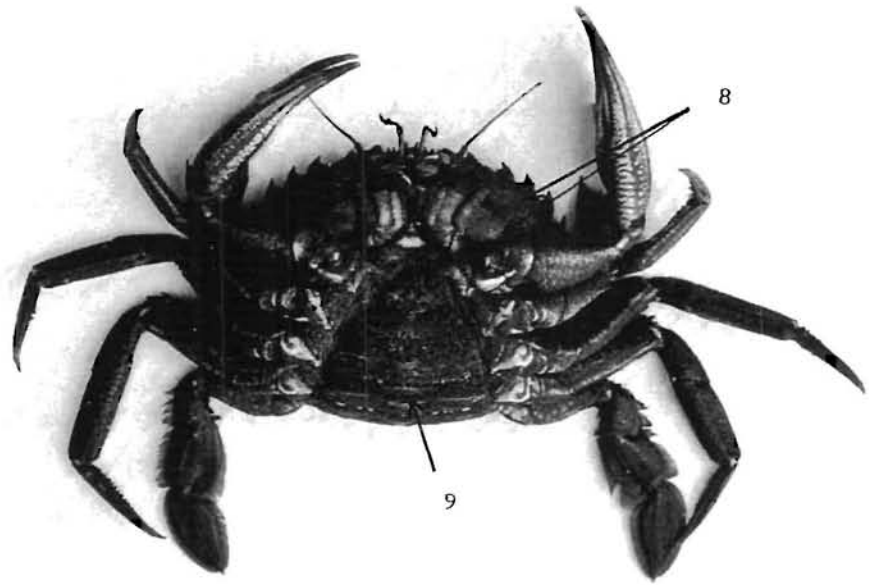
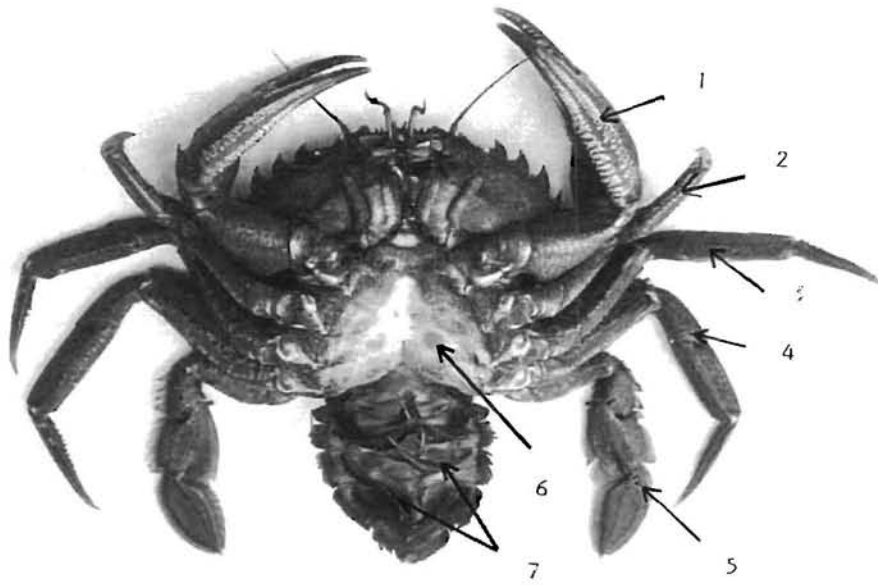
Comparaison des pentes :  $F_{1,863} = 1.28 < 3.85$

Non significatif au seuil de 5%

Comparaison des ordonnées à l'origine :  $F_{1,864} = 0.95 < 3.85$

Les résultats du test, consignés tableau 3-6 ne font pas apparaître de différence significative entre les mâles et les femelles au seuil de 5 %. Ces résultats ne sont pas en concordance avec ceux de González Gurriarán en 1985.





- |                   |                     |
|-------------------|---------------------|
| 1 : péréiopode P1 | 6 : orifice génital |
| 2 : péréiopode P2 | 7 : pléopodes       |
| 3 : péréiopode P3 | 8 : branchiostégite |
| 4 : péréiopode P4 | 9 : abdomen         |
| 5 : péréiopode P5 |                     |

**Figure 3-24 a : Morphologie externe de l'étrille femelle. Vue ventrale.**

### 3.4.2.3. Dimorphisme sexuel

La distinction entre mâle et femelle se fait à l'examen rapide de la forme de la languette abdominale. Chez l'étrille mâle, elle est étroite et de forme triangulaire et chez l'étrille femelle, elle est large et de forme arrondie (figures 3-24a et 3-24b).



- 10 : ligne de déhiscence
- 11 : sternite
- 12 : stylet copulateur

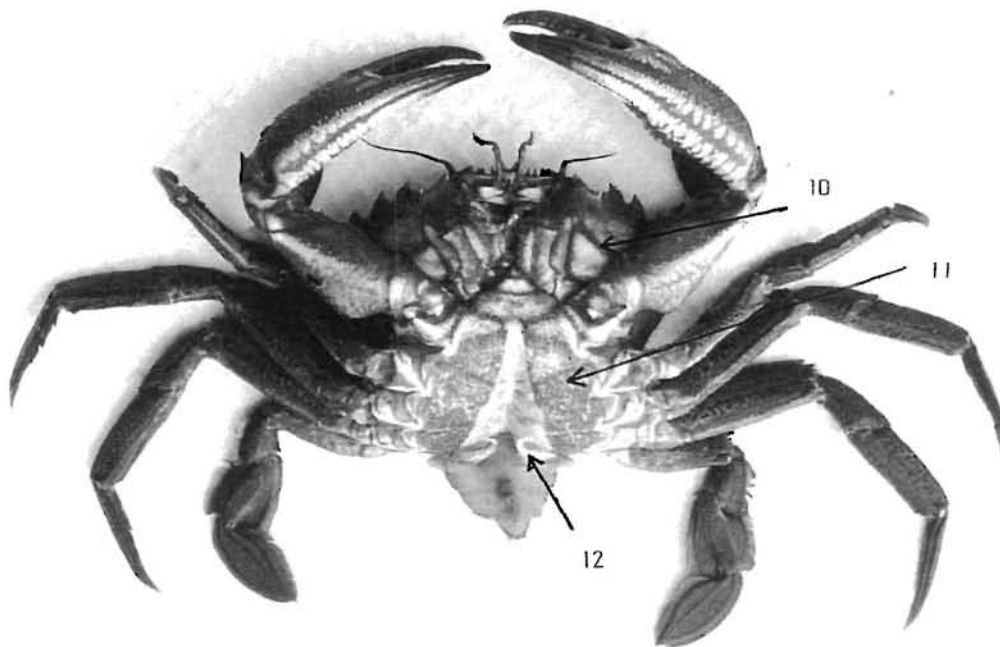


Figure 3-24 b : Morphologie externe de l'étrille mâle. Vue ventrale

D'autre part, chez les adultes, il existe un dimorphisme sexuel basé sur des différences longueur-poids, comme nous allons le démontrer :

Les relations de longueur-poids ont été établies à partir de 307 animaux de chaque sexe. Par précaution, les étrilles auxquelles il manquait au moins une patte ont été écartées. Afin de déterminer une relation taille-poids dans les meilleurs conditions possibles, nous n'avons pas tenu compte des animaux possédant une carapace molle. En effet, aux stades A et B qui succèdent à la mue, l'animal contient une grande proportion d'eau, et son poids peut être inférieur à celui d'un animal qui a achevé sa nouvelle cuticule.

La relation liant la longueur et le poids est de la forme :

$$Y = a X^b \quad Y = \text{poids en grammes}$$
$$X = \text{longueur en mm}$$

Les équations obtenues sont les suivantes (figure 3-25):

$$\text{Pour les mâles : } Y = 6.10 \cdot 10^{-4} X^{3.02415}$$

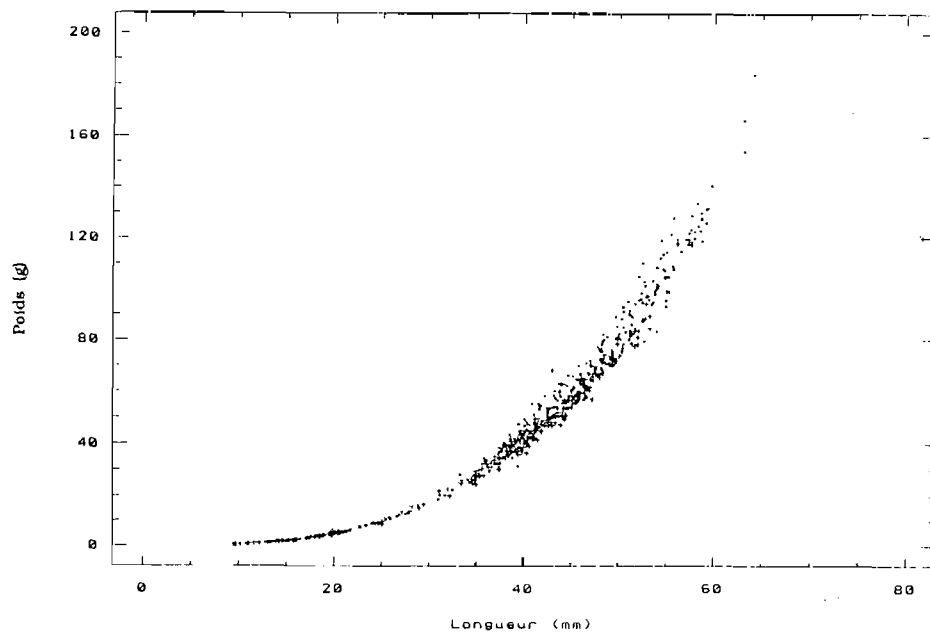
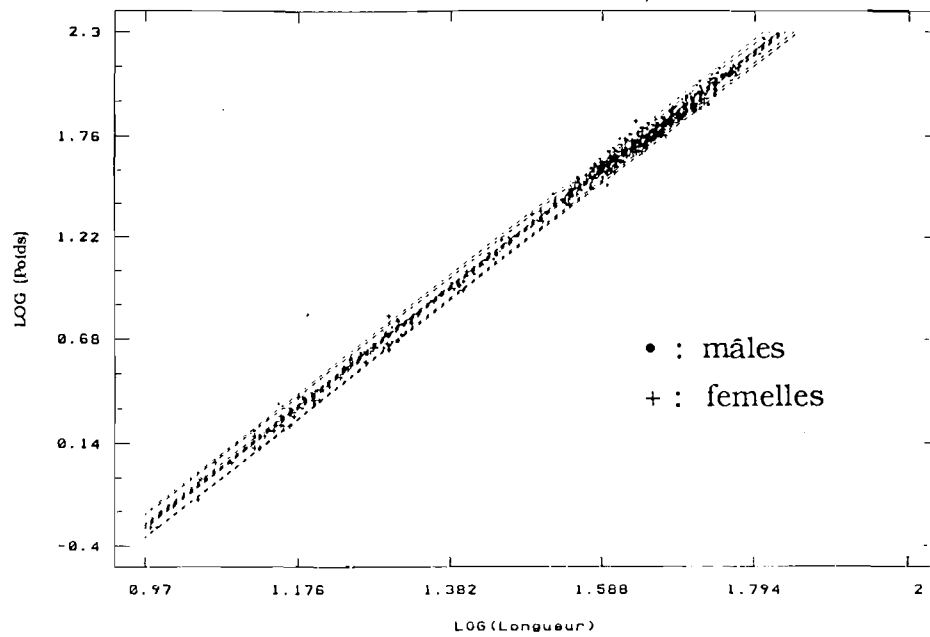
$$R = 0.998$$

$$\text{Pour les femelles : } Y = 5.99 \cdot 10^{-4} X^{3.00828}$$

$$R = 0.999$$

#### *Comparaison des deux droites*

Pour voir si la différence entre les deux sexes est significative, ces relations sont utilisées en valeur logarithmique. Cette transformation a pour effet de linéariser la relation, de stabiliser les variances et de normaliser les distributions (figure 3-25).



**Figure 3-25 : Relation longueur/poids des mâles et des femelles**

Pour les mâles  $\log y = -3,223 + 3,0242 \log x$

Pour les femelles  $\log y = -3,214 + 3,008 \log x$

Une analyse de covariance entre ces deux droites est réalisable car les variances résiduelles sont homogènes ( $F_{1,610} = 0.117 < 1$ ). Les résultats du test figurent dans le tableau 3-7.

	d.l.	Ex2	Exy	Ey2	COEF de Régression	Ecart à la régression		
						d.l.	SCE	CM
<b>INTRA MALES</b>	306	9.25	27.92	84.67	3.02	305	0.38	0.00
<b>FEMELLES</b>	306	11.11	32.35	97.6	2.91	305	3.37	0.01
						610	3.74	0.01
<b>COMMUNE</b>	612	20.35	60.27	182.27	2.96	611	3.80	0.01
Différence entre pentes						1	0.06	0.06
<b>INTER</b>	1	0.99	1.75	5.45				
<b>TOTALE</b>	613	21.34	62.02	187.72		613	7.47	
Entre moyennes ajustées						1	3.67	3.67

**Tableau 3-7 : Comparaison des droites de régression Log (Poids) = F [Log(Longueur)] entre mâles et femelles**

Celles-ci sont significativement différentes

Comparaison des pentes :  $F_{1,610} = 9.35 > 3.85$

Significatif au seuil de 5%

Comparaison des ordonnées à l'origine :  $F_{1,611} = 590 > 3.85$

Significatif au seuil de 5%

Ils indiquent une différence significative au seuil de 5 % tant au niveau des pentes qu'à celui des ordonnées à l'origine. Les droites de régression  $\text{Log(Poids)} = F (\text{Log(Longueur)})$  sont donc significativement différentes.

### *Discussion*

Les résultats mettent en évidence le fait que les mâles, à une longueur donnée, ont un poids plus important que celui des femelles. Cela peut-être dû à divers caractères secondaires comme une croissance plus importante des pinces chez le mâle et une capacité volumétrique élevée. D'autres auteurs ont signalé ce phénomène chez les Décapodes (Teissier, 1960; Hartnoll, 1974, 1978).

### 3.4.2.4. Généralités sur la mue et les stades d'intermue

- LA MUE

Beaucoup de travaux sur la mue et son contrôle ont été publiés (Drach, 1939; Drach et Tchernigovtzeff, 1967; Passano, 1960; Warner, 1977). Il s'agit d'un phénomène complexe déterminé par des processus hormonaux.

Nous en décrivons ici les grands traits (Drach, 1939) :

La période qui précède la mue est marquée par une modification dans le comportement des étrilles. Ensuite, l'animal se gonfle d'eau; la ligne de déhiscence, (qui correspond à la limite entre le céphalothorax et l'abdomen) et la zone épimérale (au niveau des branchiostégites)(figure 3-24) s'écartent (phase passive). Puis la vieille carapace se soulève par derrière : c'est le commencement de la phase active. Il s'ensuit des contractions musculaires. L'abdomen se retire le premier, suivi par les péréiopodes. Lorsque les huit péréiopodes sont sortis, ils servent de levier pour l'extraction des pinces qui sont toujours les derniers appendices à quitter l'ancien squelette.

La mue en elle-même s'effectue rapidement : elle dure de quelques minutes à quelques heures.

Le phénomène de mue a été observé au laboratoire :

Sur 28 étrilles maintenues en captivité, l'alimentation commence en moyenne 12 jours après la mue ( $\sigma_{n-1} = 4,5$  jours). En outre, les animaux cessent de s'alimenter environ 48 heures avant celle-ci. Il apparaît donc que la période de non-capturabilité par casier appâté englobant la mue est de 14 jours environ. Nous supposons que le sexe n'a pas d'influence sur ces critères.

A de rares occasions, des mues qui blessent l'animal ont été observées. Celui-ci peut par exemple perdre un péréiopode au cours de ce phénomène.

- LE CYCLE D'INTERMUE :

Le cycle d'intermue est la série de transformations réalisée dans l'intervalle de temps qui sépare deux mues. Dans le domaine de l'halieutique, la détermination des étapes d'intermue permet en outre une approche de la connaissance de la durée de la

portion du cycle biologique pendant laquelle l'étrille est susceptible d'être capturée, et cela donne aussi une meilleure appréciation de la vulnérabilité du stock.

Il semble utile de rappeler ici les caractéristiques de ces grandes étapes d'intermue qui sont classiquement désignées par les lettres de A à E.

En A, l'animal vient de muer. Sa cuticule, molle, n'est constituée que de couches préexuviales : épicuticule et couche membraneuse non calcifiée.

Au cours des jours suivants, la cuticule se minéralise et des couches supplémentaires sont sécrétées (couche principale); elle demeure cependant aisément déformable : c'est l'étape B. Lorsque la cuticule est durcie, l'animal est en étape C (C<sub>1</sub> à C<sub>4</sub>). Le tégument n'est complet qu'à la fin de cette étape lorsque la couche membraneuse est sécrétée (étape C<sub>4</sub>). La carapace demeure dure jusqu'à l'approche de la mue suivante, juste avant laquelle elle devient fragile à cause de la déminéralisation de la cuticule, et de la lyse de la couche membraneuse (étape D : D<sub>0</sub> à D<sub>4</sub>).

#### **3.4.2.5. Les principaux stades d'intermue chez l'étrille et leur durée**

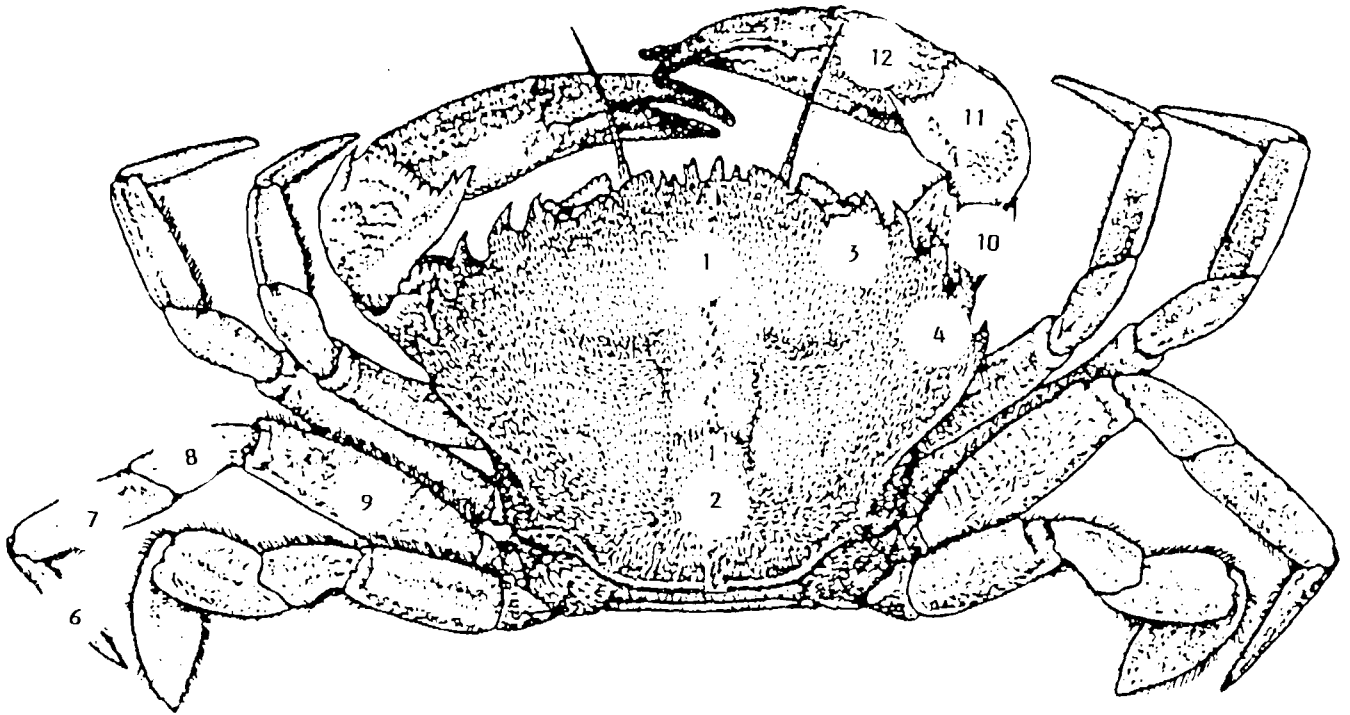
Pour caractériser les grandes étapes d'intermue chez l'étrille, déterminer leur durée et essayer de dénombrer la fréquence des mues annuelles, nous avons distingué trois grands stades définis de la façon suivante :

- le stade "postmue" : allant de la période A à l'étape C<sub>3</sub>,
- le stade "repos intermue" : étape C<sub>4</sub>
- le stade "prémue" : période D

Pour cerner ces différentes phases, nous avons procédé de plusieurs manières :

##### **• Méthode permettant de reconnaître le stade "postmue"**

60 étrilles sur le point de muer sont isolées dans des paniers individuels immergés dans une eau à 14 - 15 °C et alimentées tous les jours, la nourriture restante étant systématiquement jetée. Quotidiennement ou tous les deux jours, nous notons l'évolution du durcissement des différentes parties du corps, inventoriées sur la figure 3-26. Nous regardons si celles-ci sont déprimables sous



- 1 : Aire gastrique
- 2 : Aire cardiaque
- 3 : Aire hépatique
- 4 : Zone entre aire hépatique et aire branchiale
- 5 : Sternite (face ventrale cf : page 115)
- 6 : Dactyle de P2, de P3 ou de P4
- 7 : Propodite de P2, de P3 ou de P4
- 8 : Carpopodite de P2, de P3 ou de P4
- 9 : Méropodite de P2, de P3 ou de P4
- 10 : Méropodite de P1
- 11 : Carpopodite de P1
- 12 : Propodite de P1

**Figure 3-26 : Parties de l'étrille testées pour le durcissement post-ecdysial**



l'effet d'une pression du doigt, auquel cas, nous les qualifions de "molles". Lorsqu'elles sont sur le point de casser, elles sont "dures".

Les résultats, résumés dans le tableau 3-8 et la figure 3-26, laissent apparaître que le durcissement n'est pas synchrone sur l'ensemble des parties testées : Les endroits qui durcissent le plus rapidement sont les suivants :

Endroit testé	Nbre de jours moyen après la mue jusqu'au durcissement total	$\sigma_{n-1}$
6	7	3
12	10	3
1	12	3
11	14	6
4	15	7
9	17	9
Sternite	18	6
8	23	7
10	24	11
3	23	7

**Tableau 3-8 : Durée (en jours) de durcissement des différentes parties de l'étrille**

- les dactyles des péréiopodes P2, P3 ou P4 (une semaine en moyenne) (n = 52)
- le propodite du premier péréiopode (10 jours en moyenne) (n = 43)
- l'aire gastrique (12 jours pour durcir complètement en moyenne) (n = 32).

Ces trois premières parties testées sont très fiables, comme l'indique l'écart-type assez faible (3 jours).

Ensuite, il vient, par ordre :

- le carpopodite de P1 (14 jours en moyenne) (n = 28)
- la zone entre l'aire hépatique et l'aire branchiale (15 jours) (n = 25). A cet endroit, nous n'avons cependant pas constaté de durcissement total dans la partie antérieure.

Enfin, au laboratoire, les dernières parties de l'étrille à durcir sont les suivantes :

- les carpopodites des péréiopodes P2, P3 et P4 (23 jours en moyenne) (n = 13)
- le méropodite du premier péréiopode (24 jours en moyenne) (n = 10)
- l'aire hépatique (29 jours en moyenne) (n = 8)

En conclusion, après la mue, les premières parties à durcir sont les dactyles de P2, P3 et P4, puis le propodite de P1 et enfin l'aire gastrique. L'animal est complètement dur au bout d'un mois environ et la couche membraneuse commence à apparaître environ quarante jours après la mue (n = 3). Quand celle-ci est complètement formée, l'animal se trouve en étape C<sub>4</sub>.

Ainsi, le stade "postmue" allant de la période A à l'étape C<sub>3</sub> (inclusive) dure environ 40 jours.

*Application :*

A bord des bateaux, les animaux qualifiés de "mous" se trouvent approximativement à ce stade de "postmue", c'est-à-dire que leur mue a eu lieu au maximum 40 jours auparavant.

*Limitation de cette technique :*

Cette technique permet d'avoir une idée de la durée du stade de "postmue" mais ne donne aucune indication quant à la phase de préparation à la mue suivante.

### • Méthode de l'examen de l'épipodite branchial

Il est possible de diagnostiquer l'approche de la mue en décelant les soies en formation du futur squelette tégumentaire, celles-ci commençant à se former avant la chitine. L'examen des soies à partir d'un épipodite branchial est commode : il s'agit en effet d'une lame aplatie formée de chitine souple et transparente, annexée à chacun des maxillipèdes (pièces buccales), et facilement observable au microscope. Le début de la période D est marqué par un léger décollement de l'épiderme par rapport à la cuticule (Do').

Dans le but de repérer cette phase de prémue, entre 28 et 35 étrilles de chaque sexe ont été collectées mensuellement à bord de chalutiers.

Pour chaque spécimen, les caractéristiques suivantes ont été notées : la longueur, le poids, la couleur de la carapace, la dureté de celle-ci sur l'ensemble de la carapace ou au moins au niveau de la zone entre l'hépatopancréas et les branchies, la présence ou non de la couche membraneuse. Celle-ci se vérifie en pliant un fragment de la carapace vers sa face interne. Les couches externes de la cuticule se brisent et restent adhérentes si la couche membraneuse existe. Puis l'extrémité de l'épipodite branchial a été prélevée après avoir soulevé la carapace et observée au microscope.

Les résultats sont les suivants :

*\* Pour les mâles (figure 3-27 et tableau 3-9):*

Sur tous les mois d'une année, nous voyons que le stade de "repos intermue" est largement majoritaire sauf :

- En mai, où 65 % des individus d'une longueur moyenne de 37 mm sont au stade "prémue"; les animaux mous se retrouvent pendant les mois de juin (33%) à début juillet (59 %).

- En juillet, où 59 % des étrilles sont au stade de "postmue".

En automne, pendant les mois d'octobre et novembre et décembre, respectivement 30 % et 25 % et 22 % d'individus se trouvent en "postmue".

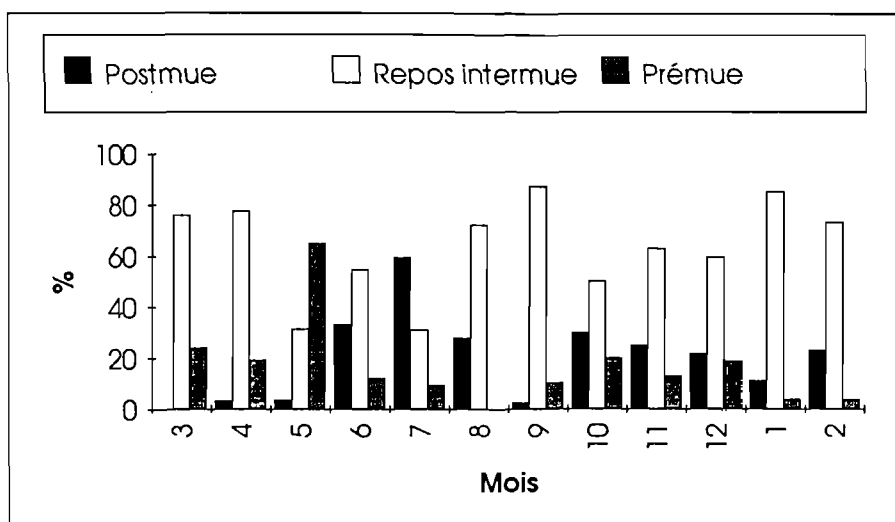


Figure 3-27 : Stades d'inter-mue chez les mâles en 1986 et 1987, selon les mois

MOIS	Nb d'an. examinés	POST-MUE				REPOS INTERMUE				PRE-MUE			
		Nb	%	Longueur Moyenne (mm)	Ecart-type	Nb	%	Longueur Moyenne (mm)	Ecart-type	Nb	%	Longueur Moyenne (mm)	Ecart-type
MARS	58	0				44	76	44.7	6.3	14	24	47.7	5.6
AVRIL	31	1	3.2	50		24	77	33.5	13.5	6	19	39	17
MAI	57	2	3.5	50.6	3.4	18	32	41.8	3.6	37	65	41.6	2.6
JUIN	33	11	33	43.3	8.9	18	55	34	7.9	4	12	45.7	8.2
JUILLET	32	19	59	46.2	7.8	10	31	48.4	8.6	3	9.4	41.5	6.9
AOUT	18	5	28	36	9.8	13	72	48.5	3.1	0			
SEPTEMBRE	39	1	2.6	28.5		34	87	49.3	5.4	4	10	46.3	7.6
OCTOBRE	20	6	30	44.6	4.2	10	50	47.7	6.8	4	20	39.8	2.4
NOVEMBRE	8	2	25	41.8	0.5	5	63	46.5	2.5	1	13	41.1	
DECEMBRE	32	7	22	43.6	8	19	59	44.5	6.4	6	19	46.6	7.4
JANVIER	27	3	11	47.6	5.8	23	85	33.8	11	1	3.7	28	
FEVRIER	26	6	23	34.2	16.3	19	73	33.1	12.9	1	3.8	31	

Tableau 3-9 : Longueur moyenne (en mm) des mâles échantillonnés mensuellement en 1986 et 1987 par stades d'inter-mue

En hiver, (de janvier à mars), les animaux de longueur supérieure à 30 mm en moyenne sont très majoritairement au stade de repos "intermue" et 13 % d'étrilles de petite taille (28 mm en moyenne) sont en phase de "postmue" en février.

Ce graphique laisse donc apparaître un étalement de la mue du printemps à l'automne sur des individus "adultes", les juvéniles étant susceptibles de muer toute l'année avec un maxima début juillet. Entre le stade de "prémue" (D) et l'apparition des animaux "mous" (de A à C<sub>3</sub>), il s'écoulerait au maximum deux à trois mois, au printemps, si on considère que les animaux en phase préparatoire à la mue en mars et avril muent en juin et ceux de mai en début juillet. Il est probable que les basses températures hivernales (6°C en mars) et de début de printemps (9°C en avril) ralentissent le phénomène de préparation à la mue alors qu'en octobre, au moment où la température de fond est en moyenne de 13°C, ce phénomène peut être accéléré et durer entre un et deux mois. En effet, les modalités de la croissance chez les Crustacés varient selon les conditions du milieu extérieur, comme la température, la lumière et l'alimentation (Passano, 1960). Et, selon Aïken (1969 et 1980), la température et la photopériode contrôleraient la mue qui est elle-même induite par plusieurs hormones. La conjonction de ces deux facteurs externes provoquerait un signal entraînant la mue : en hiver, à basse température, les animaux ont besoin de longues photopériodes pour muer contrairement au printemps où les jours courts déclenchent la mue plus rapidement. Ces phénomènes pourraient expliquer en partie nos observations.

*\* Pour les femelles (figure 3-28 et tableau 3-10)*

Le stade de "repos intermue" est majoritaire tout au long de l'année sauf au mois de juillet où 67 % des individus d'une longueur moyenne de 49 mm sont en "prémue". Début août, la moitié des étrilles sont molles, soit avec un mois de décalage par rapport aux mâles et, contrairement à ce qu'il se passe chez ceux-ci, la mue apparaît plus synchrone sur un mois bien précis. La durée entre la préparation à la mue et la phase de "postmue" est de l'ordre d'un mois en été, l'échantillonnage en juillet ayant eu lieu dans les premiers jours; la température élevée de l'eau (17°C) est supposée accélérer le phénomène. En automne, le temps séparant la préparation à la mue et le stade de "postmue" semble être d'un mois à un mois et demi, le prélèvement en octobre ayant eu lieu dans les derniers jours.

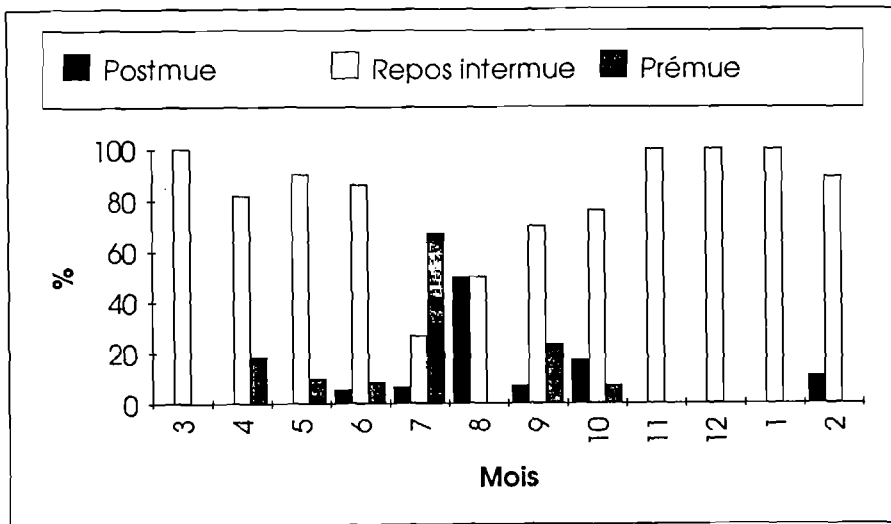


Figure 3-28 : Stades d'inter-mue chez les femelles en 1986 et 1987, selon les mois

MOIS	Nb d'an. examinés	POST-MUE				REPOS INTERMUE				PRE-MUE			
		Nb	%	Longueur Moyenne (mm)	Ecart-type	Nb	%	Longueur Moyenne (mm)	Ecart-type	Nb	%	Longueur Moyenne (mm)	Ecart-type
MARS	24	0				24	100	39.7	4.2	0			
AVRIL	44	0				36	82	34	12.4	8	18	34	9
MAI	41	0				37	90	44	2.8	4	9.8	41.5	3.6
JUIN	36	2	5.6	34		31	86	38.2	7.3	3	8.3	44	4.2
JUILLET	30	2	6.7	33	2.2	8	27	33.2	5.2	20	67	49	4.3
AOUT	16	8	50	40	4.5	8	50	37	4.3	0			
SEPTEMBRE	43	3	7	39	4.3	30	70	46.8	9.8	10	23	37	4.8
OCTOBRE	29	5	17	40.9	1.3	22	76	42.5	4.9	2	6.9	37.5	5.3
NOVEMBRE	25	0				25	100	41.2	5.3	0			
DECEMBRE	18	0				18	100	42.3	6.9	0			
JANVIER	15	0				15	100	32.4	4.2	0			
FEVRIER	28	3	11	28	4.2	25	89	30.6	12.5	0			

Tableau 3-10 : Longueur moyenne (en mm) des femelles échantillonnées mensuellement en 1986 et 1987 par stades d'inter-mue

En conclusion, d'après le paragraphe 3.4.2.5., pour les étrilles "adultes", la durée du stade "postmue" serait de l'ordre de 40 jours, et d'après la figure 3-27, si on considère qu'il s'écoule au maximum trois mois, entre mai et juillet, (au moment où les étrilles muent massivement), c'est-à-dire le stade de "prémue" et celui de "postmue", alors la durée de prémue serait d'un mois et demi au maximum. Si, d'autre part, l'écart entre deux mues est de 4 à 5 mois (cf paragraphe 3.4.2.1 et tableaux 3-20 et 3-21), la durée de repos "intermue" serait au minimum d'un à deux mois.

### 3.4.2.6. Fréquence des mues

#### • Le cas des juvéniles

La croissance des juvéniles a été étudiée par Peronnet en 1975 et 1977 (Comm. pers.) qui avait mesuré en novembre et décembre des étrilles dans des collecteurs à pectinidés immergés en juin et juillet de ces mêmes années. Ces collecteurs, à fines mailles (1 mm de côté) ne peuvent capter que des larves.

Date de pose des collecteurs	*12 Juin 1975	*2 Juillet 1975	Mi-Juin 1977	Mi-juin 1977
Date de relevé	*19 Novembre 1975	*19 Novembre 1975	Mi-Novembre 1977	Mi-Décembre 1977
Nombre de femelles	2	5	22	7
Longueur moyenne (mm)	32	28.6	30	33.1
Nombre de mâles	2	4	32	4
Longueur moyenne (mm)	32.5	30.7	31.3	35.5

Source : d'après Peronnet (comm. personnelle)

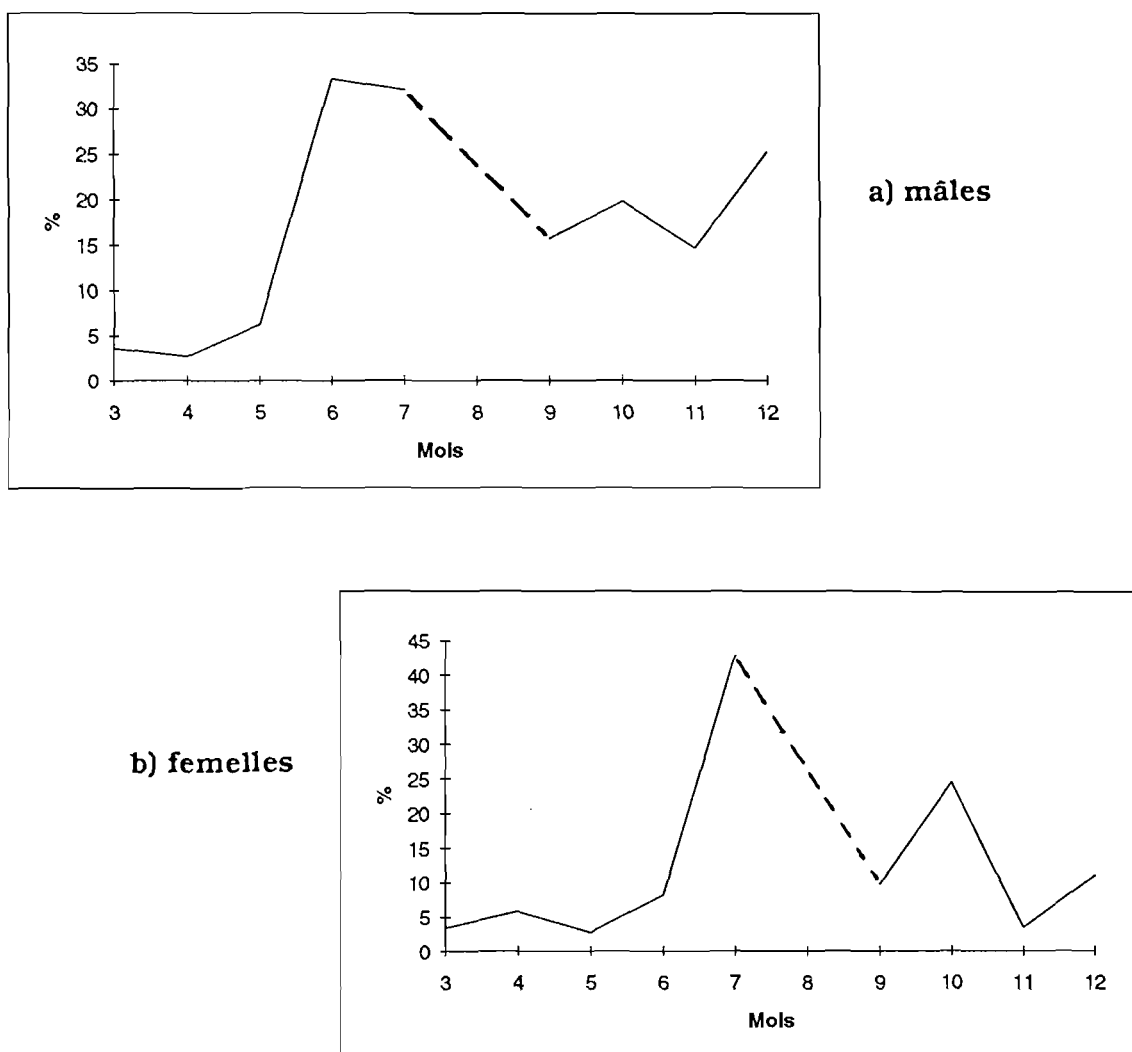
**Tableau 3-11 : Longueur des étrilles récoltées dans les collecteurs à pectinidés en novembre ou décembre 1975 et 1977**

Ses résultats, récapitulés dans le tableau 3-11, confortent assez bien l'hypothèse de croissance émise au paragraphe 3.4.2.1; en effet, dans notre schéma de croissance, les femelles atteignent environ 30 mm en décembre, et Peronnet indique une taille de 33 mm pour des étrilles qui avaient été captées à l'état de larves vers mi-juin 1977. Nous supposons que la métamorphose en crabe a eu lieu peu de temps après l'immersion. La légère différence de croissance peut s'expliquer en partie par la "sédentarité" des étrilles captées dans les collecteurs et l'abondance de nourriture à leur disposition provenant du captage des pectinidés en grande quantité.

• **Le cas des adultes**

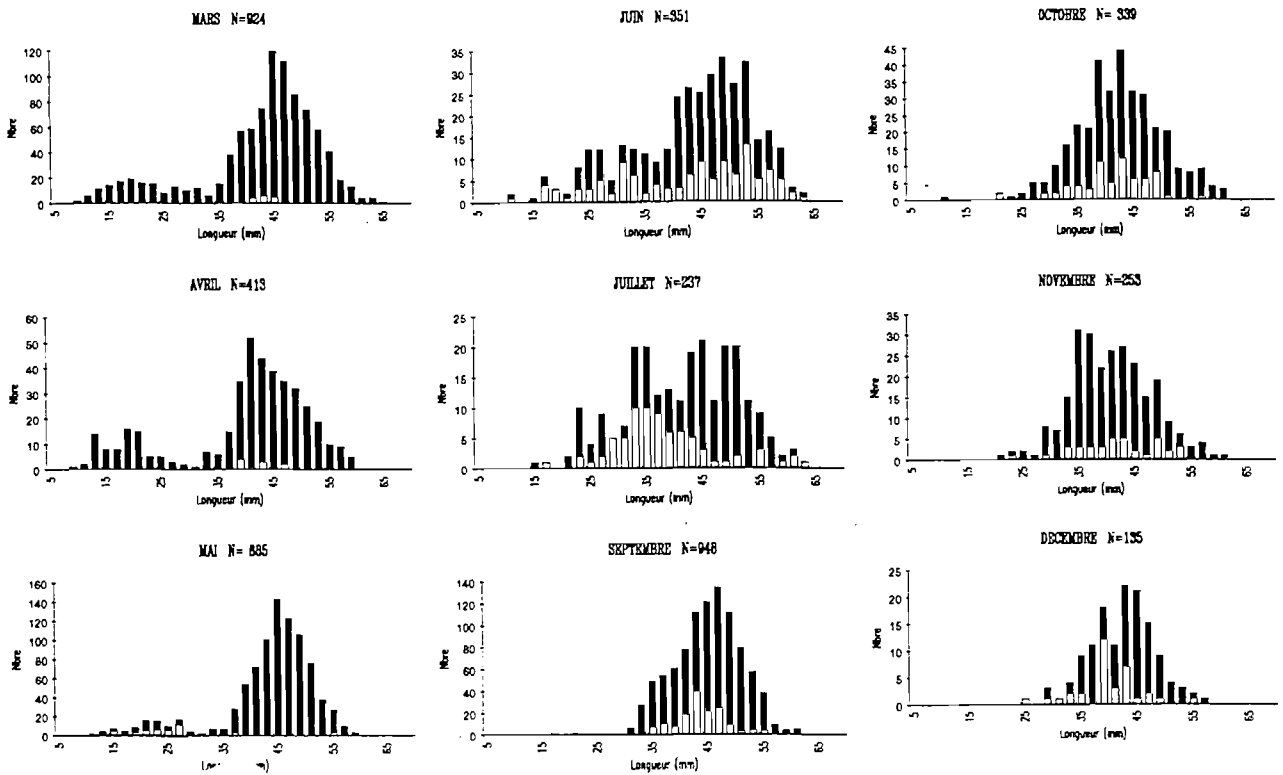
L'échantillonnage à bord des bateaux de pêche permet de comptabiliser les animaux "mous" selon les critères évoqués au paragraphe 3.4.2.5. Il s'agit des individus se trouvant au stade "postmue".

Les histogrammes de fréquence de taille des étrilles molles provenant d'échantillonnages regroupant tous les secteurs confondus sont représentés figure 3-30 et les pourcentages d'étrilles molles figure 3-29:

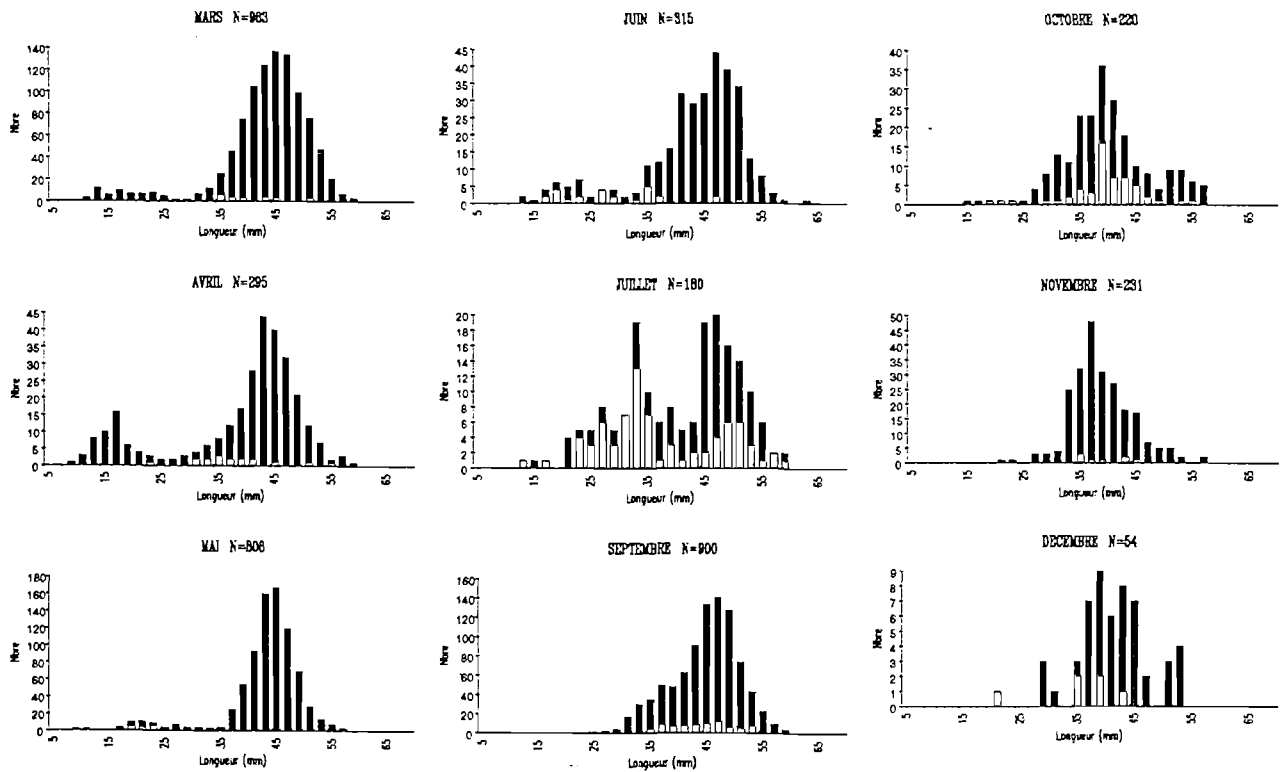


**Figure 3-29 : Pourcentage d'étrilles molles en 1986, selon les mois, tous secteurs confondus**





**a) mâles**



**b) femelles**

**Figure 3-30 : Distribution de fréquence des longueurs des étrilles en 1986  
tous secteurs confondus**

Les animaux nous apparaissent en blanc

Chez les mâles, il existe des animaux mous sur tous les mois échantillonnés mais c'est à partir de juin que leur pourcentage est maximal : 34 %. Ensuite, il décline jusqu'à l'automne où il atteint 16 % en septembre et 20 % en octobre. Le décalage observé par rapport à l'examen de l'épipodite branchial provient des dates d'échantillonnage.

Chez les femelles, la mue arrive avec un retard d'un mois environ par rapport aux mâles : le pourcentage maximal de femelles molles est atteint en juillet avec 43 %, puis décroît jusqu'à 10 % en septembre et réaugmente en octobre (25 %). Ces résultats confirment les données reportées dans la figure 3-22 et les tableaux 3-20 et 3-21.

Ainsi, au printemps ou en début d'été, pratiquement toutes les étrilles muent, avec un décalage d'un à deux mois entre les sexes, les mâles précédant les femelles, ce qui leur permet d'avoir une carapace complètement calcifiée au moment où la copulation aura lieu. Les pêcheurs connaissent bien ce phénomène de mues massives, le qualifient de "coupure" et arrêtent de travailler à cette période de l'année, du fait de rendements plus faibles et aussi parce que les étrilles molles ne sont pas commercialisables.

En automne, par contre, cette "coupure" n'existe pas. Cela s'explique par le fait qu'une seule partie des étrilles muent : en octobre, chez les femelles, ce sont essentiellement les individus dont la longueur se situe entre 35 et 45 mm et chez les mâles, ceux d'une taille comprise entre 30 et 54 mm. Cette mue, beaucoup moins massive qu'au printemps, n'affecte pas les rendements et les pêcheurs ne peuvent pas s'en rendre compte.

Ces phénomènes sont confirmés par l'analyse du pourcentage d'individus mous, par classes de taille, à bord des chalutiers uniquement, qui recueillent proportionnellement au casier davantage d'animaux en cet état :

MOIS	Nbre total d'animaux examinés	10 à 20 mm		20 à 30 mm		30 à 40 mm		40 à 50 mm		50 à 60 mm	
		Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%
*MARS 86	456	0		19	26	79	8	225	8	133	4
*AVRIL 86	143	0		4	0	17	6	70	14	52	0
*MAI 86	40	0		3	0	9	44	15	0	13	23
*JUIN 86	222	0		15	27	44	48	88	27	75	47
*JUILLET 86	121	0		0	0	51	71	38	42	32	19
*SEPTEMBRE 86	197	0		1	0	47	23	100	42	49	20
*OCTOBRE 86	298	0		5	0	68	26	164	23	61	10
*NOVEMBRE 86	226	0		0	0	88	13	105	14	33	30
*DECEMBRE 86	97	0		0	0	31	29	63	35	3	33
*MARS 87	337	0		18	0	129	3	168	7	22	0
*AVRIL 87	106	0		0	0	15	13	67	16	24	29
*MAI 87	323	0		0	0	85	4	191	7	47	2
*JUIN 87	451	0		7	0	28	50	195	25	221	45
*JUILLET 87	170	0		0	0	22	9	102	19	46	0

**Tableau 3-12 : Pourcentage de mâles mous pêchés en zones sablo-vaseuses, au chalut, selon les classes de taille**

Chez les mâles (tableau 3-12), en juin et en juillet, une grande majorité des individus appartenant à toutes les classes de taille sont trouvés mous : ainsi, pour ces mêmes mois en 1986 et 1987, jusqu'à 71 % des étrilles d'une classe donnée (30 à 40 mm) sont molles. En septembre et octobre, une plus faible proportion d'individus muent (10% à 42 %), et entre novembre et mars, au maximum 35% des animaux "adultes" ont une carapace non totalement calcifiée. Il se peut que les basses températures de fin d'année ralentissent le durcissement du squelette tégumentaire.

Chez les femelles (tableau 3-13), les individus grainés en hiver ne muent pas et c'est à partir de fin mars-début avril que 36 % des étrilles au maximum, selon les classes de taille, sont pêchées avec une carapace dépressible. Les mues sont étalées sur la période estivale avec un maximum en juillet 1986 où 63 % des femelles de la classe 30 à 40 mm, 26 % de la classe 40 - 50 mm et 44 % de la classe 50-60 mm sont trouvées molles. En septembre et octobre, entre 6 % et 40 % des étrilles sont également dans cet état.

MOIS	Nbre total d'animaux examinés	10 à 20 mm		20 à 30 mm		30 à 40 mm		40 à 50 mm		50 à 60 mm	
		Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%	Nb d'an. examinés	%
MARS 86	551	3	33	9	11	90	17	318	3	131	2
AVRIL 86	98	0		4	25	25	36	48	10	21	10
MAI 86	18	0		3	67	5	40	6	0	4	0
*JUIN 86	234	1	0	14	50	36	25	124	2	59	2
*JUILLET 86	126	0		5	60	48	63	34	26	39	44
*SEPTEMBRE 86	115	0		3	0	29	21	29	38	54	19
*OCTOBRE 86	158	0		3	33	51	27	73	40	31	6
*NOVEMBRE 86	192	0		0	0	106	5	73	4	13	0
*DECEMBRE 86	45	0		0	0	17	18	22	9	6	0
*MARS 87	1536	0		15	0	557	0	825	0	139	0
*AVRIL 87	335	0		0	0	38	0	217	0	80	0
*MAI 87	244	0		0	0	26	8	75	3	143	3
*JUIN 87	171	0		2	0	19	5	105	5	45	4
*JUILLET 87	630	0		0	0	118	8	373	12	139	27

**Tableau 3-13 : Pourcentage de femelles molles pêchées en zones sablo-vaseuses, au chalut, selon les classes de taille**

### 3.4.2.7. Taux de croissance

Le taux de croissance à la mue a un intérêt en lui-même et peut permettre de mieux interpréter les histogrammes de fréquence de taille.

#### • Taux de croissance en milieu naturel

Il est procédé de la manière suivante :

60 étrilles sont récoltées en zone intertidale ou lors de différentes sorties en mer, au mois de juin.

Une attention plus particulière est portée aux individus pêchés à pied et se trouvant à côté de leur exuvie et aux étrilles dont la cuticule du dactyle P5 se sépare facilement lorsque nous cassons celui-ci. Cette méthode permet en effet de ne garder que les étrilles qui, avec certitude, vont muer dans un délai très court.

Ces étrilles sont isolées dans des casiers d'élevage et mises à l'eau à un ponton de La Trinité-sur-mer. Elles sont alimentées régulièrement.

## • Taux de croissance en laboratoire

Cent étrilles au total sur le point ou non de muer, sont isolées au laboratoire en juin dans des paniers ajourés permettant de mieux faire circuler l'eau. Elles sont nourries régulièrement. Cette expérience est menée concomitamment à celle qui a lieu au ponton de La Trinité-sur-mer.

Ces deux expérimentations simultanées ont comme objectif de déterminer le taux de croissance individuel et de voir s'il existe une différence de croissance significative entre des animaux maintenus en totale captivité et d'autres en milieu semi-naturel.

Avant la mue, les animaux sont mesurés et pesés, et de même après celle-ci, et des données de biométrie (longueur, largeur, poids) sont récoltées régulièrement.

Les résultats montrent que, selon les tailles initiales, les taux individuels d'accroissement à la mue vont de 7 % à 50 % pour les mâles et de 8 % à 48 % pour les femelles et les accroissements pondéraux ont une valeur comprise entre 16 % et 86 % chez les mâles et entre 18 % et 79 % chez les femelles. Ces données concernent des individus élevés au laboratoire ou provenant du milieu naturel.

Par comparaison, González Gurriarán en 1981 trouve des accroissements de 31,03 % à 13,95 % pour les mâles et de 31,39 % à 10,90 % pour les femelles. Celles-ci vont, chez Choy, de 62 % à 6 % selon les tailles initiales. Lebour, en 1928, a noté des taux de 65 % aux premiers stades de la vie chez l'étrille.

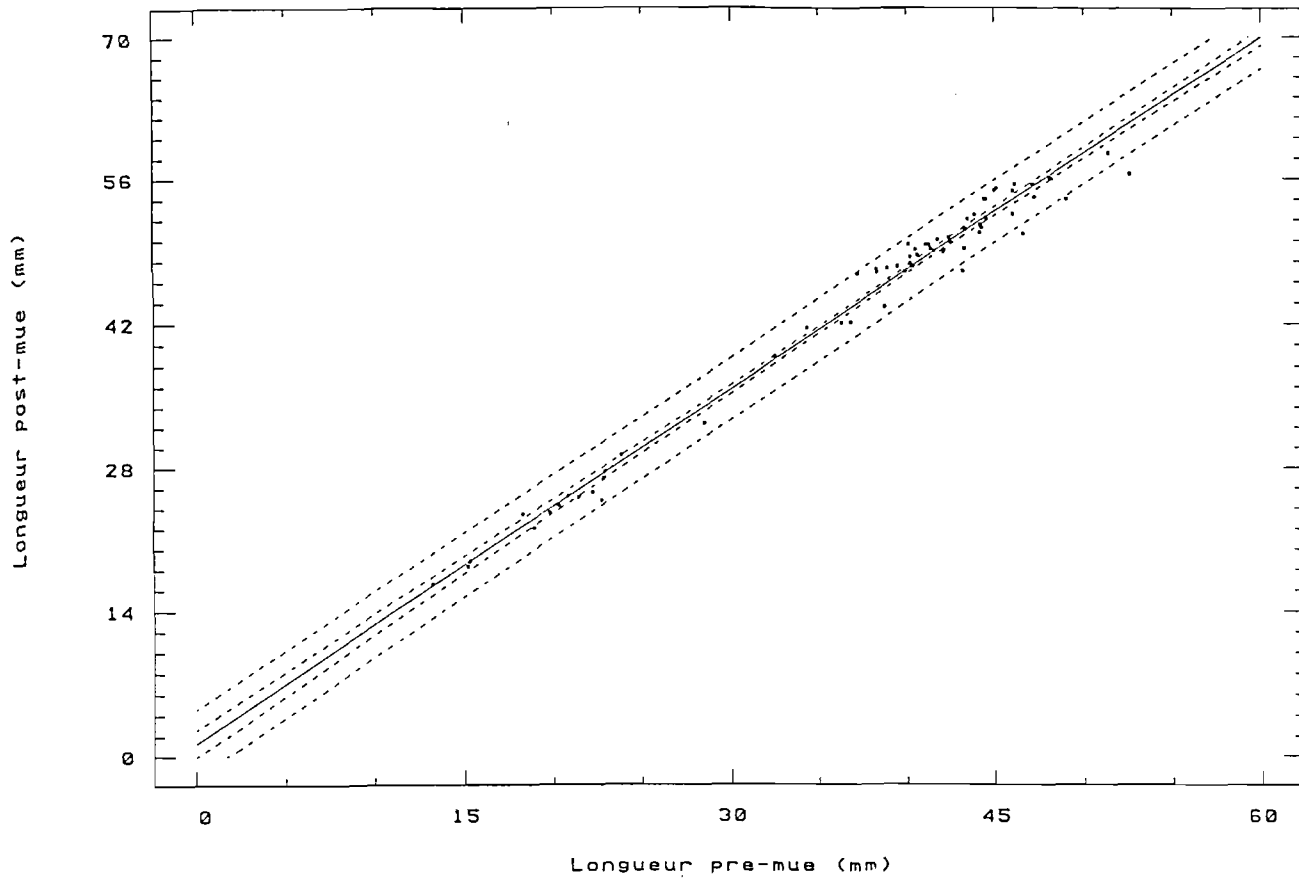
Pour d'autres Décapodes comme *Cancer pagurus*, Edwards en 1971 a enregistré des accroissements allant de 8 % à 23 % et Le Foll, de 24,2 % à 32,1 %. Chez *Cancer irroratus* ils oscillent entre 9 % et 46 % (Reilly et Saila, 1978), et chez *Callinectes sapidus*, entre 8 % et 50 % (Tagatz, 1968).

Afin d'exclure tout problème relatif au nombre de jours de captivité, seuls les individus ayant mué dans un délai de 5 jours au laboratoire ont été retenus pour la détermination des taux de croissance et des droites de régression correspondantes (Drach, 1939).

Ainsi, *chez les mâles*, la taille de post-mue (y) est reliée à la taille de pré-mue (x) par l'équation suivante (figure 3-31):

$$Y = 1,15 X + 1,22$$

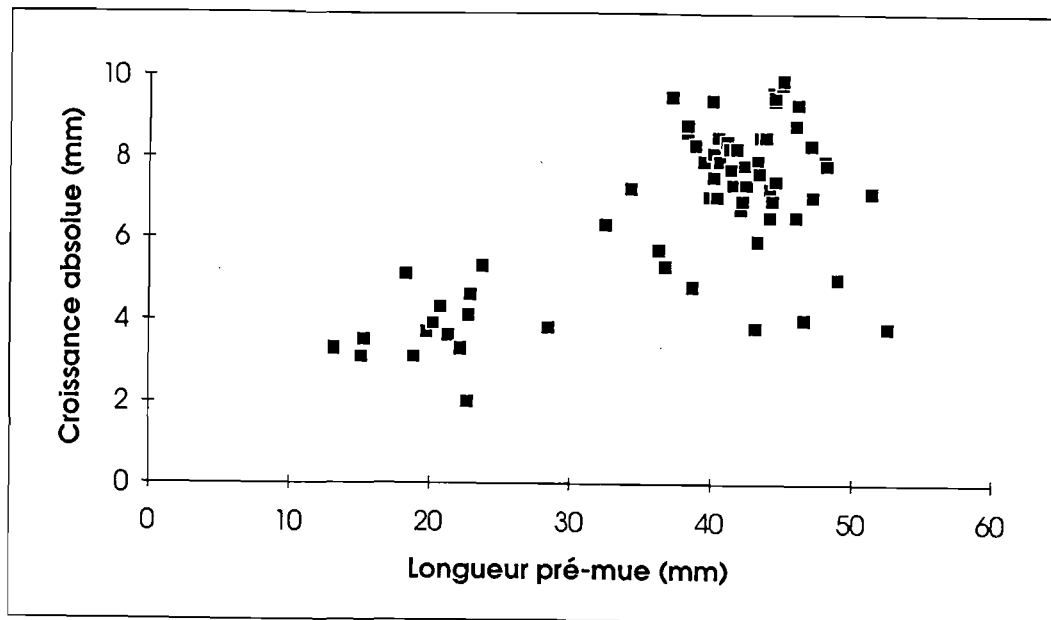
$$R = 0,98$$



**Figure 3-31 : Croissance à la mue des mâles**

(Nombre de jours de captivité  $\leq$  5)

La croissance absolue des étrilles mâles à la mue en fonction de leur longueur initiale est représentée figure 3-32 et ne laisse pas apparaître de corrélation nette :



**Figure 3-32 : Croissance absolue des mâles  
en fonction de la longueur initiale de la carapace**

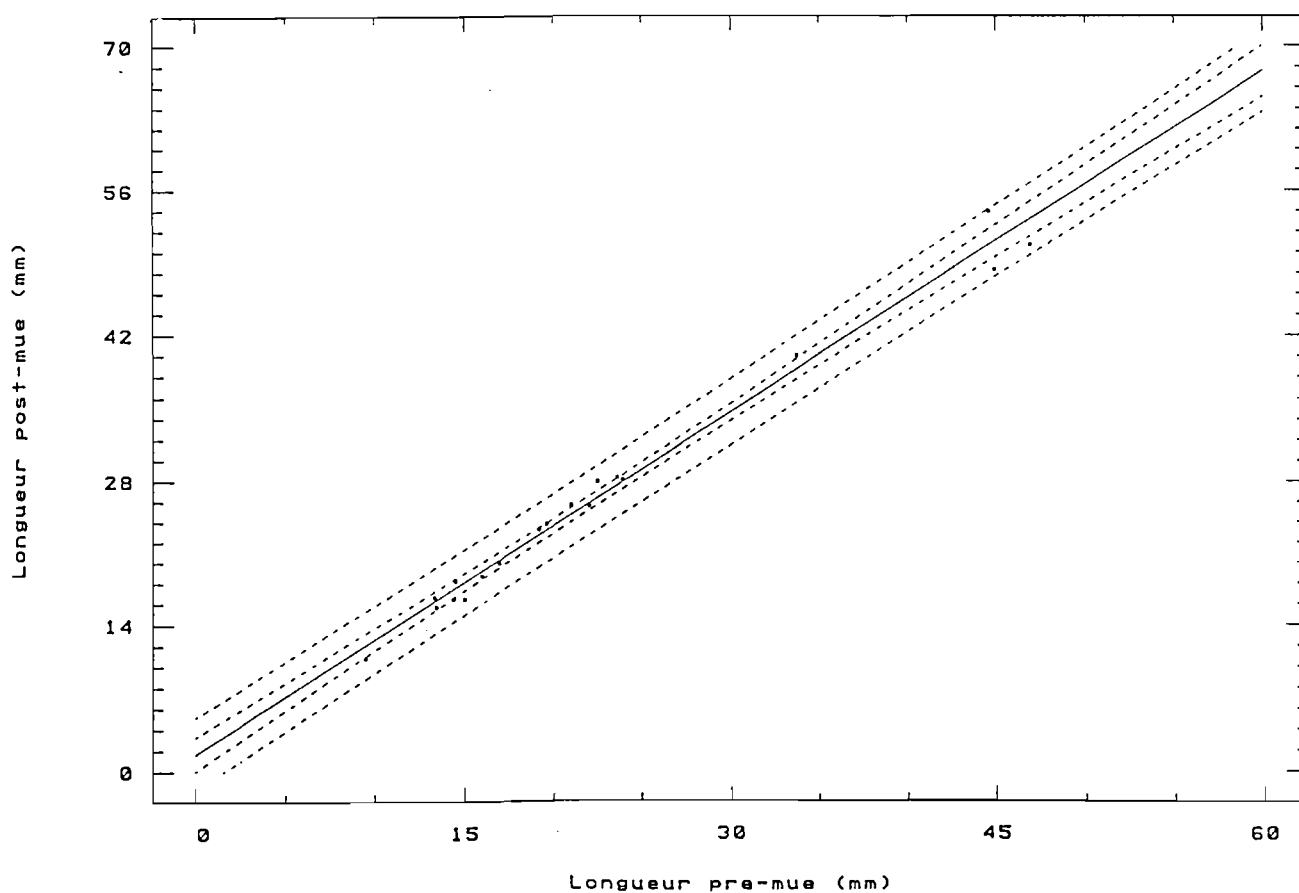
(Nombre de jours de captivité  $\leq 5$ )

Les valeurs sont fortement dispersées

*chez les femelles* : la relation linéaire entre la longueur de postmue et celle de pré-mue est la suivante (figure 3-33):

$$Y = 1,098 X + 1,70$$

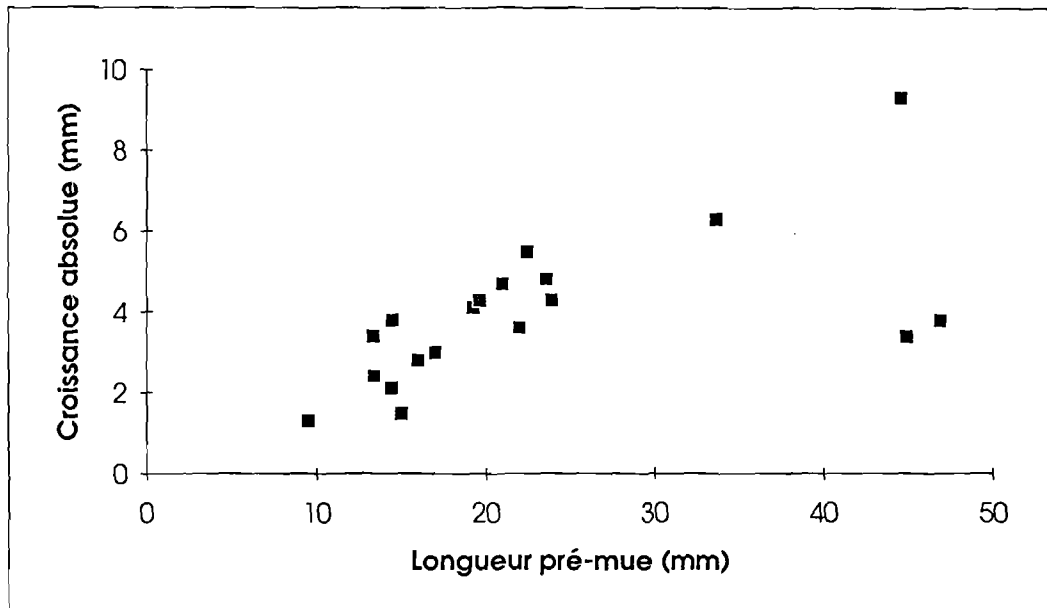
$$R = 0,99$$



**Figure 3-33 : Croissance à la mue des femelles  
en fonction de la longueur initiale de la carapace**

(Nombre de jours de captivité  $\leq 5$ )

Comme dans le cas des mâles, la croissance absolue des femelles en fonction de la longueur de pré-mue laisse apparaître une forte dispersion (figure 3-34):



**Figure 3-34 : Croissance absolue des femelles (en mm)  
en fonction de la longueur initiale de la carapace**

(Nombre de jours de captivité  $\leq 5$ )

Il existe une grande variabilité individuelle

#### **3.4.2.8. Influence de différents facteurs sur la croissance à la mue**

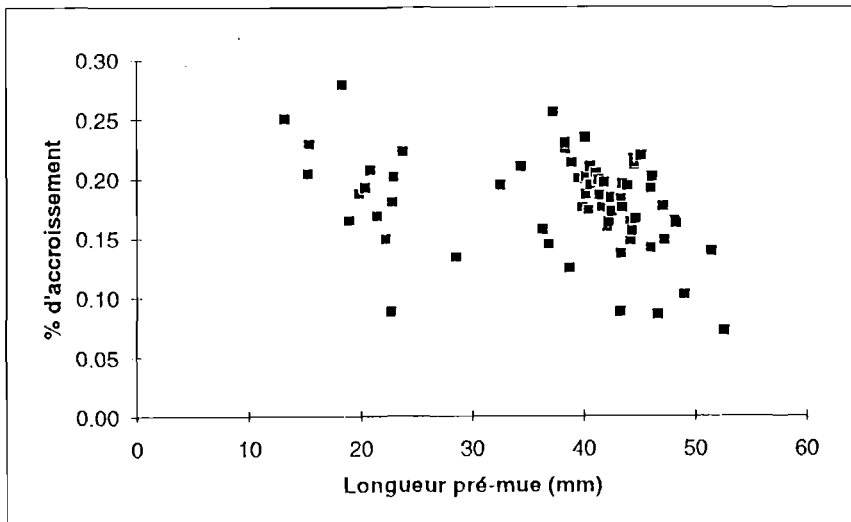
Les taux d'accroissement à la mue sont reportés en fonction de la longueur des individus (plus ou moins de 30 mm, taille approximative à laquelle les étrilles deviennent matures) et également en fonction du délai de captivité.

Les différents paramètres testés sont les suivants :

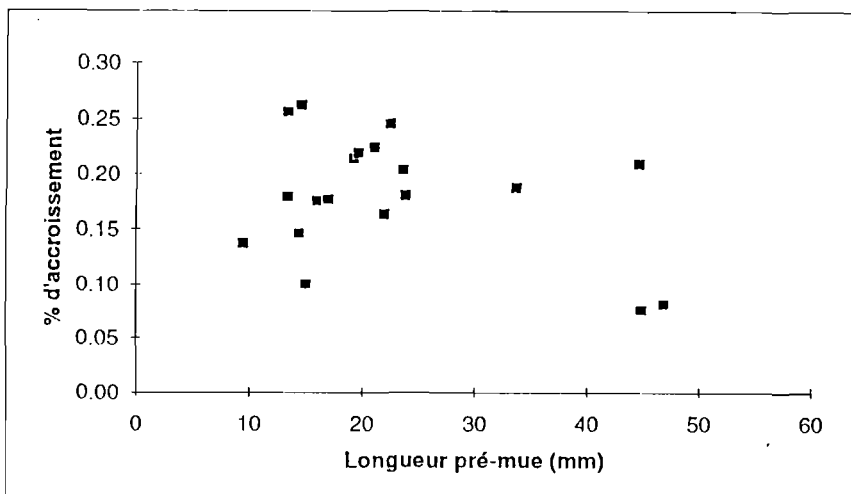
La longueur de l'individu, le nombre de jours de captivité, le sexe, la condition (milieu naturel ou captivité).



• Les taux d'accroissement à la mue des individus en fonction de leur longueur initiale sont représentés graphiquement figures 3-35 et 3-36 :



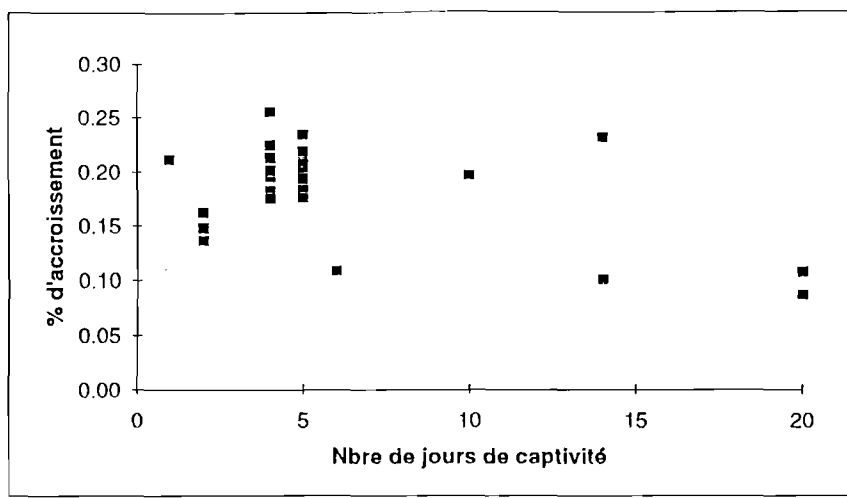
**Figure 3-35 : Taux d'accroissement à la mue des mâles en fonction de la longueur initiale de la carapace**  
(Nombre de jours de captivité  $\leq 5$ )  
Aucune corrélation n'apparaît



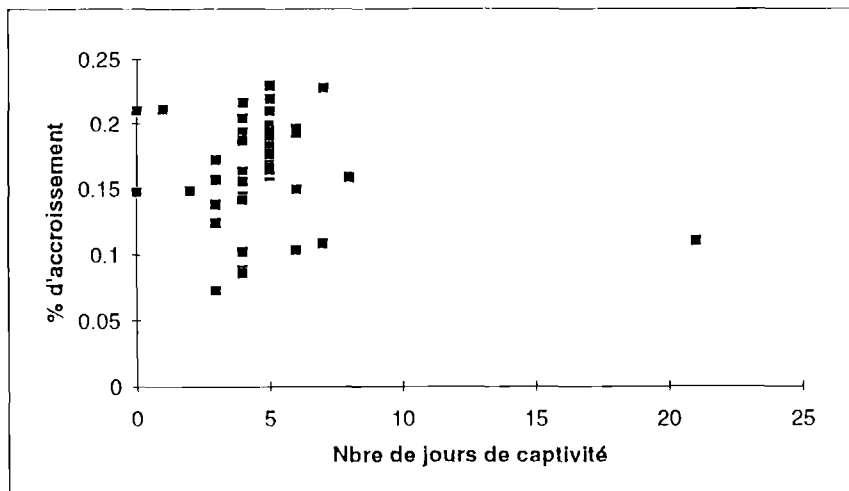
**Figure 3-36 : Taux d'accroissement à la mue des femelles en fonction de la longueur initiale de la carapace**  
(Nombre de jours de captivité  $\leq 5$ )  
Aucune corrélation n'apparaît

Ces graphiques ne laissent pas apparaître, a priori, de taux d'accroissement très variables en fonction de la longueur initiale des individus.

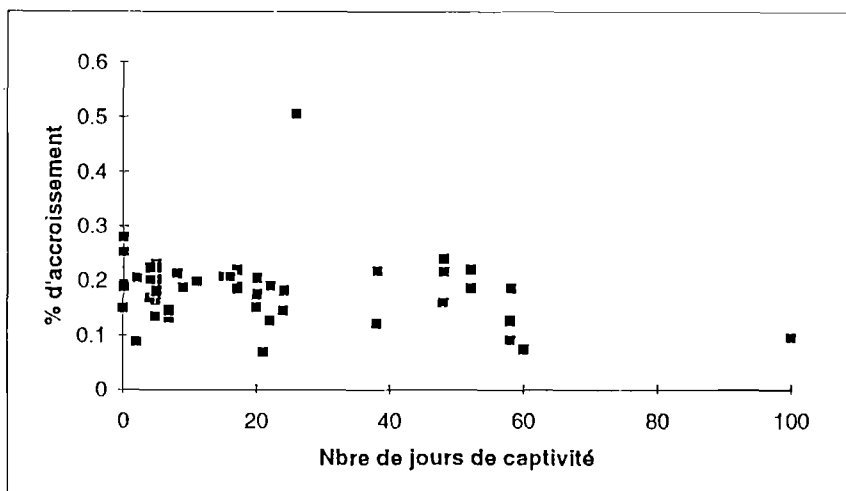




**Figure 3-38 a : Taux d'accroissement à la mue dans le milieu naturel sur des mâles de plus de 30 mm de longueur Selon le nombre de jours de captivité**



**Figure 3-38 b : Taux d'accroissement à la mue au laboratoire sur des mâles de moins de 30 mm de longueur Selon le nombre de jours de captivité**



**Figure 3-38 c : Taux d'accroissement à la mue au laboratoire sur des mâles de plus de 30 mm de longueur Selon le nombre de jours de captivité**

Paramètre	Probabilité : Test de COCHRAN	Probabilité : Test de BARLETT	Résultat
Longueur	4.9* 10-7	7.0* 10-8	Non homogène
Jours captivité	6.3* 10-8	3.7* 10-6	Non homogène
Sexe	2.7* 10-5	3.9* 10-5	Non homogène
Condition : Laboratoire ou milieu naturel	2.27* 10-3	0.029	Non homogène

Test sur l'homogénéité des variances. Facteur étudié : Accroissement à la mue.  
Les variances n'étant pas homogènes, il est procédé au test de Kruskal-Wallis

Facteur étudié	Test statistique	Niveau de signification	Résultat
Longueur	30.63	0.0002	Très significatif
Nbre jours captivité	45.67	0.02	Significatif
Sexe	1.247	0.26	Non significatif
Condition : Laboratoire ou milieu naturel	0.006	0.93	Non significatif

Test de Kruskal-Wallis appliqué sur différents facteurs

**Tableau 3-14 : Influence de différents facteurs  
sur le taux d'accroissement à la mue**

En conclusion, la condition (milieu naturel ou captivité) et le sexe des individus n'ont pas d'influence significative au seuil de 5 % sur le taux d'accroissement à la mue, contrairement au nombre de jours de captivité et à la longueur des étrilles, bien que graphiquement ces derniers paramètres ne semblent pas agir.

### 3.4.2.9. Techniques d'analyse des fréquences de taille

#### • Introduction

Ces techniques ont été développées pour être utilisées dans le cas où aucune détermination directe de l'âge ne peut se faire.

En effet, dès 1892, Petersen a été confronté à ce problème et a mis au point une méthode de lecture indirecte de l'âge à partir de l'étude de la distribution des tailles et la répartition de cette distribution en classes d'âge.

Elle postule au départ trois conditions absolument nécessaires à son application:

a) Les tailles des individus appartenant à une même classe d'âge sont normalement distribuées (courbe de GAUSS).

b) Une croissance telle que la distribution des tailles modales des différentes classes d'âge dans un échantillon de la population les fait apparaître séparées ou tout au moins possible à distinguer.

c) Pour avoir une distinction des modes de la distribution polymodale, un recrutement constant et une mortalité régulière, tout au long de l'année, sont exigés.

La méthode de Pétersen permet de déterminer les caractéristiques des modes (moyenne et dispersion) de la distribution et de suivre leur évolution en fonction du temps.

Ces modes existent chaque fois que les pontes sont groupées en une ou plusieurs périodes relativement courtes ou que la fréquence des pontes présente un ou plusieurs maxima bien nets, chaque année.

Lorsque dans un échantillon plusieurs classes d'âge sont distinguées, on parle de distribution polymodale. Il arrive fréquemment dans ce cas que les modes soient mal individualisés ou qu'ils se chevauchent.

D'autres méthodes ont permis d'améliorer cette technique. Celles-ci sont soit graphiques (Harding, 1949, Cassie, 1954; Tanaka, 1956, Bhattacharya, 1967), soit numériques (Hasselblad, 1966; Macdonald et Pitcher, 1979).

Chez l'étrille, de façon à utiliser ces différentes techniques, des échantillonnages ont donc eu lieu à bord des bateaux et lors de pêche à pied, comme cela a été décrit au paragraphe 3.1.

### • **Méthode numérique d'HASSELBLAD**

La décomposition modale est basée sur l'algorithme d'Hasselblad (1966) qui a utilisé la fonction de vraisemblance ( $L(x)$ ) dans son analyse. Le programme NORMSEP est conçu de la manière suivante :

Pour chaque histogramme de taille mensuel, il est nécessaire d'introduire une estimation préalable pour débiter le processus interactif :

- son point de troncature
- les bornes inférieures et supérieures entre lesquelles se situe la moyenne  $\mu$
- les bornes inférieures et supérieures entre lesquelles se situe l'écart-type  $\sigma$ .

Le programme NORMSEP réalise alors les estimations des paramètres  $\mu$ ,  $\sigma$  et  $p$  (probabilité pour qu'un élément se trouve dans l'intervalle donné) pour chaque composante après avoir calculé la valeur de  $L$  par la méthode de forte pente ascendante.

Les valeurs des tailles sont transformées en logarithmes. L'axe des abscisses est incrémenté tous les deux mm. La valeur  $x_1$  est 5 mm.

La première composante est ainsi définie.

Sur l'ensemble de la distribution, le programme soustrait cette composante pour procéder de la même manière que précédemment afin de détecter les paramètres de la deuxième composante, etc... jusqu'à la dernière.

La maximisation de la fonction du maximum de vraisemblance nécessite la détermination des valeurs recherchées précédemment. La solution de ce système d'équations est obtenue par itérations successives.

Le nombre maximal prévu d'itérations dans le programme est fixé à 999.

Un test khi-deux est réalisé permettant de mesurer l'écart entre les valeurs observées et les valeurs théoriques.

La probabilité d'approcher la réalité de la décomposition modale est calculée.

La décomposition modale est réalisée sur les histogrammes de la figure 3-30.

Les résultats obtenus sont les suivants :

Un mode peut correspondre soit à un groupe d'individus bien distinct d'un âge précis soit à des animaux appartenant à deux groupes d'âges différents.

Les résultats sont consignés par sexe tableaux 3-15 et 3-16. Ils tiennent compte de la moyenne de chaque mode, de leur écart-type et du pourcentage d'animaux observés, ce chiffre étant lui-même traduit en pourcentage et pour chaque histogramme. La valeur du khi-deux est notée ainsi que la probabilité d'acceptation au seuil de 5 %.

Selon les mois, il apparaît deux à trois modes distincts, les probabilités variant de 0.3 à 0.95 pour les femelles et de 0.5 à 1 pour les mâles. Il n'a pas été possible de trouver de décomposition acceptable pour les mâles en septembre, à l'issue de 999 itérations du programme.

Les moyennes des modes les plus faibles sont de 17 mm pour les femelles en avril et de 19 mm pour les mâles en mars et l'autre extrême va de 55 mm pour les femelles en décembre jusqu'à 59 mm pour les mâles en octobre. Globalement pour les deux sexes, les écart-types sont très variables : ils vont de 0.5 à 14.

Il est possible de suivre, mensuellement, le déplacement de certains de ces modes et de vérifier si l'hypothèse émise au paragraphe 3.4.2.1. est valable.

Lorsque nous parlerons d'"année" à l'intérieur de ce paragraphe, il s'agira d'"année civile" - la première année étant celle de la naissance -, et nous entendrons par "cohorte" l'ensemble des individus issus de la même saison de ponte. La première cohorte correspond au "cycle majoritaire" et la deuxième cohorte au "cycle minoritaire".

Ainsi, **chez les femelles** (tableau 3-15), le mode centré sur 19 mm en mars et 17 mm en avril évolue progressivement jusqu'en 23 mm en juin. Il correspond aux individus issus de la deuxième ponte. Par contre, les moyennes des deuxième et troisième modes sont très fluctuantes d'un mois à l'autre, et sur quelques histogrammes, certains de ceux-ci sont pas représentés.

En mars : le premier mode (19 mm en moyenne) peut correspondre aux étrilles issues d'une deuxième ponte ou d'une ponte retardataire. Le mode des individus d'une moyenne de 30 mm environ n'est pas représenté, les femelles de cette taille étant probablement regroupées en zones de frayères, zones sous-échantillonnées en 1986 contrairement à

mars 1987 par contre où ces individus sont présents. Le mode dont la moyenne est de 40 mm peut se rapporter aux animaux issus de la première ponte lors de la deuxième année. Par contre, le troisième mode repérable autour de la valeur de 46 mm est un peu décalé vers la gauche, mais englobe les animaux d'une longueur égale ou supérieure à 50 mm correspondant à la troisième année de vie des étrilles.

	MOYENNE	ECART-TYPE	%	NOMBRE	
<b>MARS</b>					
Mode 1	19	5	6.4	63	Degré de liberté : 15
Mode 2	40	3.7	4.7	46	Valeur khi-deux : 11.7
Mode 3	46.2	5	89	875	Probabilité : 0.30 (*)
<b>AVRIL</b>					
Mode 1	17	3	16.2	48	Degré de liberté : 12
Mode 2	31.6	5.8	7.7	23	Valeur khi-deux : 6.4
Mode 3	45.4	4.8	76	224	Probabilité : 0.10
<b>MAI</b>					
Mode 1	22.5	5.4	5.6	47	Degré de liberté : 11
Mode 2	45	4.8	94.4	761	Valeur khi-deux : 17.4 Probabilité : 0.90
<b>JUIN</b>					
Mode 1	23	4.7	11.3	36	Degré de liberté : 12
Mode 2	40.6	4	23.4	74	Valeur khi-deux : 11.1
Mode 3	48.7	4.3	65.3	206	Probabilité : 0.48
<b>JUILLET</b>					
Mode 1	32.6	7.6	39.7	72	Degré de liberté : 9
Mode 2	34	0.5	8	14	Valeur khi-deux : 8.2
Mode 3	49.6	4.2	52.3	94	Probabilité : 0.48
<b>SEPTEMBRE</b>					
Mode 1	36.9	3.9	19.4	175	Degré de liberté : 9
Mode 2	47.9	4.3	81	725	Valeur khi-deux : 8.0 Probabilité : 0.47
<b>OCTOBRE</b>					
Mode 1	39.1	6.3	89.4	197	Degré de liberté : 10
Mode 2	54.7	2.23	10.6	23	Valeur khi-deux : 12.5 Probabilité : 0.75
<b>NOVEMBRE</b>					
Mode 1	38.8	4.5	91	210	Degré de liberté : 6
Mode 2	49.5	4.4	9.3	21	Valeur khi-deux : 12.5 Probabilité : 0.95
<b>DECEMBRE</b>					
Mode 1	30.2	4.7	10.8	6	Degré de liberté : 4
Mode 2	41.9	3.4	76.6	41	Valeur khi-deux : 5.3
Mode 3	55.2	0.9	12.7	7	Probabilité : 0.74

\* La probabilité indiquée correspond à l'acceptation

**Tableau 3-15 : Décomposition modale par le programme "Normsep"  
Femelles de l'année 1986, toutes pêches confondues**



En avril : le deuxième mode centré autour de la valeur 32 mm apparaît, 40 % de l'échantillonnage provenant de pêche au chalut. Il représente les individus du "cycle majoritaire" la première année. Ces individus pourraient commencer à "remonter" à la côte à cette période de l'année. Le troisième mode (dont la moyenne est de 45 mm) regroupe 76 % des individus et tient compte de ceux de la deuxième et troisième année, issus de la première cohorte.

En mai : seuls deux modes apparaissent. Le premier, comme pour les mois précédents, concerne les juvéniles issus de la première ponte et le second (45 mm en moyenne) englobe les adultes de la deuxième et troisième année comme précédemment. Le mode centré autour de la valeur de 30 mm n'apparaît pas, 91 % des individus échantillonnés provenant de la pêche au casier.

En juin : les trois modes centrés autour de 23 mm, 41 mm et 49 mm correspondent respectivement aux juvéniles issues de la première ponte, aux adultes de la première cohorte de la deuxième année et à ceux de la troisième année.

En juillet : le premier mode (33 mm en moyenne) regroupe 40 % de la population échantillonnée. Ce sont les individus se rapportant majoritairement à la première cohorte et venant de muer. Le deuxième mode (34 mm) est trop rapproché du premier, se trouve minoritaire (8% de la population) et correspond approximativement aux mêmes individus. Le troisième mode (50 mm) concerne les étrilles de la troisième année, issus de la première ponte, et venant également de muer.

En septembre : Seuls deux modes apparaissent. Le premier (37 mm) correspond à celui du mois précédent, avec cependant une valeur légèrement plus élevée, ceci pouvant être dû à l'échantillonnage, 87 % des individus collectés provenant de pêches au casier contre 3% seulement au mois de juillet. Le second mode (48 mm) concerne les étrilles de la troisième année issues de la première ponte.

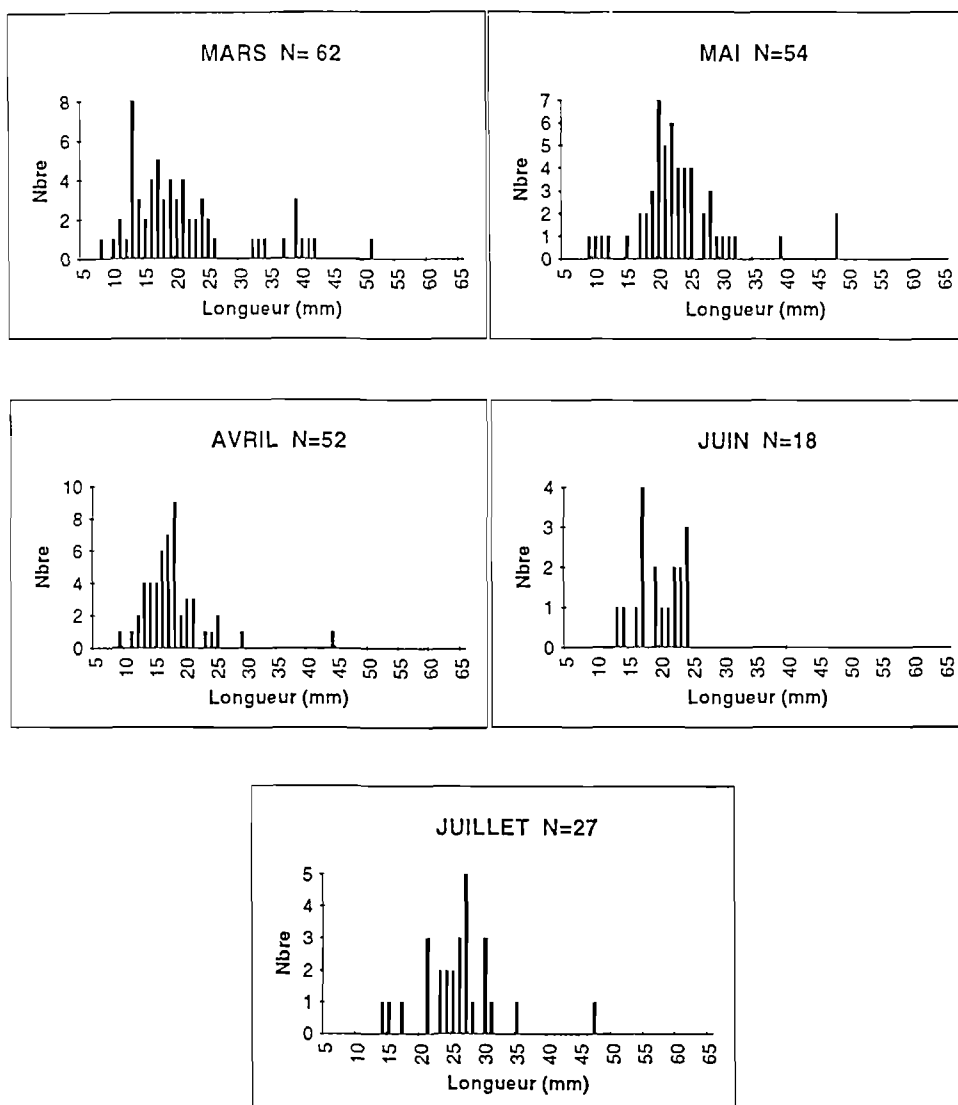
En octobre : Le mode de 39 mm est décalé vers des tailles plus grandes par rapport à celui du mois précédent, ceci pouvant s'expliquer par la mue d'automne. Il englobe des individus de la première année

appartenant aux animaux de la première et de la deuxième cohorte. Le mode de 54 mm est un peu trop décalé vers la droite et intéresse les individus de la troisième et quatrième année.

En novembre : le mode centré sur 39 mm concerne les mêmes individus qu'au mois précédent et le deuxième mode (50 mm) regroupe les étrilles de la troisième année provenant des deux cohortes.

En décembre : trois modes sont visibles. Le premier (30 mm) se rapporte aux animaux de la première cohorte qui vont pondre; le deuxième (42 mm) à ceux de la deuxième année et le troisième (55 mm) aux individus de la troisième et quatrième année.

Afin de mieux visualiser les modes correspondant aux petites tailles, les histogrammes provenant des pêches à pied ont été reportés figure 3-39 :



**Figure 3-39 : Distribution des fréquences de longueurs des femelles pêchées à pied en 1986**

Pendant les autres mois de l'année, non représentés graphiquement, des pêches à pied ont eu lieu mais n'ont pas permis l'établissement d'histogrammes en raison de la faiblesse de l'effectif (moins de sept individus à chaque sortie, et de longueur généralement supérieure à 20 mm) : cela indique que les juvéniles sont capturables à la côte seulement entre mars et juillet. A partir de septembre, les étrilles issues de la première cohorte doivent probablement commencer à regagner le large pour elles-mêmes pondre et celles provenant de la deuxième cohorte sont trop petites pour être repérées visuellement.

**Chez les mâles** (tableau 3-16), les résultats se rapprochent beaucoup de ceux des femelles, avec cependant quelques différences :

En mars : le mode centré sur 31 mm est beaucoup mieux visible que chez les femelles : les mâles ont une répartition spatiale beaucoup plus large que leurs congénères qui au même mois sont concentrées dans des zones de frayères.

En avril : le mode centré sur 32 mm n'apparaît pas, les individus se trouvant peut-être plus au large, donc sous-échantillonnés.

En mai : le mode centré sur 38 mm, non visible chez les femelles, peut correspondre aux individus issus de la seconde ponte la deuxième année.

En juin : Le premier mode (32 mm en moyenne) est présent avec un mois d'avance sur les femelles, ce qui correspond au décalage de la mue.

En juillet : le deuxième mode centré autour de 43 mm est décalé à droite par rapport à celui des femelles. Il englobe des individus de la première année (cycle majoritaire) et deuxième année (cycle minoritaire).

En octobre : Trois modes apparaissent. Ils se rapportent aux individus de la première année (25 mm) (cycle majoritaire), à ceux de la deuxième année (première et deuxième cohorte) (43 mm) et enfin aux étrilles de la deuxième année (59 mm) bien que ce mode soit un peu trop décalé sur la droite.

	MOYENNE	ECART-TYPE	%	NOMBRE	
<b>MARS</b>					
Mode 1	19.1	4.3	10.3	95	Degré de liberté : 17
Mode 2	31	6.9	6.8	63	Valeur khi-deux : 21.97
Mode 3	47.6	5.8	82.8	766	Probabilité : 0.81 (*)
<b>AVRIL</b>					
Mode 1	19.3	4.3	18.6	77	Degré de liberté : 14
Mode 2	45.9	5.9	81.3	336	Valeur khi-deux : 25.8
					Probabilité : 0.97
<b>MAI</b>					
Mode 1	23.4	4.8	9.7	86	Degré de liberté : 14
Mode 2	38	13.9	4.8	11	Valeur khi-deux : 21.9
Mode 3	46.9	4.8	89.1	789	Probabilité : 0.92
<b>JUIN</b>					
Mode 1	31.5	8	32.4	114	Degré de liberté : 14
Mode 2	42.9	1.6	7.6	27	Valeur khi-deux : 15.5
Mode 3	51.1	5.3	60	211	Probabilité : 0.66
<b>JUILLET</b>					
Mode 1	30.9	6.3	23.7	56	Degré de liberté : 11
Mode 2	43	7.2	54.9	130	Valeur khi-deux : 29.2
Mode 3	53	4.5	21.4	51	Probabilité : 1
<b>SEPTEMBRE :</b> non décomposable avec les modes choisis					
<b>OCTOBRE</b>					
Mode 1	25	2.7	0.7	3	Degré de liberté : 9
Mode 2	43.1	7.1	96.5	327	Valeur khi-deux : 8.5
Mode 3	58.7	1.9	2.8	9	Probabilité : 0.52
<b>NOVEMBRE</b>					
Mode 1	33	6.3	3.2	8	Degré de liberté : 6
Mode 2	41	6.2	88.5	224	Valeur khi-deux : 11.9
Mode 3	53	4.4	8.2	21	Probabilité : 0.94
<b>DECEMBRE</b>					
Mode 1	29	2.2	1.9	3	Degré de liberté : 7
Mode 2	43.6	5.4	98.1	132	Valeur khi-deux : 6.6
Mode 3					Probabilité : 0.52

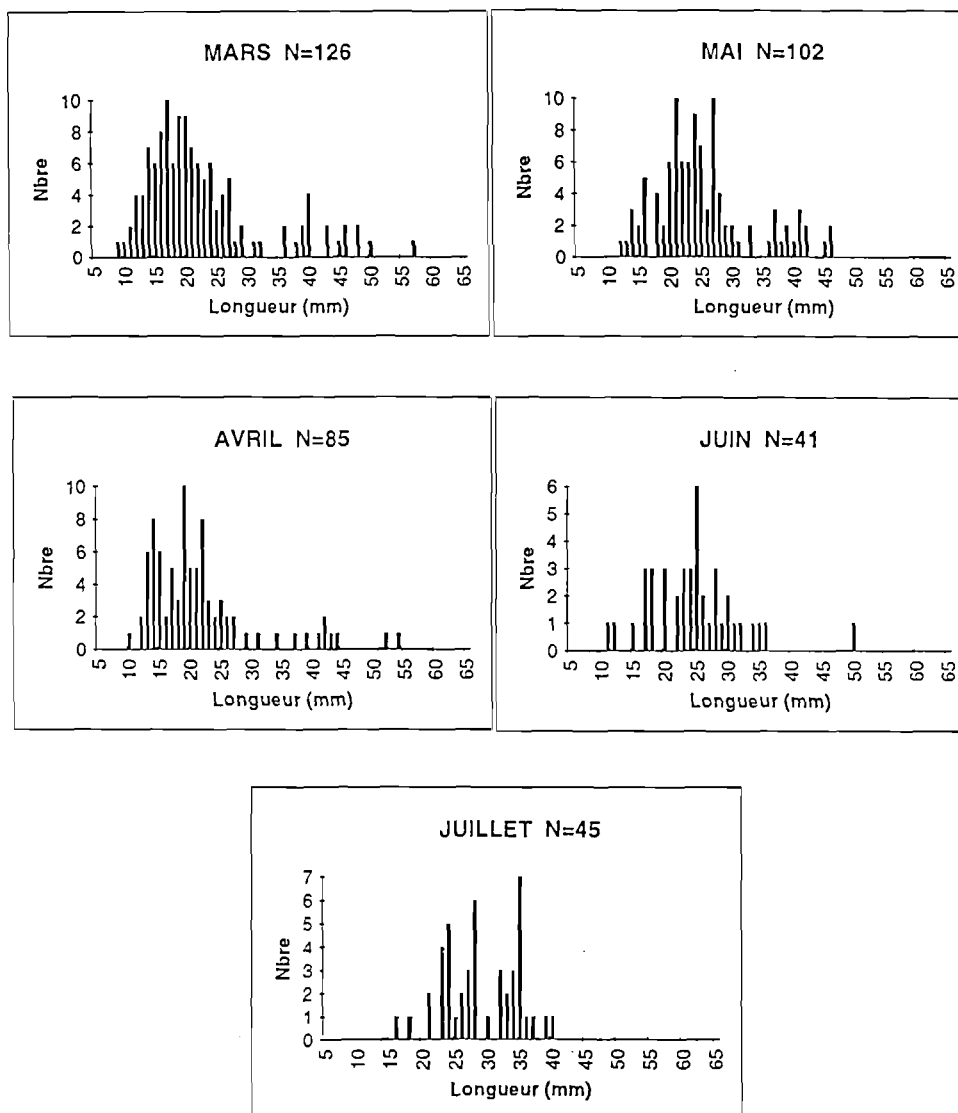
\* La probabilité indiquée correspond à l'acceptation

**Tableau 3-16 : Décomposition modale par le programme "Normsep"  
Mâles de l'année 1986, toutes pêches confondues**

En novembre : le premier mode (33 mm) correspond aux mâles de la première année, le second (41 mm) à ceux de la deuxième année, et le troisième (53 mm) tient compte des individus de la troisième année.

En décembre : seuls les deux premiers modes correspondant à ceux du mois précédent sont visibles.

Comme dans le cas des femelles, les histogrammes de pêche à pied sont reportés figure 3-40 et appellent les mêmes remarques que précédemment:



**Figure 3-40 : Distribution des fréquences de longueurs des mâles pêchés à pied en 1986**

En conclusion, le programme NORMSEP permet d'expliquer la position de la majorité des modes correspondant à l'hypothèse formulée au paragraphe 3.4.2.1. et vient appuyer les tableaux 3-20 et 3-21 même si les interprétations sont rendues difficiles par l'existence de plusieurs pontes.

### 3.4.2.10. L'ajustement des paramètres de croissance

#### • Méthode graphique de Gulland

Les paramètres de croissance ont été dans un premier temps calculés par méthode graphique, en utilisant la droite de Gulland.

La droite de régression est reproduite avec

en X : la longueur  $L_t$  à l'âge t

en Y : la longueur  $L_{t+1}$  à l'âge t+1

L'équation est de la forme :

$$Y = a X + b$$

Le paramètre de croissance K est déterminé par  $K = -\ln(b+1)$

et  $L_{\infty} = -a/b$

$t_0$  est déterminé pour  $L = 2.2$  mm

Les résultats obtenus sont les suivants :

	K	$L_{\infty}$	$t_0$
Femelles	0.74	64.6	-0.047
Mâles	0.51	75.1	-0.058

#### • Méthode numérique ELEFAN (Electronic Length Frequency Analysis)

Cette méthode qui permet également de déterminer les paramètres de croissance K et  $L_{\infty}$ , à partir de données de fréquences de taille, a été mise au point par Pauly *et al.* (1980, 1983, 1984 et 1987). L'analyse des données est réalisée sur l'année 1986, celles-ci provenant du cumul des différents types de pêche : au chalut, au casier, et des récoltes à pied.

Les classes de taille sont regroupées par deux mm.

## \* Principe de la méthode

A partir d'une série d'échantillons de fréquences de longueur triées par ordre chronologique, la première opération consiste à restructurer les fréquences de taille originelles pour mettre en évidence les "pics" et les "creux" de la distribution. Un "pic" est défini comme la valeur la plus élevée dans une séquence de fréquences positives et correspond en fait à la taille moyenne d'une classe d'âge composant la distribution. La restructuration s'obtient en calculant une moyenne mobile sur cinq classes de longueur : ceci a pour but de faire disparaître les pics faiblement marqués qui sont susceptibles de correspondre à de simples aléas d'échantillonnage.

La deuxième étape permet d'ajuster les courbes de croissance. Le critère de choix entre plusieurs courbes consiste à apprécier le rapport  $ESP/ASP = R_n$ , ESP signifiant Explained Sum of peaks, que l'on peut traduire par la somme des fréquences des points par lesquels passe la courbe ajustée. ASP signifie Available Sum of peaks que l'on peut traduire par la somme des fréquences des pics observés. Pour chaque courbe ajustée, le rapport ESP/ASP est calculé : il représente donc bien le taux d'utilisation des pics de la distribution de la fréquence, et détermine les paramètres de croissance K et  $L_{oo}$ . Le meilleur ajustement correspond à la valeur la plus élevée du rapport. Ce dernier va généralement de 0 à 1 et peut se comparer de façon plus ou moins équivalente au coefficient de détermination ( $r^2$ ).

Cette méthode repose sur PLUSIEURS HYPOTHESES :

- Les échantillons doivent être représentatifs de la population
- Les différences de longueur dépendent largement de la différence d'âge
- D'une année à l'autre, aucun facteur extérieur n'induit de variations brusques au niveau de la croissance.
- Les variations saisonnières de l'équation de Von Bertalanffy donnent une bonne approximation de la croissance

La version saisonnalisée de cette courbe est de la forme :

$$L_t = L_{oo} (1 - e^{-[K(t-t_0) + CK/2 \pi \sin(2 \pi (t-t_s))])}$$

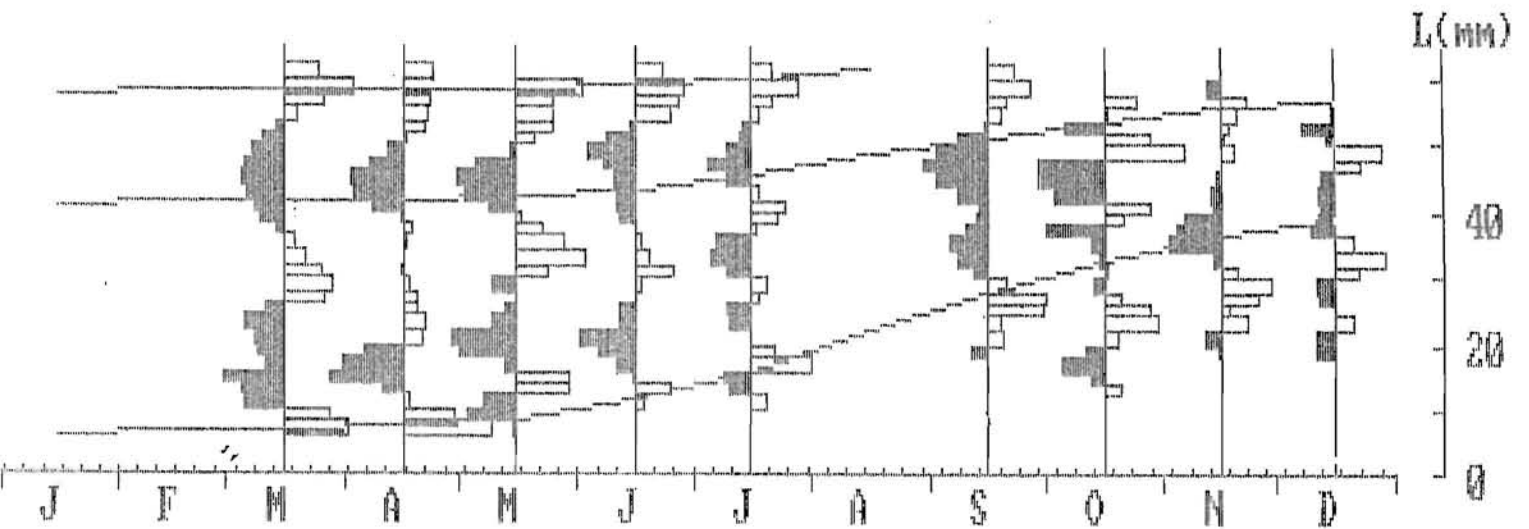
où  $WP = t_s + 0.5$

WP, Winter Point est la période de l'année où la croissance est la plus lente. WP est exprimé en fraction d'année.

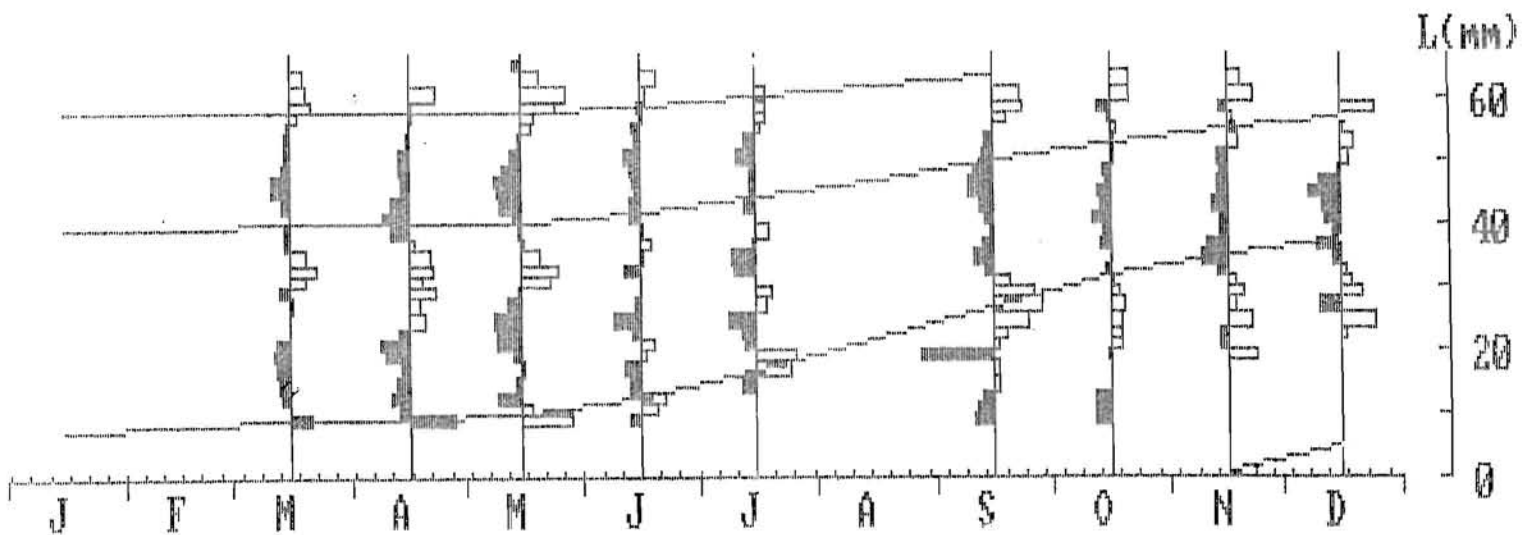
C exprime l'intensité des variations de croissance. Quand  $C = 0$ , les oscillations saisonnières ne sont pas prises en compte.

Tous les autres paramètres sont définis par Pauly (1984).

La mise en place des "pics" et des "creux" de la distribution est représentée figure 3-41 :



a) femelle



b) mâle

Figure 3-41 : Suivi des modes par la méthode Elefan appliquée aux données restructurées d'étrilles, en 1986

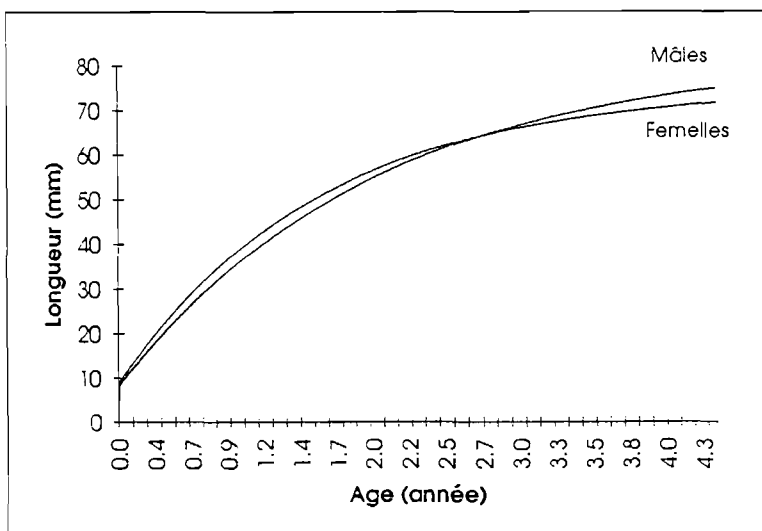
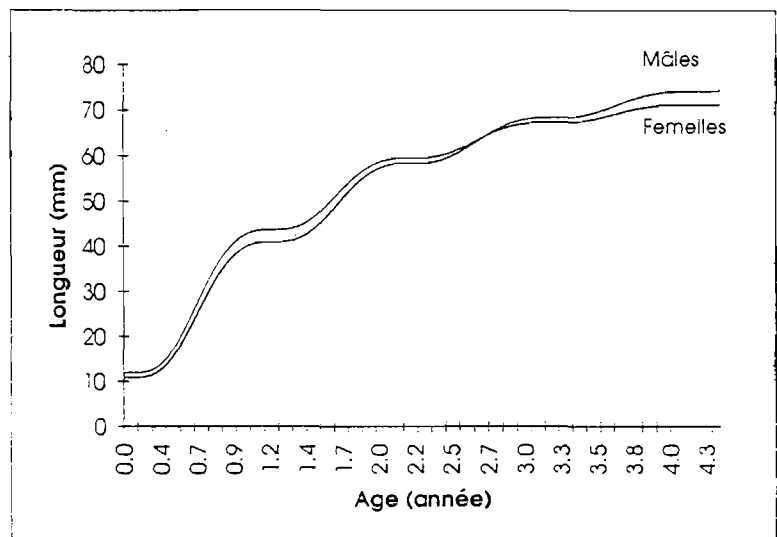


femelles	mâles	femelles	mâles
Hypothèse 1 :		Résultat 1 :	
69 mm < l <sub>oo</sub> < 81 mm	76 mm < l <sub>oo</sub> < 90 mm	l <sub>oo</sub> = 79,8 mm	l <sub>oo</sub> = 86 mm
0,7 < k < 0,9	0,3 < k < 0,9	k = 0,74	k = 0,78
C = 1	C = 1	Rn*1000 = 122	Rn*1000 = 107
WP = 0,2	WP = 0,2		
Hypothèse 2 : (*)		Résultat 2 : (*)	
69 mm < l <sub>oo</sub> < 81 mm	76 mm < l <sub>oo</sub> < 88 mm	l <sub>oo</sub> = 75 mm	l <sub>oo</sub> = 82 mm
0,5 < k < 0,9	0,3 < k < 0,8	k = 0,7	k = 0,55
		Rn*1000 = 126	Rn*1000 = 114

(\*) Recherche automatique par le programme. Point de départ variable.

**Tableau 3-17 : Estimation des paramètres de croissance par la méthode Elefan**

a) Version saisonnalisée



b) Version non saisonnalisée

**Figure 3-42 : courbe de croissance des étrilles**

Les résultats des différentes estimations des paramètres de croissance sont rassemblés dans le tableau 3-17 et représentés graphiquement figure 3-42.

### **\* Discussion**

Les courbes de croissance obtenues par les paramètres définis par ELEFAN correspondent au schéma représenté au paragraphe 3.4.2.1. en ce qui concerne les mâles, lorsque nous indiquons l'âge en "date d'anniversaire". Par contre, le modèle de Pauly âge les femelles à l'identique des mâles, ce qui ne correspond pas à notre schéma. En effet, le paramètre de croissance  $K$  est égal à 0.7, au lieu 0.55 chez les mâles : la pente de la courbe de croissance est donc plus forte pour celles-ci pendant les trois premières années de vie, ce qui semble illogique au regard des différentes données biologiques récoltées au cours de cette étude. Nous notons que le modèle de Von Bertalanffy n'est pas parfaitement adapté à la croissance des Crustacés qui se fait par palier et non de façon continue. La portion de courbe la mieux représentée par cette fonction correspond aux animaux adultes. C'est pour cette raison que certains auteurs comme Gage en 1985 font le point sur d'autres modèles mieux adaptés à ce type de croissance. En outre, la validité du modèle ELEFAN est mise en cause dans des situations limites (Boër, 1988).

#### **3.4.2.11. Essai de marquage**

Pour mieux cerner la croissance des individus à la mue et notamment obtenir des taux de croissance individuels dans le milieu naturel, il est souhaitable de marquer les animaux.

Chez le tourteau *Cancer pagurus*, deux types de marque insérées au niveau de la ligne de déhiscence ne partent généralement pas à la mue :

\* le "toggle-tag" (Gundersen, 1961; Le Foll, 1982) qui consiste à insérer une marque en plastique dans l'animal à l'aide d'un "pistolet" spécial, au niveau de la cavité branchiale.

\* le "suture-tag" (Gundersen, 1961; Edwards, 1979; Le Foll, 1982) qui permet, à l'aide d'une aiguille à suture, de percer la carapace de deux trous sur le côté du tourteau puis à y insérer un fil de nylon pourvu d'une marque.

Chez l'étrille, il est intéressant d'envisager une méthode de ce genre dans le milieu naturel, après l'avoir testée techniquement au laboratoire. Des essais préliminaires ont donc été menés.

### • **Méthode du toggle-tag**

En mai 1986, un essai de marquage est mis en place. Le protocole est le suivant :

- 8 lots de 30 individus, soit 240 étrilles au total, sont placés dans deux des bacs de décantation et la station de biologie de l'île de Bailleron. A l'intérieur de chaque lot, les femelles et les mâles se trouvent en nombres égaux. Chaque étrille est isolée dans un pot en plastique ajouré.

Les marques choisies, en forme de T, sont en plastique. Leur forme de même que leur lieu d'implantation ont l'avantage de ne pas gêner la respiration de l'animal. En effet, celles-ci ne sont pas insérées au niveau de la cavité branchiale mais, selon les lots, à des endroits différents, comme nous le voyons figures 3-43 et 3-44 :

- à la base du coxa
- au niveau de la zone de déhiscence
  - soit au milieu de l'animal
  - soit un peu plus près du coxa.

Ces trois types de marquage sont pratiqués sur un lot de 30 étrilles à chaque fois. Un deuxième lot est aussi marqué et traité avec de l'eau de mer à la concentration de 30 mg de pénicilline et de 50 mg de streptomycine par litre. Ce traitement est appliqué à raison d'une étrille par litre et pendant 30 minutes, respectivement avant et après l'opération de marquage.

De l'oxygène y est apporté par bullage et un lot témoin de 60 étrilles est constitué par des étrilles non marquées.

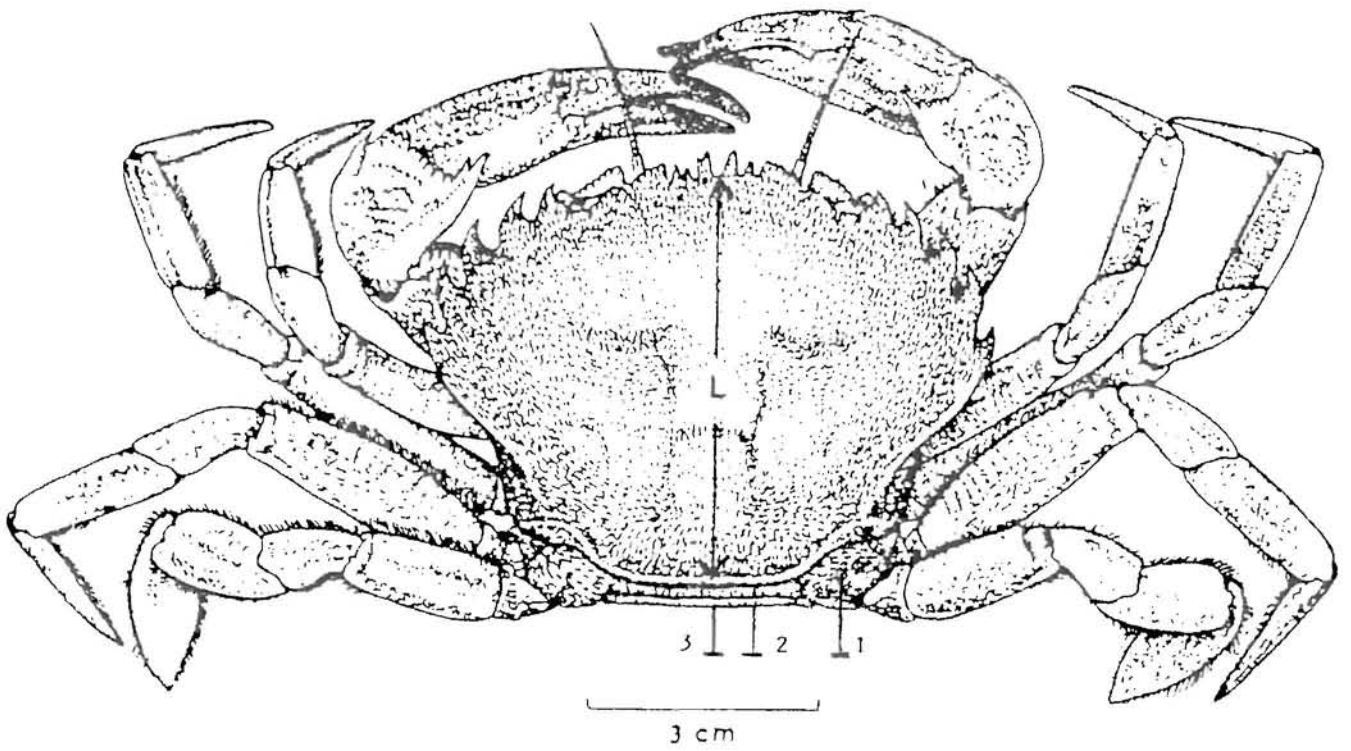
Le protocole de cette expérience est résumé tableau 3-18.

Une fois l'expérience mise en place, les étrilles sont nourries avec des moules et des seiches.

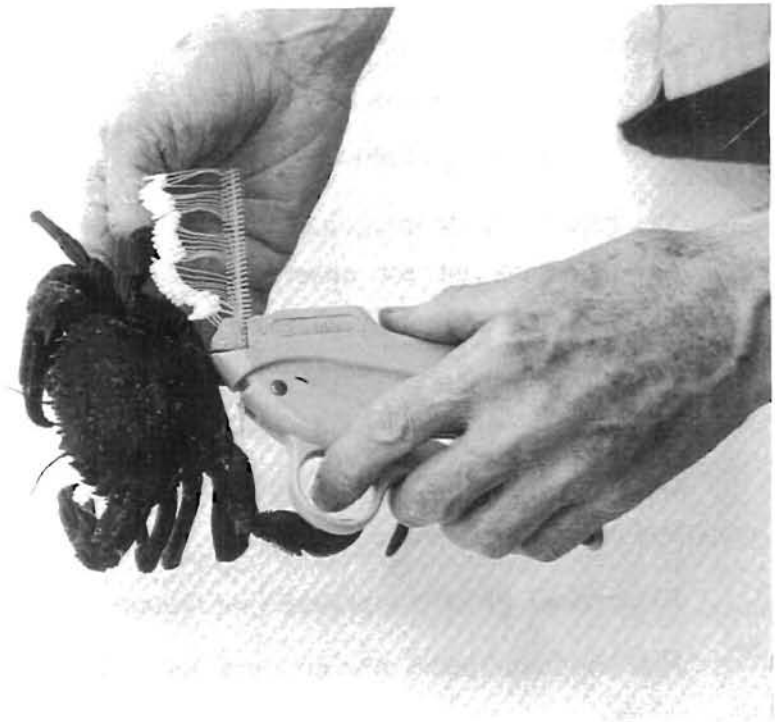
Tous les deux jours, les animaux sont observés :

Pour chaque lot les morts sont dénombrés, en indiquant leur sexe et en notant les présences et les pertes de marque.

Les résultats de cette expérience sont consignés tableau 3-19.



**Figure 3-43 : Emplacement des marques par la méthode du Toggle-Tag**  
 (Cf : tableau 3-18)



**Figure 3-44 : Technique de marquage selon la méthode du Toggle-Tag**  
 Une marque en plastique en forme de T est insérée au niveau de la ligne de déhiscence

Numéro du lot	Lieu d'implantation de la marque	Trempage de l'étrille dans de l'eau de mer contenant des antibiotiques
1	Base du coxa Emplacement n° 1	NON
2	Base du coxa Emplacement n° 1	OUI
3	Ligne de déhiscence près du coxa Emplacement n° 2	NON
4	Ligne de déhiscence près du coxa Emplacement n° 2	OUI
5	Milieu de la ligne de déhiscence Emplacement n° 3	NON
6	Milieu de la ligne de déhiscence Emplacement n° 3	OUI
7 et 8	Non marqué	NON

**Tableau 3-18 : Types de marquage utilisés chez l'étrille**  
Emplacements des marques de Toggle-Tag utilisés chez l'étrille

Numéro	Sexe	9 MAI		20 MAI			% d'échec global
		Nbre d'animaux initiaux	Nbre de morts totaux	Nbre de vivants ayant perdu leur marque	Nbre de morts totaux et vivants ayant perdu leur marque	%	
1	M	15	2	1	3	20	60
	F	15	1	6	7	47	
2	M	15	7	3	10	67	73
	F	15	7	4	11	73	
3	M	15	7	5	12	80	60
	F	15	6	0	6	40	
4	M	15	8	1	9	60	63
	F	15	9	1	10	37	
5	M	15	3	9	12	80	70
	F	15	3	6	9	60	
6	M	15	11	3	14	93	86
	F	15	11	1	12	8	
7	M	15	0	0	0	0	3
	F	15	1	0	0	7	
8	M	15	0	0	0	0	0
	F	15	0	0	0	0	

**Tableau 3-19 : Essai de marquage par la méthode du Toggle-Tag**

Le pourcentage d'échec global est élevé

158

(Les numéros correspondent aux emplacements des marques décrits tab. 3-18)

Les pourcentages d'individus soit morts, soit vivants ayant perdu leur marque varie de 53 à 86 % selon les lots; les individus non marqués et servant de témoin n'ayant subi, a contrario, presque aucune mortalité (3 % dans un lot). Aucune différence n'apparaît selon qu'il s'agisse de mâles ou de femelles.

Le bain préalable dans de l'eau de mer contenant des antibiotiques semble ne pas avoir d'influence positive sur la résistance des individus,, cela étant peut-être dû à une trop faible concentration d'antibiotiques.

Dans tous les lots, des étrilles présentant une inflammation localisée au niveau de la marque ont été observées : cela entrainerait une mort par septicémie.

En conclusion, le marquage de l'étrille par ce procédé reste, pour l'instant encore, un échec. Les antibiotiques n'ont pas eu d'effet probablement à cause d'une trop faible concentration et il serait souhaitable de renouveler l'opération en augmentant leur dose dans l'eau.

#### • **Méthode du suture-tag**

Deux trous distants de 12 mm sont percés au niveau de la cavité branchiale, le long de la ligne épimérienne et, au moyen d'une aiguille à suture, un fil de nylon est introduit portant une marque en plastique.

Une trentaine d'individus adultes sont ainsi marqués, un nombre identique d'individus servant de lot témoin.

Les résultats, après deux semaines d'expérience, sont récapitulés dans le tableau suivant :

	Nbre initial	Nbre de morts totaux	Nbre vivants ayant perdu leur marque	% d'échec ou de morts
Animaux marqués	30	19	7	87
Lot témoin	30	6		20

Ce type de marquage n'est absolument pas adapté à l'étrille. Une des causes de cet échec peut être liée au fait que ces marques s'insèrent dans une cavité branchiale proportionnellement de faible volume par rapport à celle du tourteau.

Ainsi, les deux marquages testés aboutissent à un taux d'échec allant de 70 % à 87 %. Cet insuccès est partagé par Fujita et Takeshita qui en 1979 ont testé des méthodes identiques. Avec la technique du suture-tag, ils obtiennent 50 % d'échec dans le cas de *Chionoecetes bairdi* et avec la technique du toggle-tag 64 %.

Il semble donc difficile, à l'heure actuelle, d'envisager un marquage à grande échelle de l'étrille par un système qui ait deux qualités à la fois : qui tienne à la mue et qui soit facilement repérable par les pêcheurs.

### **3.4.3. Conclusion - Le cycle de l'étrille dans le Mor-Braz**

Les différentes expériences menées au cours de ce chapitre ont étayé en grande partie le schéma présenté au paragraphe 3.4.2.1. Celui-ci peut être complété par les tableaux 3-20 et 3-21 :

Ainsi, il apparaît quatre groupes d'âge, à l'intérieur desquels se trouvent des individus issus de deux pontes - ou de deux cohortes - successives.

La première cohorte donne naissance à des jeunes crabes vers le mois de juin. Ils sont majoritaires.

Les jeunes étrilles issues de la deuxième cohorte apparaissent vers le mois de septembre.

Le décalage entre ces deux pontes est de trois mois environ.

Dans le cas des femelles provenant de la première ponte, le développement rapide en été conduit à l'apparition d'individus matures en hiver, dès la première année. La longueur de 30 mm indiquée correspond approximativement à la taille de maturité fonctionnelle définie dans le chapitre précédent et qui se situe à 31 mm environ. Le décalage de taille reste sensible jusqu'à l'automne de la troisième année où celui-ci s'estompe.

MOIS	JANV	FEV	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPT	OCT	NOV	DEC
GROUPE 0 (cohorte 1)				Eclosion		2	8	13	21	25	25	30
GROUPE 0 (cohorte 2)							Eclosion		2	4	7	8
GROUPE 1 (cohorte 1)	30	30	30	30	30	30	35	35	35	42	42	42
GROUPE 1 (cohorte 2)	10	13	16	16	20	24	30	30	30	35	35	35
GROUPE 2 (cohorte 1)	42	42	42	42	42	42	50	50	50	50	50	50
GROUPE 2 (cohorte 2)	35	35	35	35	35	35	42	42	42	50	50	50
GROUPE 3 (cohorte 1)	50	50	50	50	50	50	58	58	58	58	58	58
GROUPE 3 (cohorte 2)	50	50	50	50	50	50	50	50	50	58	58	58

( Les longueurs indiquées sont en mm)

**Tableau 3-20 : Hypothèse de croissance des femelles**

MOIS	JANV	FEV	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPT	OCT	NOV	DEC
GROUPE 0 (cohorte 1)				Eclosion		2	7	15	22	27	27	32.5
GROUPE 0 (cohorte 2)							Eclosion		2	4	7	9
GROUPE 1 (cohorte 1)	32.5	32.5	32.5	32.5	32.5	39	39	39	39	47	47	47
GROUPE 1 (cohorte 2)	12	15	18	18	22	27	32.5	32.5	32.5	39	39	39
GROUPE 2 (cohorte 1)	47	47	47	47	47	56	56	56	56	56	56	56
GROUPE 2 (cohorte 2)	39	39	39	39	39	47	47	47	47	56	56	56
GROUPE 3 (cohorte 1)	56	56	56	56	56	67	67	67	67	67	67	67
GROUPE 3 (cohorte 2)	56	56	56	56	56	56	56	56	56	67	67	67

( Les longueurs indiquées sont en mm)

**Tableau 3-21 : Hypothèse de croissance des mâles**



Chez le mâle, le schéma est identique avec une croissance plus rapide : à trois ans, date d'anniversaire, il peut atteindre la longueur de 67 mm, contrairement à la femelle qui mesure 50 mm, au même mois et 58 mm un mois plus tard, car le mâle mue toujours au printemps en avance d'un à deux mois par rapport à ses congénères femelles. Cela lui permet d'avoir une carapace complètement calcifiée au moment de l'accouplement.

La croissance des juvéniles à partir de l'automne est ralentie par rapport à celle qui débute en fin de printemps; la température de l'eau étant en effet plus basse à cette période de l'année. La période d'intermue se trouvant rallongée, les animaux grandissent moins vite.

Pour les femelles, à partir du mois d'avril, il faut environ huit mois pour aller de l'éclosion à la longueur de 30 mm; la température de l'eau variant à cette époque de 9°C à 12°C alors qu'au mois de juillet, quatre mois supplémentaires sont nécessaires pour atteindre la même taille, la température de la mer étant basse en hiver.

La présence de plusieurs pontes au cours d'une même année explique la difficulté d'analyse des histogrammes par quelque méthode que ce soit, les modes se chevauchant fréquemment, et cette complexité est augmentée par le fait qu'il est difficile d'avoir un échantillon fidèlement représentatif de la population d'étrilles sur une année complète à partir d'un seul type d'échantillonnage.

En effet, l'étrille migrerait selon les saisons :

\* *Entre novembre et avril*, au moment où elle se trouve essentiellement sur des fonds meubles, les chalutiers la capturent avec peu de sélectivité : les étrilles femelles se trouvent concentrées au niveau des zones de frayères. Les individus issus de la première ponte et mesurant 30 mm au moins y sont récoltés. En dehors de ces zones, les femelles de cette taille ne sont pas - ou très peu - capturées. Cela peut signifier qu'à l'âge de leur puberté, c'est-à-dire vers 30 mm, les étrilles femelles gagnent automatiquement les zones de frayères pour pondre. Les individus plus petits (moins de 20 mm) ne sont pas pêchés dans ces zones sablo-vaseuses, à cause de la sélectivité du chalut ou

plus vraisemblablement de leur absence. Les caseyeurs récoltent également des étrilles grainées mais au niveau des "accores", loin des côtes, à la limite entre la roche et les zones sablo-vaseuses. A cette époque, les seuls individus juvéniles proviennent de pêches à pied : ils correspondent à la deuxième cohorte et gagnent la côte dès l'hiver. Pour ces juvéniles, la migration vers la côte serait ontogénique c'est-à-dire liée à leur taille et non à la saison.

\* *Entre mai et octobre*, après la première éclosion, la grande majorité des étrilles femelles "remontent" vers la côte. La deuxième ponte s'effectue toutefois plus favorablement dans les zones sablo-vaseuses, comme l'indique le plus fort pourcentage de femelles grainées pêchées dans ces zones en mai et juin par rapport à celui pêché en zone rocheuse (figures 3-18 b et c). Les seules étrilles juvéniles récoltées mesurent un cm environ et proviennent de casiers à crevettes immergés en juillet. En automne, aucune étrille de petite taille n'est capturée : en effet, les individus issus de la première ponte ont déjà atteint une taille "adulte" et ceux provenant de la seconde ponte sont trop petits pour être repérés en pêche à pied. De plus, il est difficile de récolter à la côte des étrilles de taille intermédiaire (environ 30 mm) car celles-ci sont très prisées par les pêcheurs qui se trouvent en concurrence avec nous pour les récolter. A cette période de l'année, les caseyeurs pêchent les étrilles très près des côtes et ne peuvent pas capturer les animaux qui muent.

En conclusion le cycle de l'étrille pourrait être défini de la manière suivante :

Les étrilles pondraient au large des côtes dans des zones sablo-vaseuses, peu après le solstice d'hiver. La maturation des oeufs dure environ quatre mois puis une deuxième ponte facultative se produit vers le mois de mai-juin, celle-ci concernant en particulier des animaux qui, au printemps, se trouvent loin du littoral.

La première éclosion a donc lieu en avril et la deuxième en automne vers le mois de septembre. Les deux principaux recrutements se suivent en étant décalés d'environ un trimestre.

La première année, l'étrille muerait environ douze fois, la deuxième année deux fois et ensuite une seule fois annuellement.

Les étrilles femelles du premier groupe mesurent environ deux mm en juin et pondent dès leur premier hiver. A un an (date anniversaire à partir du stade jeune crabe) leur longueur est de 30 mm, à 2 ans, 42 mm et à 3 ans, 50 mm et aux mêmes âges, les mâles mesurent respectivement 39 mm, 56 mm et 67 mm. Les femelles muant en juillet au lieu de juin, leur croissance est retardée d'un mois par rapport aux mâles. Leur âge se trouve donc décalé d'une mue par rapport à leurs congénères.

Les individus du deuxième groupe subissent la même croissance avec un simple décalage d'un trimestre.

Comme d'autres Portunidés, l'étrille ne vit donc pas longtemps : *Liocarcinus arcuatus* (Freire *et al.*, 1991) et *Liocarcinus depurator* (Fernandez *et al.*, 1991) atteignent deux ans, et *Callinectes sapidus* quatre ans (Millikin et Williams, 1984). Leur croissance est rapide. C'est également le cas de *Callinectes sapidus* qui atteint l'âge adulte après un an et demi (Van Engel, 1958).

## **4 - PATHOLOGIE**

## **4. PATHOLOGIE**

### **4.1. Introduction**

Nous avons vu au premier chapitre que le tonnage d'étrilles a diminué dans des proportions très importantes à partir de l'année 1986. Cette baisse de production ne peut pas être analysée en incriminant les seuls facteurs climatiques et l'hypothèse de la surpêche, très peu probable compte tenu des caractéristiques biologiques de l'espèce et de la diminution de l'effort de pêche, n'explique pas les mortalités observées. Or c'est justement à partir de 1986 que les pêcheurs d'étrilles ont signalé à de nombreuses reprises des mortalités importantes et inhabituelles au niveau de leurs captures soit directement à bord des bateaux, lors du relevage des casiers, soit lors du stockage en mer.

Les phénomènes de mortalités massives qui ont été reconnus ont conduit à la notion de phénomènes pathologiques, de nombreuses étiologies infectieuses étant reconnues chez les Crustacés, comme nous l'avons vu en introduction.

C'est dans ce contexte particulier qu'une étude de pathologie a été entreprise chez l'étrille, afin de rechercher la présence éventuelle d'un agent pathogène. Elle a conduit à mettre en évidence deux infestations parasitaires. Les aspects anatomopathologiques et épidémiologiques de ces parasitoses sont présentés ci-après.

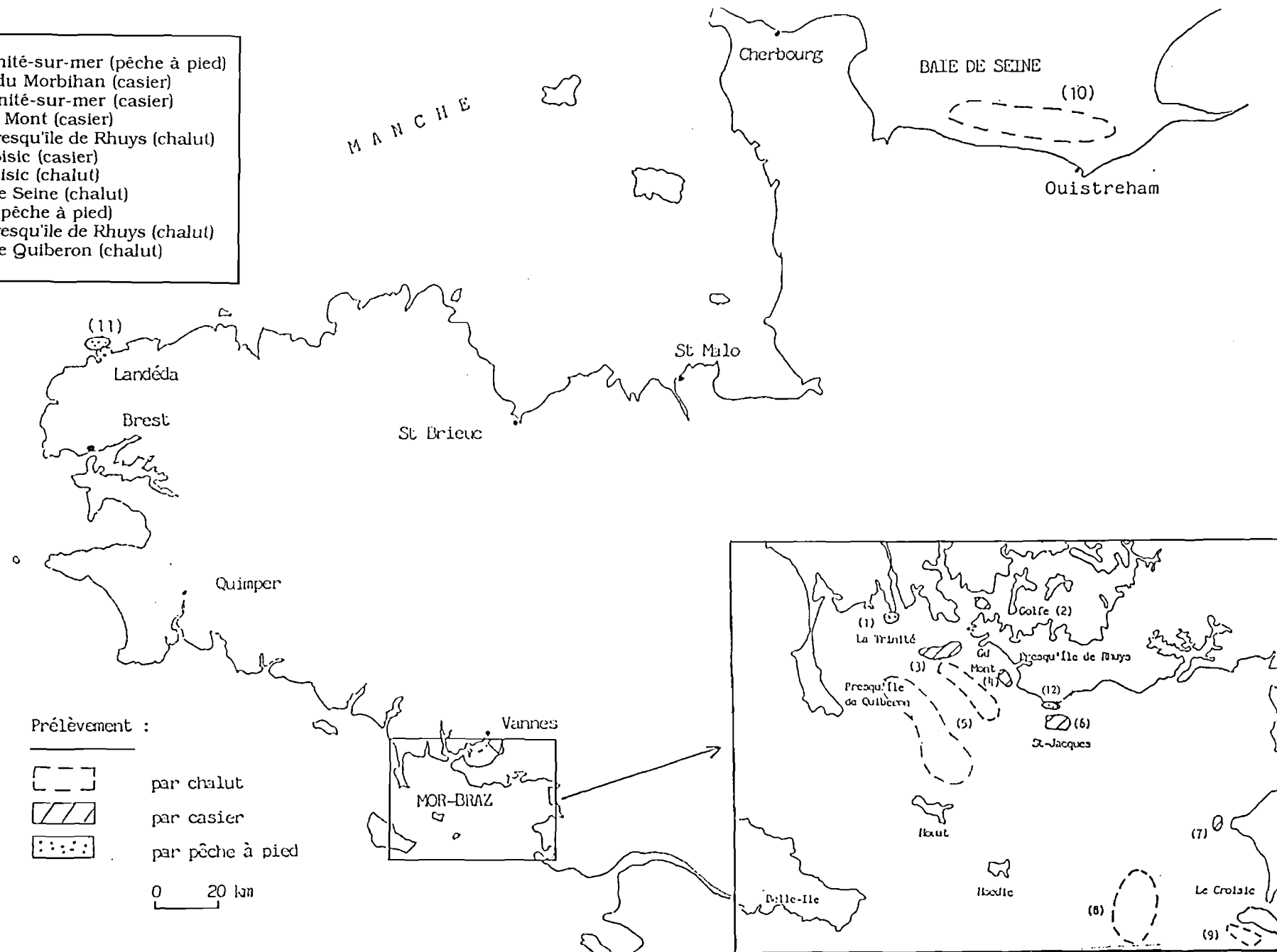
### **4.2. Matériel et méthodes**

#### **4.2.1. Les animaux**

De juin 1986 à juin 1987, des prélèvements mensuels d'étrilles vivantes ont été effectués à bord de chalutiers et occasionnellement de caseyeurs travaillant dans le Mor-Braz selon l'échantillonnage explicité au paragraphe 3.1; des étrilles juvéniles pêchées à pied ont complété ces récoltes. En avril 1987, un prélèvement a eu lieu en Espagne, en Galice, sur des étrilles pêchées au casier. En février 1988, un échantillonnage a été réalisé en Baie de Seine (Manche Est), à l'Ouest de la Bretagne et dans le Mor-Braz (carte 4-1). Enfin en 1991-92, quelques prélèvements ont eu lieu.

Pour chaque étrille analysée ont été notés le sexe, la longueur, le poids frais et le stade par rapport à la mue déterminé par la dureté de la carapace.

- 1: La Trinité-sur-mer (pêche à pied)
- 2: Golfe du Morbihan (casier)
- 3: La Trinité-sur-mer (casier)
- 4: Grand Mont (casier)
- 5: Sud Presqu'île de Rhuys (chalut)
- 7: Le Croisic (casier)
- 8-9: Le Croisic (chalut)
- 10: Baie de Seine (chalut)
- 11: Brest (pêche à pied)
- 12: Sud Presqu'île de Rhuys (chalut)
- 13: Baie de Quiberon (chalut)



Carte 4-1 : Zones de prélèvement des étrilles de Juin 1986 à Mars 1988

### 4.2.2. Les techniques histologiques

- **Pour la microscopie photonique**, des échantillons de tissus de coeur, de branchies, d'hépatopancréas et de gonades ont été prélevés et fixés au Carson (100 ml de formol à 36,5 % filtré, 23,4 g de  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , 5 g de NaOH, qsp 1000 ml d'eau distillée, pH = 7,2 -7,4). Après déshydratation, ils sont inclus dans la paraffine, et des coupes de 5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur réalisées puis colorées à l'hématoxyline-éosine.

D'autre part, un morceau de coeur est découpé, séché légèrement sur du papier absorbant et apposé sur une lame histologique, ce qui permet d'obtenir des "empreintes" de tissu cardiaque qui sont ensuite fixées au méthanol puis colorées à l'Hémacolor de Merck.

- **Pour la microscopie électronique**, les tissus sont fixés dans une solution de glutaraldéhyde (2,5 %) tamponnée par du cacodylate (HCl 0,1 M, pH = 7,4 - 7,6). L'osmolarité est ajustée avec du sucrose à 1100 mosm. Une post-fixation est effectuée au tétraoxyde d'osmium à 1 % dans la solution précédente dont l'osmolarité est ajustée cette fois-ci avec du NaCl. Les échantillons sont déshydratés puis imprégnés dans l'épon par passage dans un automate. Les coupes réalisées (60 à 90 nm) sont contrastées à l'acétate d'uranyle aqueux et au citrate de plomb. Les observations sont effectuées sur un microscope électronique Jéol 1200 CX.

### 4.2.3. Les techniques immunologiques

#### 4.2.3.1. Préparation d'anticorps

La production d'anticorps spécifiques contre l'*Haematodinium sp.* a été réalisée en immunisant des souris selon le protocole suivant :

Deux souris Balb/C ont été immunisées par injection d'hémolymphe très parasitée. Celle-ci est diluée dans du sérum physiologique. Le schéma d'immunisation consiste en une première inoculation de 300  $\mu\text{l}$ , soit environ 150 000 cellules, injectées par voie intrapéritonéale. Deux injections identiques de rappel ont été effectuées à sept jours d'intervalle. A la quatrième immunisation, les souris reçoivent par voie intrapéritonéale une inoculation de cellules tumorales ascitiques.

Pour l'*Haematodinium sp.* de tourteau, le protocole a été rigoureusement le même.

L'inoculation de cellules tumorales ascitiques conduit en quelques jours au développement d'une tumeur liquide facile à prélever par ponction. Les cellules sont éliminées par centrifugation (250g, 10 mn, 4°C) et les surnageants contenant les immunoglobulines sont récupérés et conservés à - 80°C.

Ce type d'obtention d'anticorps polyclonaux en ascite qui permet de recueillir, pour chaque souris, environ dix ml de solution d'anticorps, a été préférée aux immunosérums plus délicats à prélever. Ces ascites ont été, dans certains cas, traitées pour éliminer des anticorps spécifiques d'antigènes cellulaires de l'hôte (étrille ou tourteau). Pour ce faire, une préparation d'hémocytes d'animal sain est diluée dans l'acétone, centrifugée, séchée puis réduite en poudre. Puis cette dernière est incubée (1h, 20°C) avec l'ascite à raison de 0.8 g/ml. L'ascite épuisé est alors récupérée après centrifugation (250 g, 10 mn, 4°C).

Le titre en anticorps spécifiques des différentes ascites de *haematodinium sp.* de *Necora puber* est estimé en immunofluorescence indirecte et correspond à la dilution maximale permettant d'obtenir une image nette lors de l'observation en microscopie.

#### **4.2.3.2. Immunofluorescence indirecte**

Les tests d'immunofluorescence indirecte sont effectués sur empreintes cardiaques, séchées à l'air, puis fixées par immersion dans l'acétone (10 mn). Ces préparations peuvent être utilisées immédiatement ou conservées au congélateur à - 20 °C. La préparation est observée en histologie classique afin de confirmer la présence ou non de parasites lors de la réalisation du test.

Les dilutions d'anticorps spécifiques sont faites dans du tampon P.B.S. (Phosphate Buffer Salin) (diagnostic Pasteur I.P.P.). Après incubation en chambre humide (30 mn, température laboratoire), les lames sont lavées au tampon P.B.S. puis recouvertes d'anticorps de chèvre anti-IgG de souris, couplés à l'isothiocyanate de fluorescéine (Ref. IPP 7461). Ces anticorps sont dilués au 1/100 dans le tampon cité ci-dessus, additionné de bleu Evans (0,1%). Après incubation pendant 30 mn à l'obscurité en chambre humide et lavages, les préparations sont montées dans un tampon glycériné (Diagnostic Pasteur 74921) et examinées au microscope à épifluorescence.



#### **4.2.4. Caractérisation électrophorétique des protéines constitutives majeures de l'hémolymphe parasitée**

##### **• Préparation des échantillons**

L'hémolymphe de plusieurs étrilles très parasitées est prélevée à volume égal avec du tampon de lyse et laissée dans la glace pendant une demi-heure. Sur une partie de ces échantillons, les protéines sont dosées par la méthode de Loury. Sur l'autre partie, un tampon de dénaturation contenant un détergent anionique (SDS) est déposé volume à volume. L'échantillon est ensuite incubé cinq minutes à 100 ° et, après refroidissement, les dilutions ont lieu. Les quantités de protéines déposées dans des puits au niveau du gel de concentrations vont de 25 µg à 100 µg par puits.

##### **• Migration électrophorétique.**

Les protéines constitutives majeures de l'hémolymphe parasitée sont identifiées selon la technique d'électrophorèse en gel de polyacrylamide qui permet de déterminer précisément leur poids moléculaire : une bonne résolution est obtenue en réalisant un gradient exponentiel d'acrylamide 7,5 % - 20 % (gel de séparation). La concentration du gel de stacking est de 4 %. La migration électrophorétique s'effectue sous ampérage constant (60 mA pour deux gels) en présence d'un tampon de migration (Tris 0,05M; 30g; glycine: 144g; SDS 0,1%; 5g; H<sub>2</sub>O: 5000ml; pH: 8,3). Les spectres électrophorétiques sont visualisés après coloration à l'argent; l'excès de colorant étant éliminé par rinçages successifs dans un mélange éthanol/ acide acétique/ H<sub>2</sub>O (2/1/7). La masse moléculaire des protéines est appréciée par calcul de leur mobilité en référence à une gamme de marqueurs standards (PHARMACIA-LMW) d'après la technique de Weber *et al.*

### **4.3. Résultats**

#### **4.3.1. Caractérisation des agents pathogènes : Étude histologique, antigénique et électrophorétique**

L'étude histologique a permis de mettre en évidence deux types de protozoaires : un *Haematodinium sp.* et une Haplosporidie.

Ces deux parasites font l'objet d'une description avec un accent plus particulier sur l'*Haematodinium sp.*, principal parasite rencontré et présumé être le plus pathogène chez l'étrille, mais aussi le tourteau. Les aspects anatomopathologiques et épidémiologiques de ces parasitoses de l'étrille sont présentés ci-après.

#### **4.3.1.1. L'*Haematodinium* sp.**

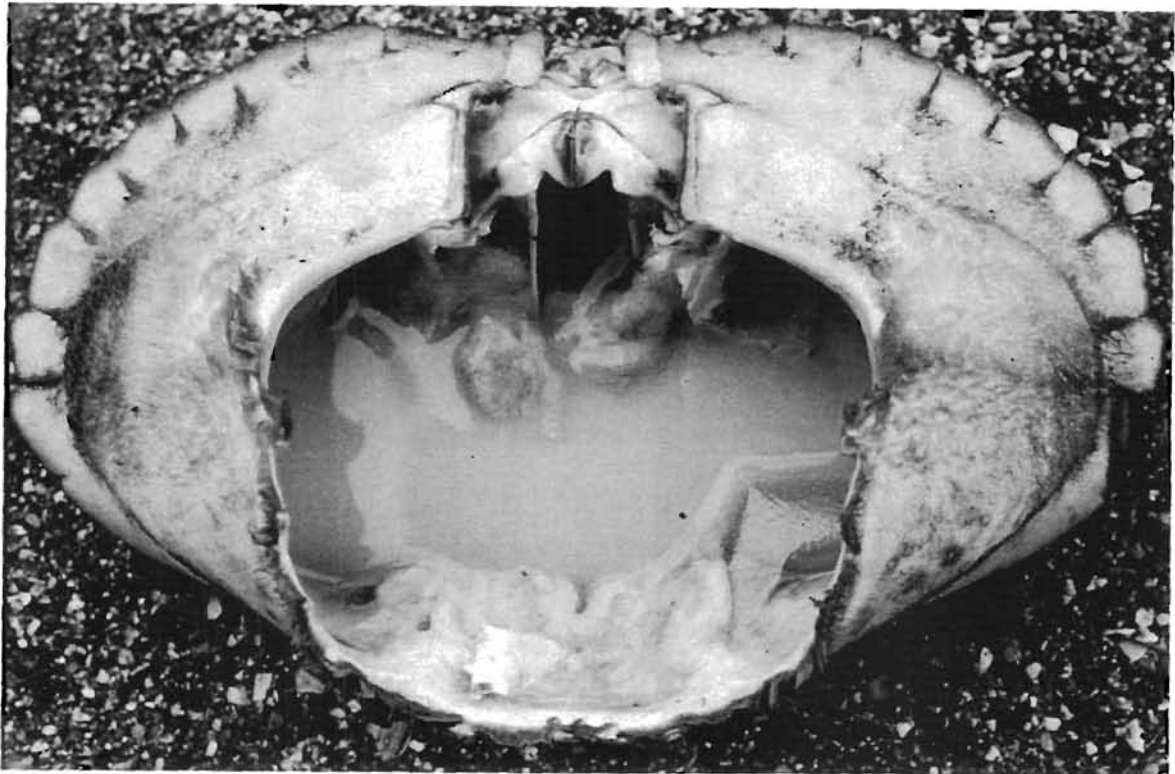
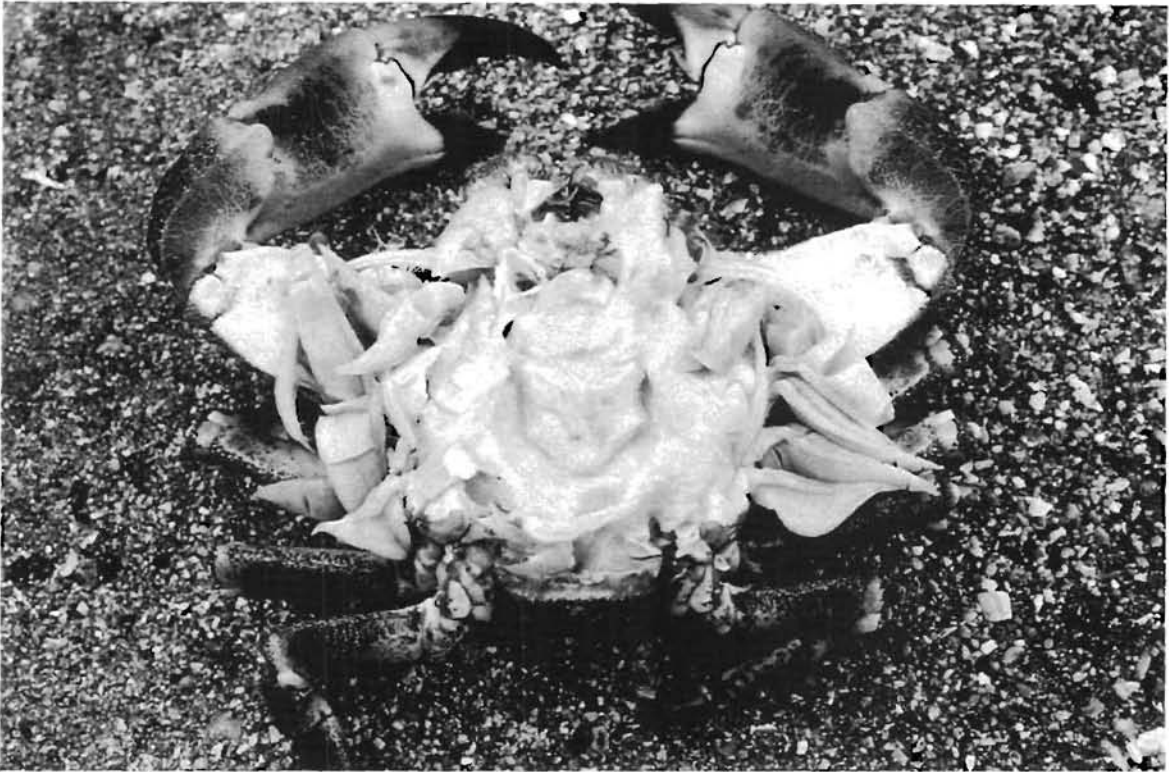
##### **• Signes macroscopiques**

Extérieurement, l'aspect des animaux malades est normal. Chez des sujets en cours de calcification, la face ventrale présente une coloration légèrement rosée, mais cela est moins visible que chez les tourteaux infectés, où la couleur rose apparaît très nettement, sans équivoque possible. Les tissus ont un aspect crèmeux et déliquescent, l'hémolymphe apparaissant rose-jaunâtre (Planche 4-1). Cet aspect extrême n'a été observé qu'au mois de décembre 1986. Les animaux rendus à ce stade sont la plupart du temps affaiblis et parfois trouvés morts dans les casiers dans les cas extrêmes. A la cuisson, la chair n'a aucune consistance. Leur goût est désagréable, amer et médicamenteux. La qualité organoleptique de ces animaux est donc largement dépréciée. Commercialement, ces individus ne sont pas vendables.

##### **• Microscopie optique**

A l'état frais (Planches 4-2 et 4-3), les hémocytes, de forme amiboïde, se fixent sur le substrat, contrairement à l'*Haematodinium* sp. qui est moins adhérent. Ce dernier apparaît réfringent à tous les stades. Dans le cas où ce parasite est sous sa forme unicellulaire, il est difficile à reconnaître par rapport aux hémocytes dont certains sont également réfringents.

En microscopie photonique, chez de nombreux sujets atteints, les lésions tissulaires sont importantes, les tubules de l'hépatopancréas pouvant même être lysés et les fibres musculaires partiellement détruites. Les gonades sont également atteintes. L'hémolymphe et le coeur d'un individu très parasité ne contiennent plus d'hémocytes. L'animal est envahi par des cellules uni ou polynuclées de type plasmode, le parasite étant en effet polymorphe. Sous la forme uninucléée, les noyaux peuvent avoir plusieurs aspects : ils sont plutôt arrondis avec une chromatine en mottes bien distinctes (planche 4-4 n°2) ou au contraire homogène et à fines granulations (planche 4-4 n°3) (diamètre 10 à 15 µm). Les formes exposées planche 4-5 (n°s 1 et 3) sont prépondérantes en hiver. Il arrive aussi



**Planche 4-1 : Tourteau envahi par l'*Haematodinium* sp.**

Les tissus sont complètement lysés et la chair a un aspect crémeux

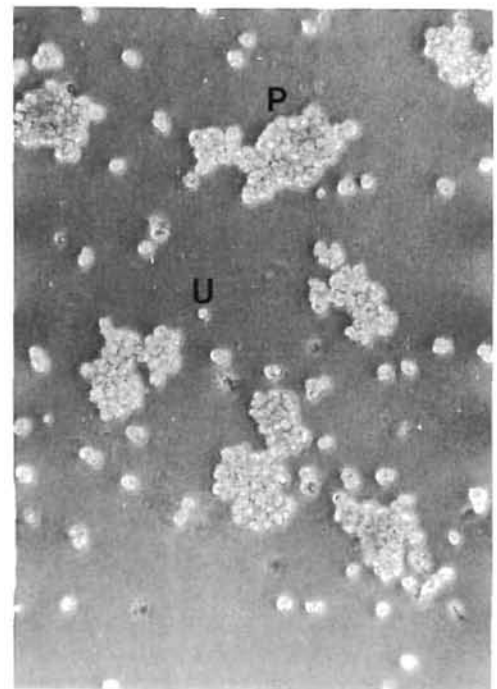
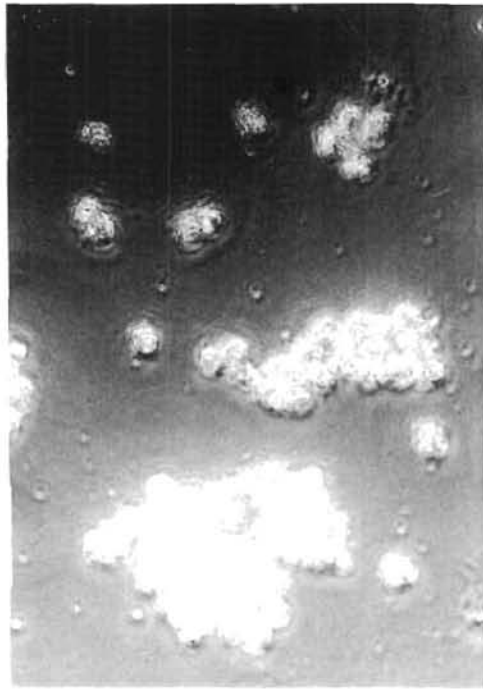
que le noyau ait un aspect filamenteux présentant des chromosomes épais et sinueux (diamètre du noyau : 10 à 20  $\mu\text{m}$ ) (planche 4-5 n°2). Dans tous les cas, celui-ci est fortement basophile et présente des contours bien distincts. La membrane nucléaire n'est jamais visible.

Le cytoplasme est clair ou légèrement coloré et très homogène (planches 4-4 et 4-5). Parfois, il apparaît fortement vacuolisé, cet aspect survenant seulement lorsque la chromatine est condensée. Globalement les cellules ont un diamètre allant de 12 à 25  $\mu\text{m}$ . Les plasmodes, polymorphes, peuvent comprendre plus de vingt noyaux et leur pourtour n'est pas aisé à définir. La chromatine prend l'aspect des formes décrites précédemment et parfois les noyaux apparaissent également très denses, de formes ovalaires et à contours irréguliers. Lorsque les chromosomes sont visibles, ils sont au nombre de cinq, en forme de V, comme chez les dinocaryons et se trouvent en état permanent de division, la plupart du temps au stade prophase, télophase ou anaphase. Comme dans le cas des formes uninucléées, le protoplasme est très finement granuleux et parfois fortement vacuolisé. Sous la forme plasmodiale, le noyau a les mêmes dimensions que sous la forme uninucléée : celles-ci ne dépendent en effet que de l'aspect de la chromatine.

Sur un animal présentant des parasites dont le cytoplasme est très vacuolisé, les observations en microscopie électronique ont permis de conclure à une dégénérescence de l'*Haematodinium sp.*

Sur une dizaine de cas examinés sur un total de 120 individus entre novembre 1986 et février 1987, le cytoplasme a été coloré de façon très dense, faisant apparaître des noyaux entourés d'une zone blanche circulaire (Planche 4-5 n°2). Les chromosomes y sont très distincts et individualisés.

L'évolution temporelle de l'haematodiniose est représentée tableau 4-1 : aucun cycle n'apparaît nettement et il existe de nombreuses formes intermédiaires. L'*haematodinium sp.*, dont les chromosomes sont entourés d'une zone claire n'est présent dans le milieu naturel que de fin octobre à avril.

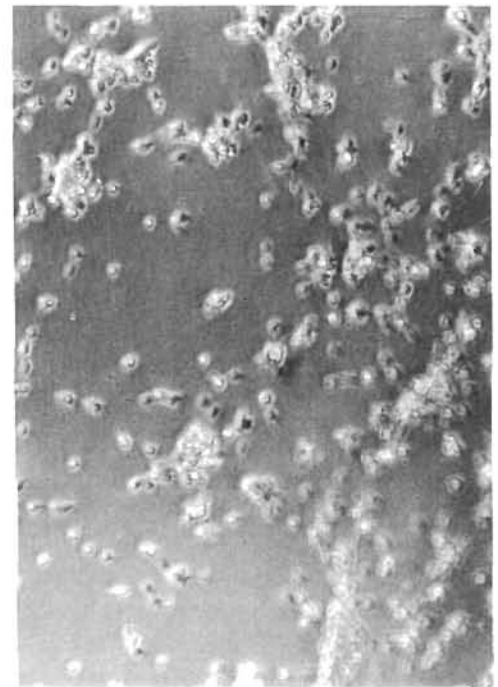


— 100  $\mu\text{m}$

*HAEMATODINIUM SP.*

— 50  $\mu\text{m}$

*Haematodinium sp.* se rencontre sous forme unicellulaire (U) et plasmodiale (P)



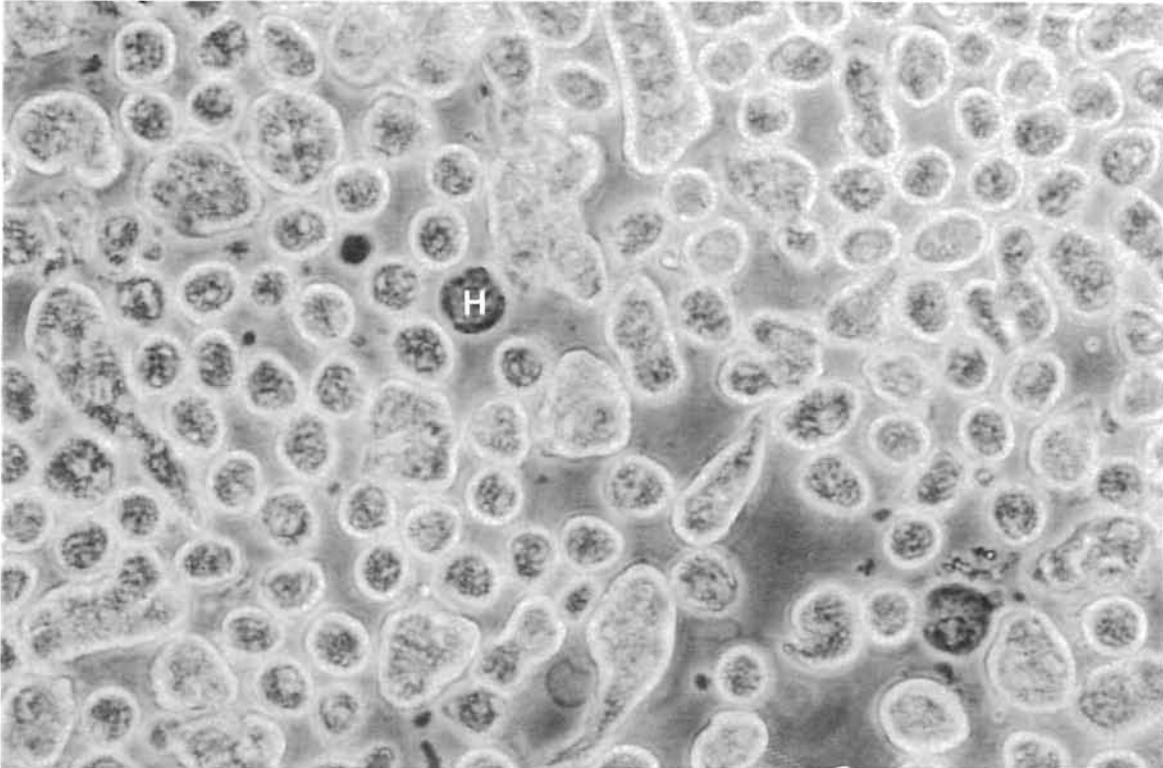
— 100  $\mu\text{m}$

HEMOCYTES

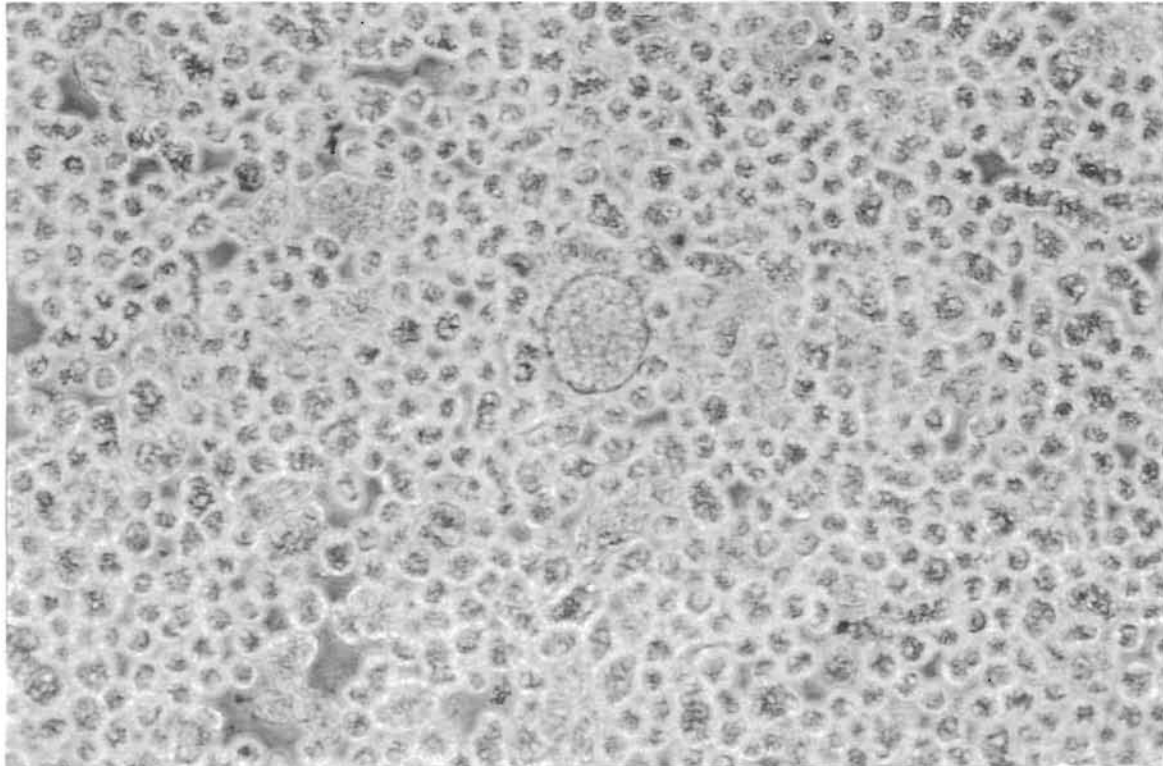
— 50  $\mu\text{m}$

Les hémocytes ressemblent aux formes unicellées de *Haematodinium sp.* Ils se fixent sur le substrat et sont peu réfringents, par rapport à celui-ci.

**Planche 4-2 : *Haematodinium sp.* et hémocytes d'étrille  
*Necora puber*, observés à l'état frais en microscopie  
photonique (contraste de phase)**

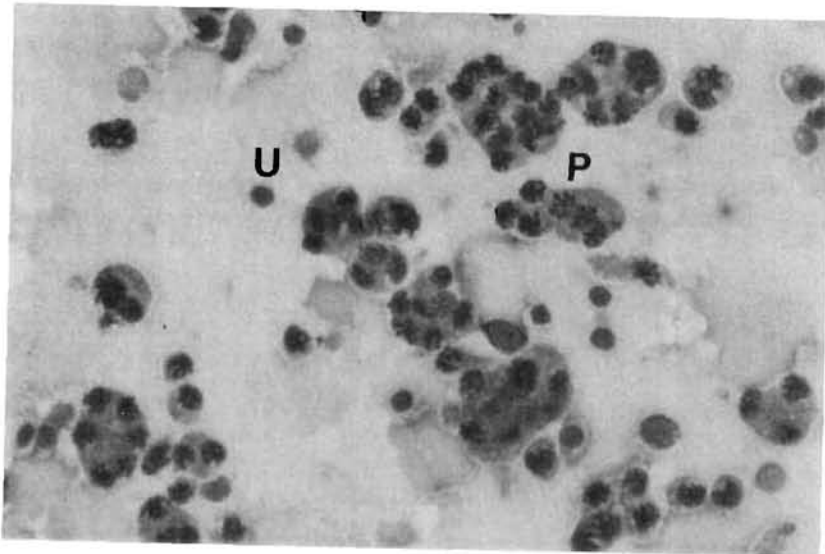


Chez l'animal très parasité, les hémocytes (H) deviennent extrêmement rares. L'*haematodinium* sp. est très réfringent. — 10  $\mu$ m



Vue générale : L'*haematodinium* sp. envahit l'hémolymphe — 50  $\mu$ m

**Planche 4-3 : *Haematodinium* sp. de tourteau *Cancer pagurus*, observé à l'état frais, en microscopie photonique (contraste de phase)**



Vue générale : *Haematodinium* sp. apparaît sous forme unicellulaire (U) et plasmodiale (P).

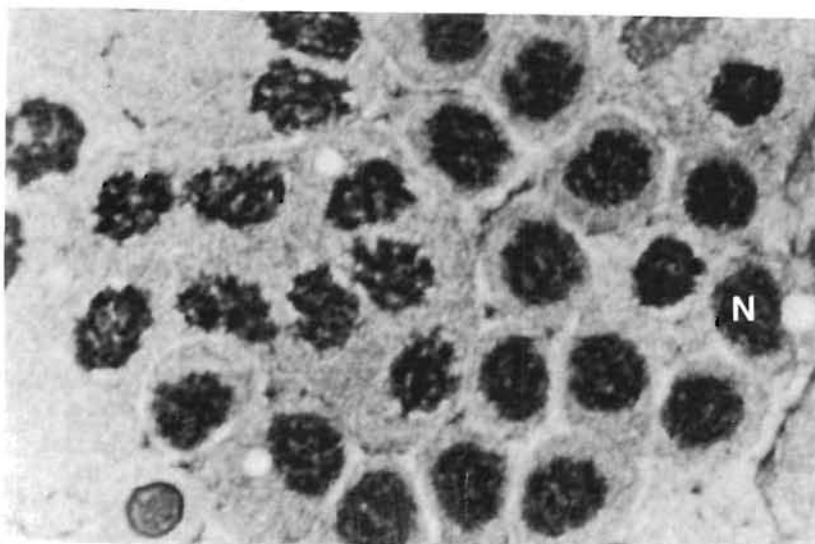
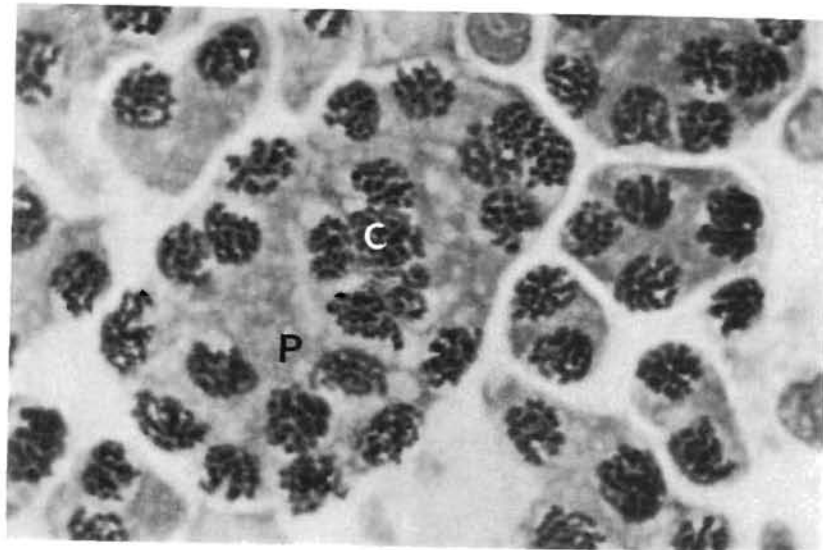
— 20 µm

n°1

La chromatine (C) est bien distincte et en mottes

— 10 µm

n°2

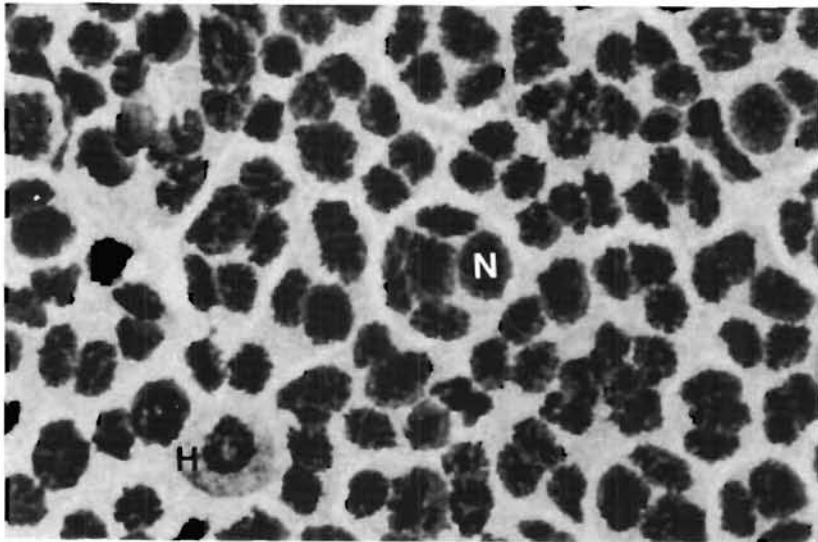


Les noyaux (N) présentent une chromatine, à droite de la photographie, homogène et à fines granulations

— 10 µm

n°3

**Planche 4-4 : *Haematodinium* sp. d'étrille *Necora puber* : sur apposition cardiaque, en microscopie photonique, après fixation et coloration à l'hémacolor de Merck**



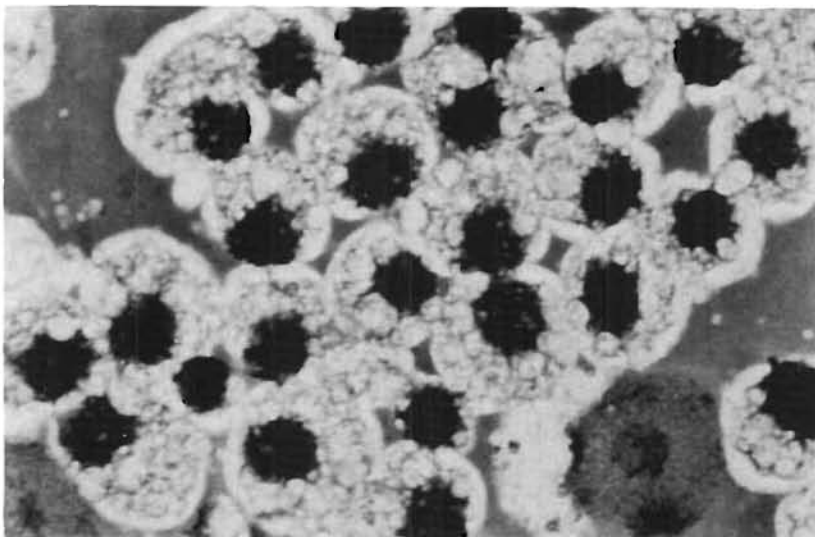
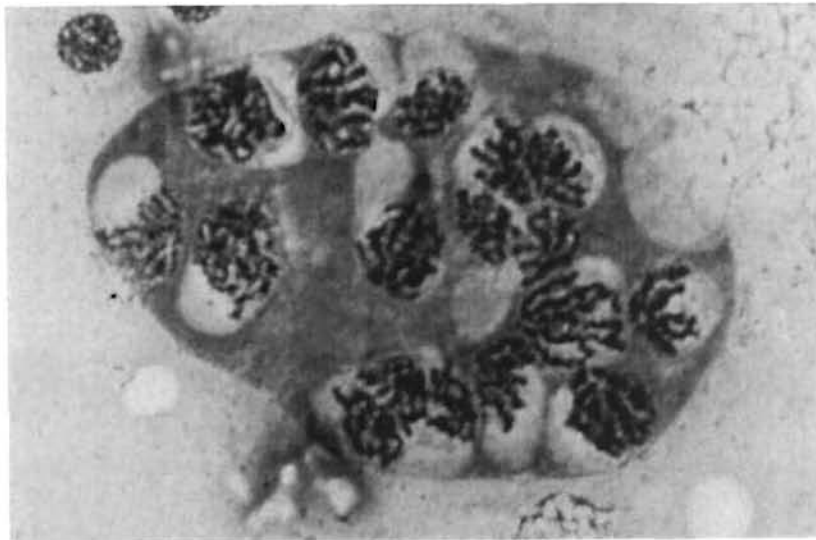
Les noyaux (N) sont fortement condensés. Les hémocytes (H) sont très rares

— 10 µm

Les noyaux sont entourés d'une zone blanche circulaire et ont un aspect filamenteux

— 10 µm

n°2



Le cytoplasme est très vacuolisé et les noyaux sont denses, à fines granulations

— 10 µm

n°3

**Planche 4-5 : *Haematodinium* sp. d'étrille *Necora puber* sur apposition cardiaque, en microscopie photonique, après fixation et coloration à l'hémacolor de Merck**



	Planche 4-4 n°2 Nb d'animaux	%	Planche 4-4 n°3 Nb d'animaux	%	Planche 4-5 n°1 Nb d'animaux	%	Planche 4-5 N°2 Nb d'animaux	%	Planche 4-5 n°3 Nb d'animaux	%	Nb total d'an. examinés
Juin	16	0.67	6	0.25	2	0.1		0		0	24
Juillet		0	4	0.67		0		0	2	0.33	6
Août	1	0.17	3	0.5		0		0	2	0.33	6
Septembre	10	0.3	9	0.27	7	0.2	0	0	7	0.21	33
Octobre	13	0.34	10	0.26	8	0.2	1	0.03	6	0.16	38
Novembre	4	0.13	14	0.44	6	0.2		0	8	0.25	32
Décembre	3	0.27	5	0.45	2	0.2		0	1	0.09	11
Février	8	0.29	18	0.64		0	2	0.07		0	28
Mars	5	0.24	7	0.33	3	0.1	4	0.19	2	0.1	21
Avril	9	0.5	5	0.28	2	0.1	2	2		0	18
Mai		0	10	0.63		0		0	6	0.38	16

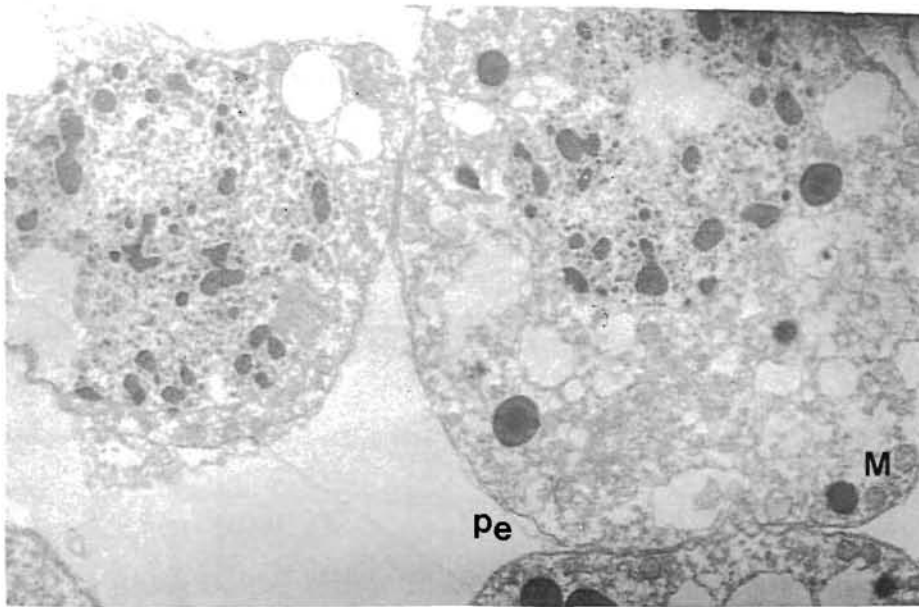
**Tableau 4-1 : Evolution mensuelle des différents stades de l'*Haematodiosose* en 1986  
d'après les planches 4-4 et 4-5**

Des observations sur le tourteau ont également eu lieu pour procéder à une comparaison morphologique entre ces deux espèces. En microscopie optique, à l'état frais, l'*Haematodinium sp.* de tourteau a les mêmes caractéristiques et propriétés que celui de l'étrille. Après fixation, il en est de même chez ces deux espèces, tant au point de vue de la forme de l'*Haematodinium sp.* que de ses dimensions. Cependant, contrairement à ce qu'il est observable chez l'étrille, aucune zone blanche clairement délimitée autour de la zone nucléaire sur les lots de tourteaux examinés n'a été repérée.

#### • Microscopie électronique

##### Chez l'étrille

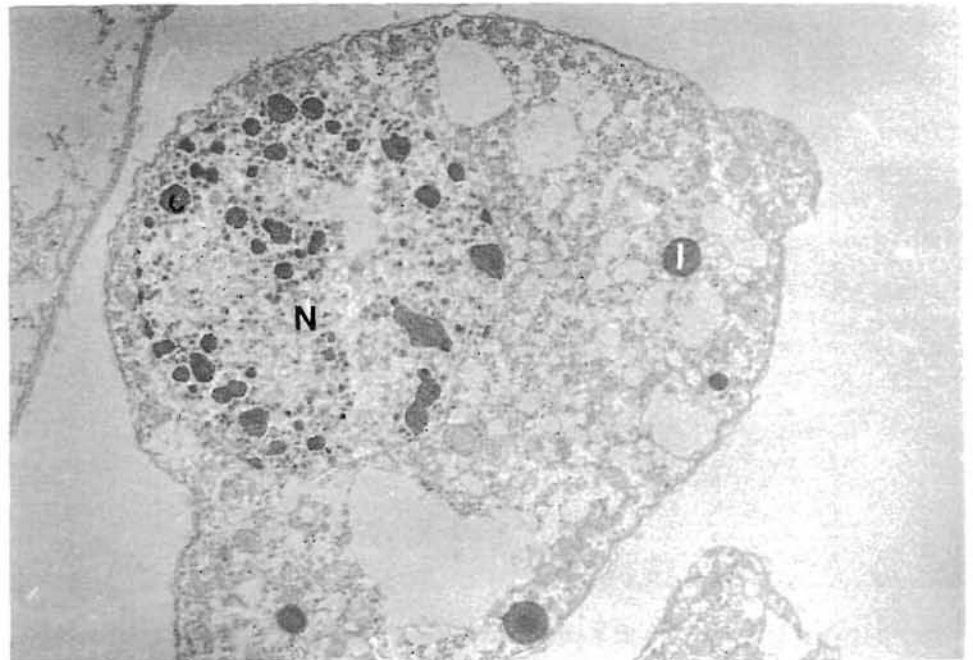
Les cellules végétatives ont des formes variables en surface et de larges noyaux arrondis ou allongés de façon régulière contenant une chromatine en amas très dense aux électrons et lobulée par zones (planche 4-6).



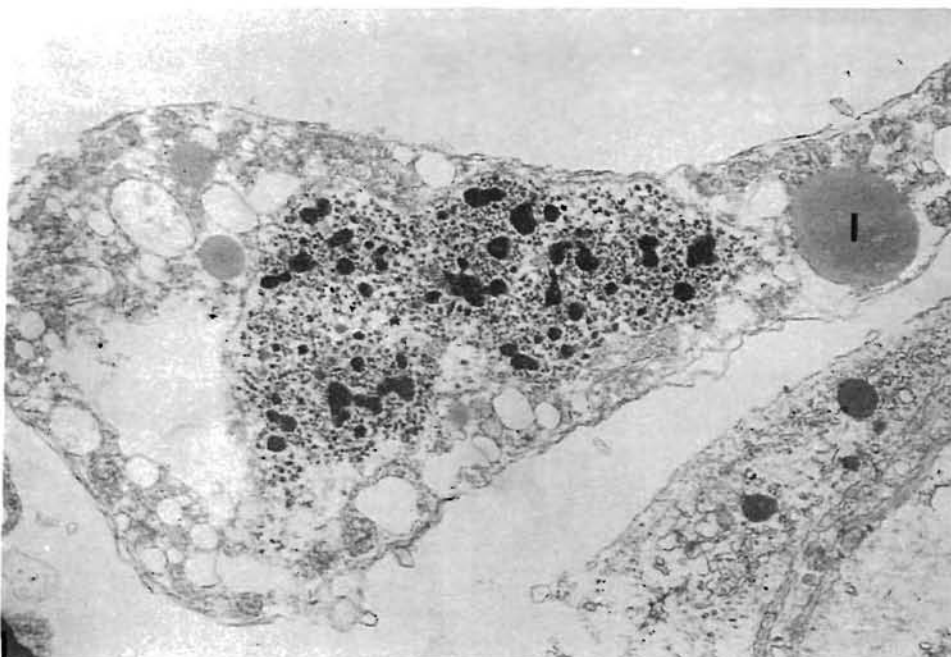
Une pellicule (Pe) borde *l'haematodinium* sp.. Le cytoplasme contient des vacuoles polymorphes de tailles variables. Les mitochondries (M) sont rares.

— 1  $\mu$ m

Le noyau (N) est large et arrondi, présentant une chromatine (C) en amas très dense aux électrons et lobulée par zones. Quelques inclusions (I) apparaissent.



— 1  $\mu$ m



*L'haematodinium* sp. peut avoir une forme allongée et les inclusions (I) peuvent être moyennement denses aux électrons et très grandes.

— 1  $\mu$ m

Le nucléoplasme, occupé par des régions claires et denses, laisse nettement apparaître une membrane nucléaire.

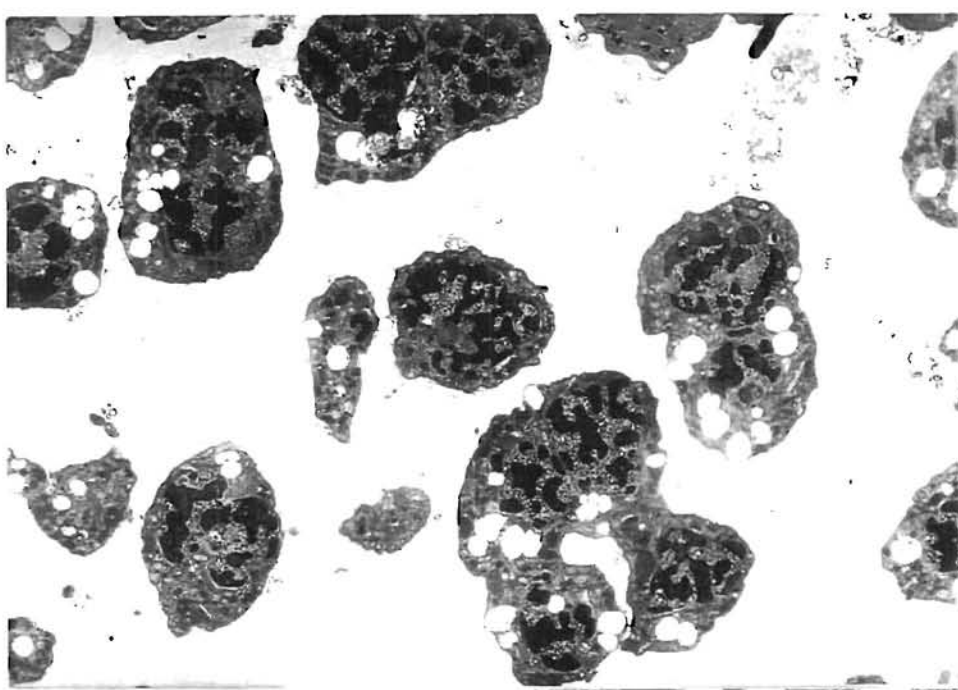
Le cytoplasme contient des vacuoles polymorphes de taille variable, avec parfois des débris et dont certaines semblent être limitées par une membrane. Il renferme également des inclusions arrondies denses aux électrons (jusqu'à 1,5  $\mu\text{m}$  de diamètre) et quelques rares mitochondries (de diamètre de 400 nm environ) en périphérie. Le reticulum endoplasmique, lisse, n'est visible que très rarement. La limite de la cellule est définie par trois lamelles sombres séparées par des espaces clairs et semble se détacher par endroit comme le souligne également Meyers en 1987, à moins que cela ne soit qu'un artefact. La surface externe de la cuticule se trouve ponctuée à certains endroits de boursouflures.

#### *Chez le tourteau*

Comme chez l'étrille, les cellules parasites sont irrégulières dans leur forme en surface mais elles ont la particularité d'avoir un noyau généralement arrondi et de forme irrégulière (planches 4-7 et 4-8). La membrane nucléaire, bien que présente, est beaucoup moins nette que chez l'étrille. La chromatine, très dense et souvent lobée, se trouve en amas à l'intérieur du noyau et à la périphérie à laquelle elle donne un aspect bosselé. Le nucléoplasme est composé de zones irrégulières claires et sombres, sans nucléole visible.

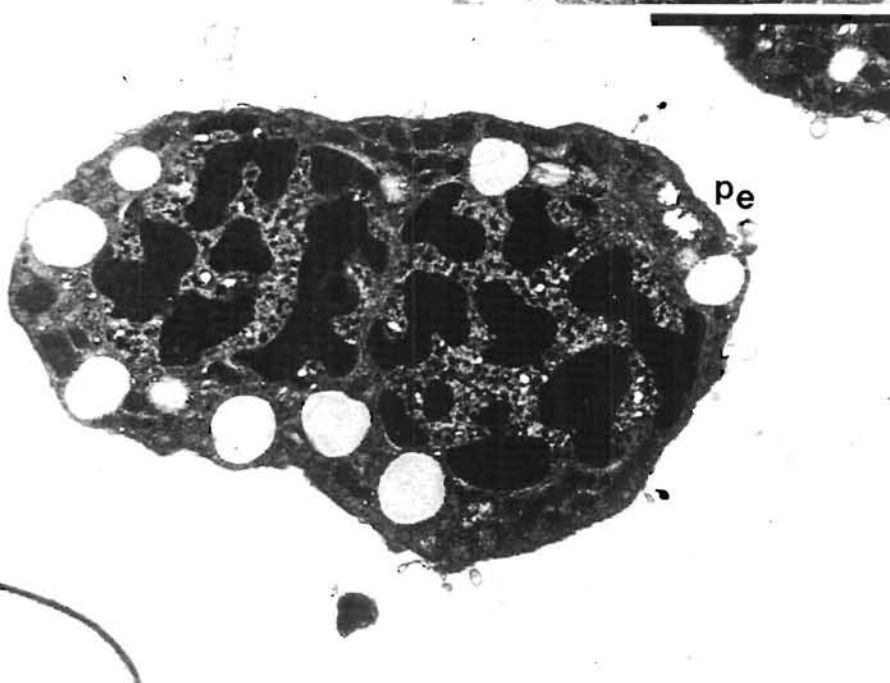
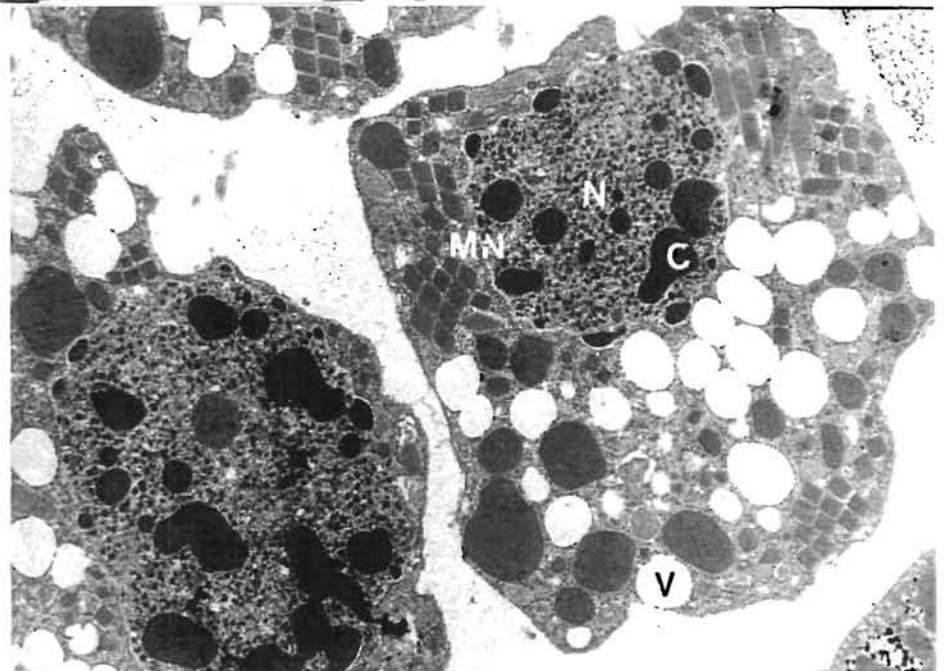
Le cytoplasme contient un matériel granuleux et, en petit nombre, de grandes vacuoles claires parfois confluentes ayant peut-être renfermé des substances apparentées aux lipides non conservées par le protocole de fixation. En outre, il existe des inclusions de grande taille, arrondies et denses aux électrons.

Quelques mitochondries rejetées contre la paroi cellulaire présentent des crêtes peu nombreuses, de forme vésiculaire et qui ne pénètrent pas profondément à l'intérieur de la matrice mitochondriale. La membrane externe, comme dans le cas de l'étrille se détache et présente des zones de boursouffure ou excroissance par endroit.



Dans l'hémolymphe des animaux très parasités, les hémocytes sont rares

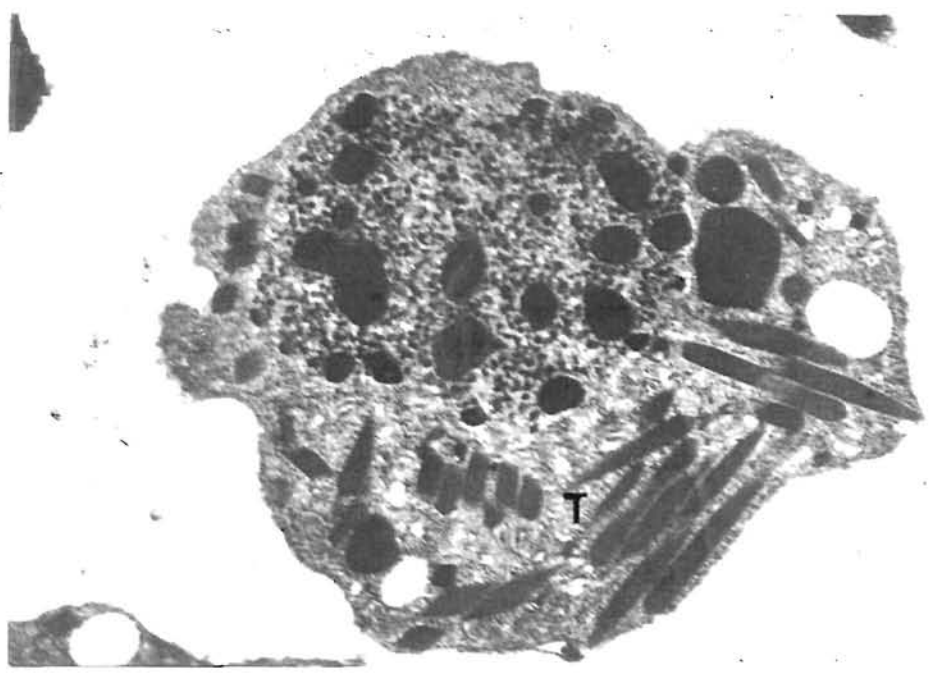
Les *haematodinium sp.* sont irréguliers dans leur forme en surface mais ont la particularité d'avoir un noyau (N) généralement arrondi. La membrane nucléaire (MN), bien que présente, est moins nette que chez l'étrille. La chromatine (C), très dense et souvent lobéc, se trouve en amas à l'intérieur du noyau et à la périphérie de laquelle elle donne un aspect bosselé. Le nucléoplasme est composé de zones irrégulières claires et sombres, sans nucléole visible. Le cytoplasme contient de grandes vacuoles (V) claires



Plasmode à deux noyaux. Ceux-ci sont accolés. Une pellicule (Pe) se détache par endroit de la périphérie

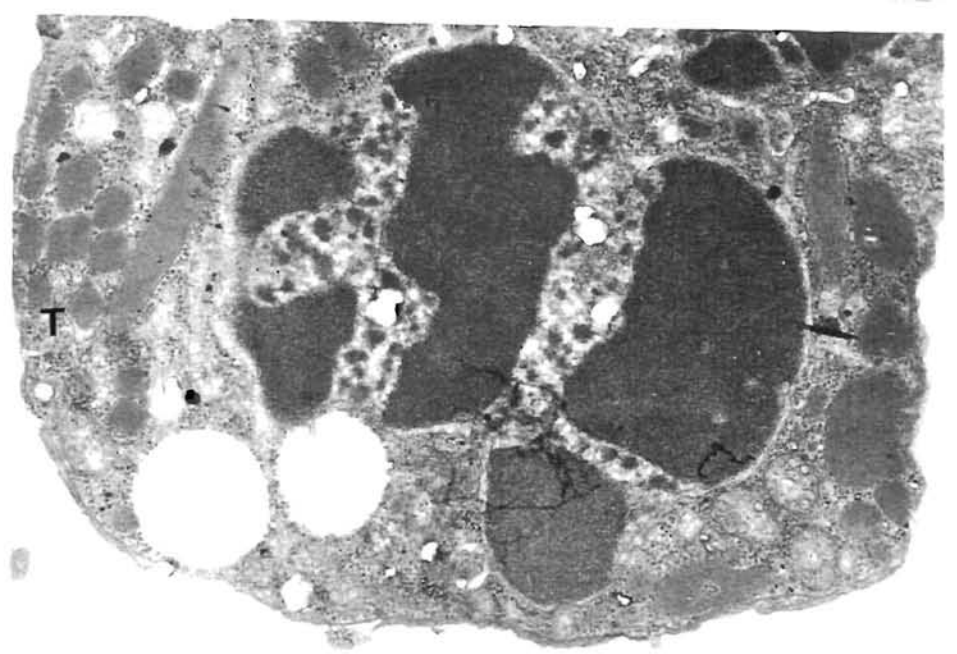
Les trichocystes (T) peuvent avoir une forme allongée et occuper une grande partie du cytoplasme

— 1  $\mu$ m



Selon le plan de coupe, les trichocystes (T) peuvent également apparaître comme losangiques

— 500 nm



**Planche 4-8 : *Haematodinium* sp. de tourteau *Cancer pagurus* en microscopie électronique**

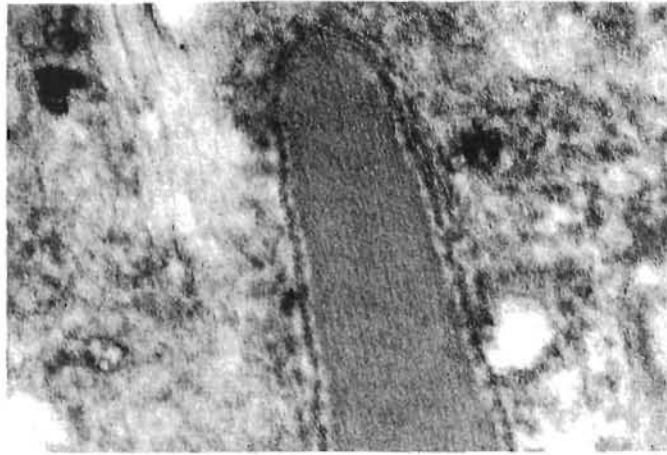
Les trichocystes (planche 4-9), de forme allongée ou losangique ou encore carrée selon le plan de coupe sont alignés de façon pseudocristalline par zones et certains d'entre eux ont une structure lamellaire. Ceux-ci n'ont pas été observés chez l'étrille. La présence ou non de ces trichocystes est peut-être liée au stade d'évolution du parasite.

#### • **Caractérisation antigénique**

L'immunisation des souris avec des hémolymphes très parasitées a permis d'obtenir des ascites qui ont été analysés selon la technique d'immunofluorescence indirecte. Pour l'ensemble de ces ascites, les images qui sont obtenues sur empreintes cardiaques d'étrilles saines ou parasitées, sont similaires et montrent une fluorescence sur toutes les préparations, à toutes les dilutions testées (1/100, 1/200, 1/500). Ces résultats indiquent que les souris sont immunisées vis-à-vis des antigènes d'étrille. Ces mêmes ascites, épuisés par de la poudre acétonique de tissus d'étrille saines, se sont avérés posséder des anticorps spécifiques de l'*Haematodinium* sp.. En effet, dans ces conditions, les membranes des parasites sont fluorescentes et parfaitement identifiables (figure 4-1) et les noyaux apparaissent sombres. Le titre respectif de chacun des ascites épuisés a été déterminé en relation avec la dilution maximale pour laquelle une image nette des parasites est obtenue en immunofluorescence indirecte. La variation de ces titres, compris entre 1/100 et 1/500, indique, d'une souris à l'autre, une hétérogénéité de la réponse à l'immunisation. L'absence de reconnaissance de l'*Haematodinium* sp. par des anticorps polyclonaux témoins, confirme la spécificité des ascites préparés.

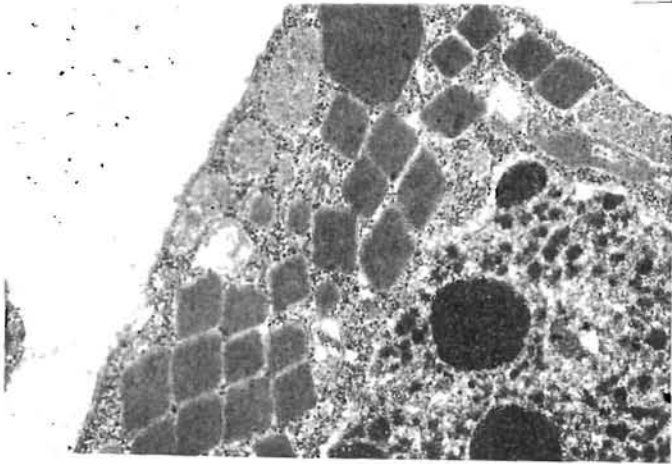
La réaction entre l'anticorps d'*Haematodinium* sp. d'étrille et l'*Haematodinium* sp. de tourteau est positive au niveau membranaire jusqu'à la dilution 1/100<sup>o</sup> du sérum. Le complexe anticorps-antigène apparaît de couleur verte et les cellules d'étrille sont rouges.

— 100 nm

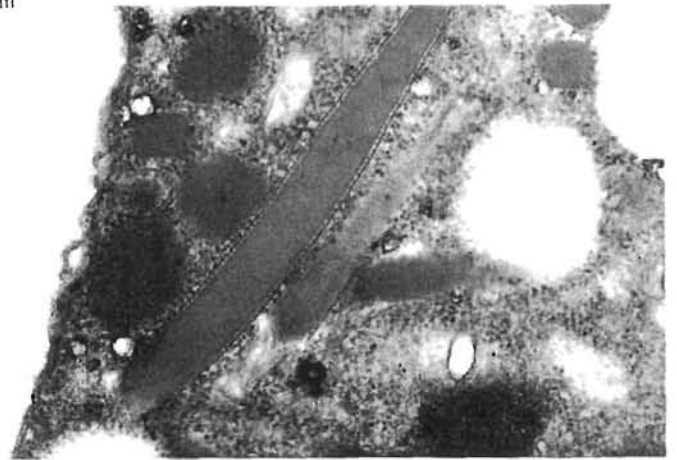


Les trichocystes sont denses aux électrons et bordés par une lamelle

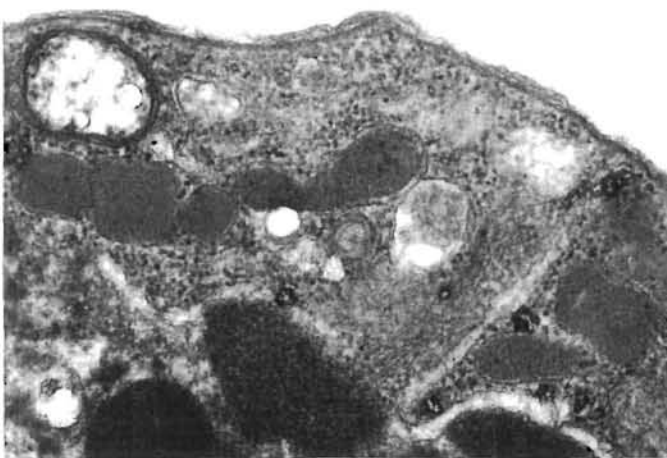
— 300 nm



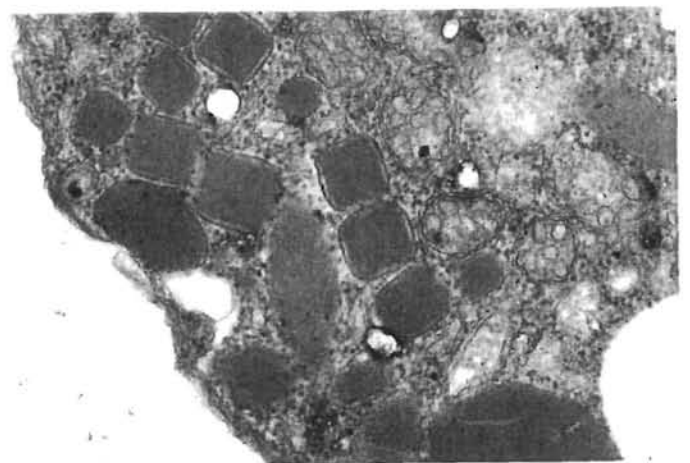
Ils sont ordonnés selon une structure pseudo-cristalline



Le trichocyste a ici une structure lamellaire



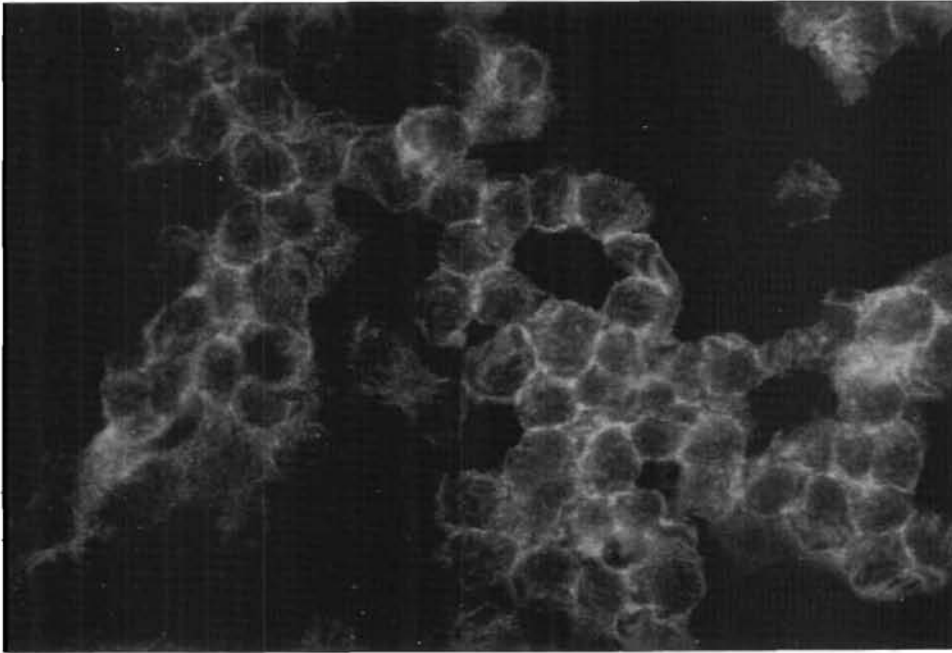
Les trichocystes apparaissent également en file, dans un cytoplasme renfermant de nombreux ribosomes et des idries



Ils ont ici une forme carrée, due au plan de coupe

**Planche 4-9 : Détails de trichocystes d'*Haematodinium* sp. chez le tourteau *Cancer pagurus* en microscopie électronique**

La réaction entre l'anticorps d'*Haematodinium sp.* de tourteau et l'*Haematodinium sp.* d'étrille est positive au niveau de la membrane jusqu'à la dilution 1/500 °.



**Figure 4-1 : Réaction antigénique entre l'*Haematodinium sp.* d'étrille et le sérum anti-*Haematodinium* d'étrille**

Sur la base de ces réactions croisées il peut être considéré que les parasites sont apparentés d'un point de vue antigénique.

**• Caractérisation électrophorétique des protéines constitutives majeures de l'hémolymphe parasitée**

L'examen des profils électrophorétiques (figure 4-2) laisse apparaître une concentration importante d'hémocyanine entre 65 000 et 90 000 dalton quel que soit l'échantillon.



\* Au niveau des hauts poids moléculaires (supérieurs à 100 000 dalton) et chez *les animaux parasités uniquement*, trois bandes communes aux tourteaux et aux étrilles apparaissent nettement à 165 000, 180 000 et plus de 330 000 dalton. .

\* Au niveau des bas poids moléculaires (inférieurs à 60 000 dalton) :

- entre l'étrille et le tourteau sains, s'agissant de deux espèces différentes, les profils correspondants sont différents.

- chez l'étrille parasitée : plusieurs bandes caractéristiques apparaissent dont celles à 28 500, 29 000 et 31 000 dalton et d'autres disparaissent (ex. entre 20 000 et 30 000 dalton) par rapport à l'étrille saine.

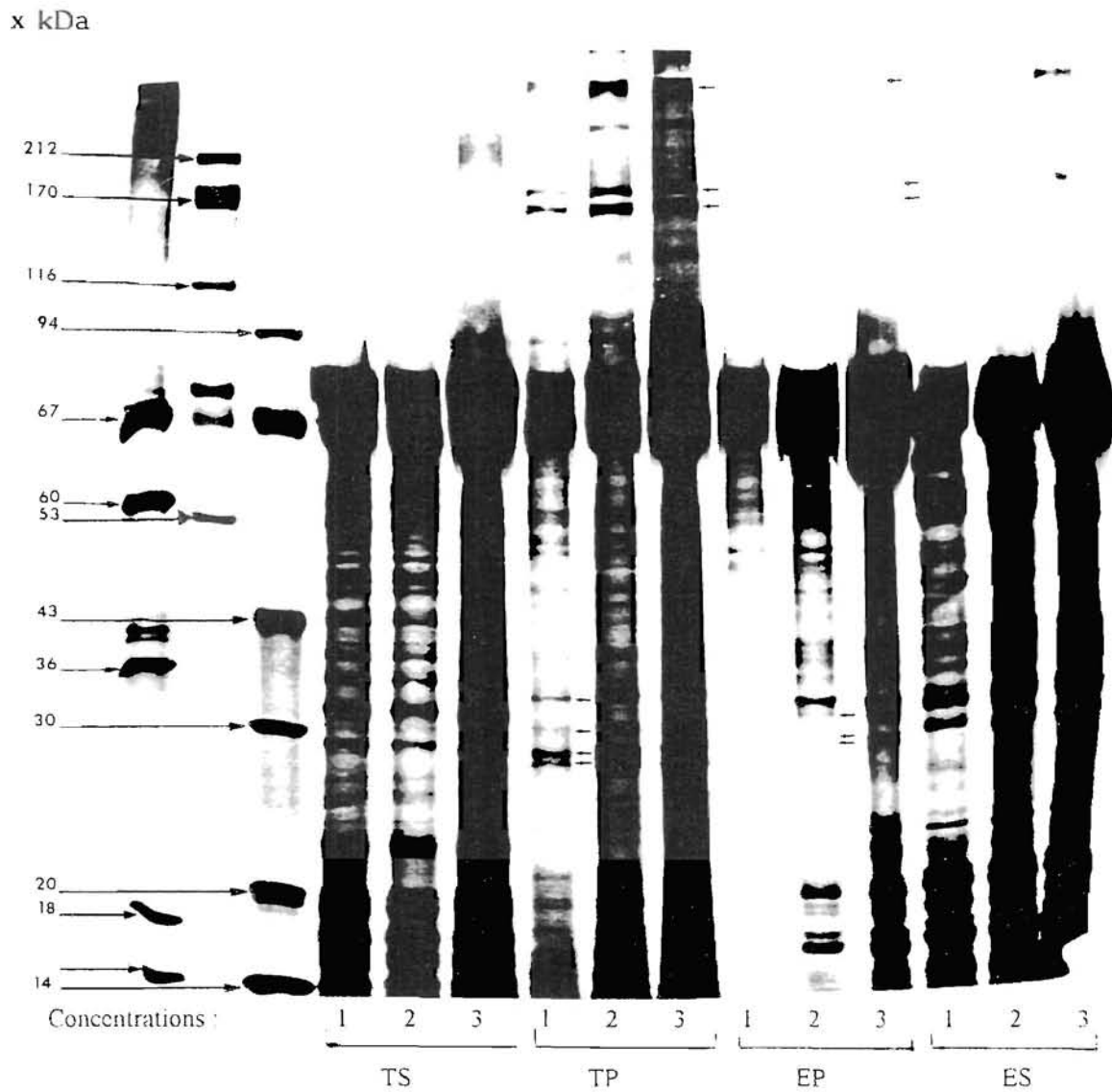
- chez le tourteau parasité, il en est de même : des bandes apparaissent (ex. à 28 000, 29 000, 30 000 et 33 000 dalton) et d'autres disparaissent (ex. entre 20 000 et 28 000 dalton) par rapport au tourteau sain.

Les animaux parasités subissent donc une modification de leur profil électrophorétique au niveau des protéines.

#### **4.3.1.2. L'haplosporidie**

##### **• Microscopie optique**

Les appositions cardiaques font apparaître des cellules intracellulaires et libres. Les stades sont unicellulaires ou multinucléés (planche 4-10). Les cellules primaires ont un seul noyau bien individualisé. Elles ont un diamètre de 5 à 8  $\mu\text{m}$  et leur noyau mesure 2 à 3  $\mu\text{m}$ . Les plasmodes peuvent arriver à comprendre de très nombreux noyaux et à mesurer plus de 20  $\mu\text{m}$  de diamètre. Vu la prévalence relativement faible de ce parasite à l'échelle de l'individu de même que le caractère a priori endémique de celui-ci au sein de la population, l'étude de cette Haplosporidie présumée s'est limitée aux observations au niveau des appositions cardiaques. Seulement une petite partie du cycle a été repérée visuellement. Le manque d'informations sur le reste du cycle oblige à la prudence en ce qui concerne la détermination exacte de ce parasite, classé ici dans le genre des Haplosporidies.



EP : ETRILLE PARASITÉE

ES : ETRILLE SAINE

TS : TOURTEAU SAIN

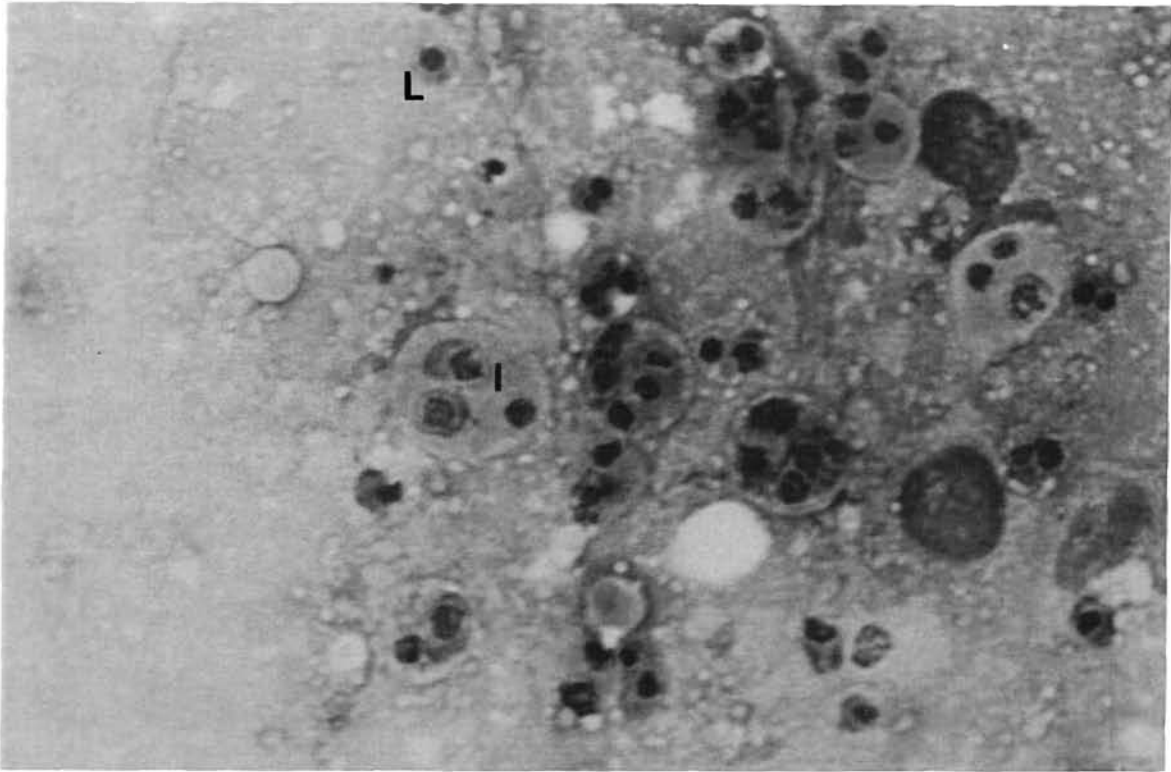
TP : TOURTEAU PARASITE

1 : concentration de 25 µg par puits

2 : concentration de 50 µg par puits

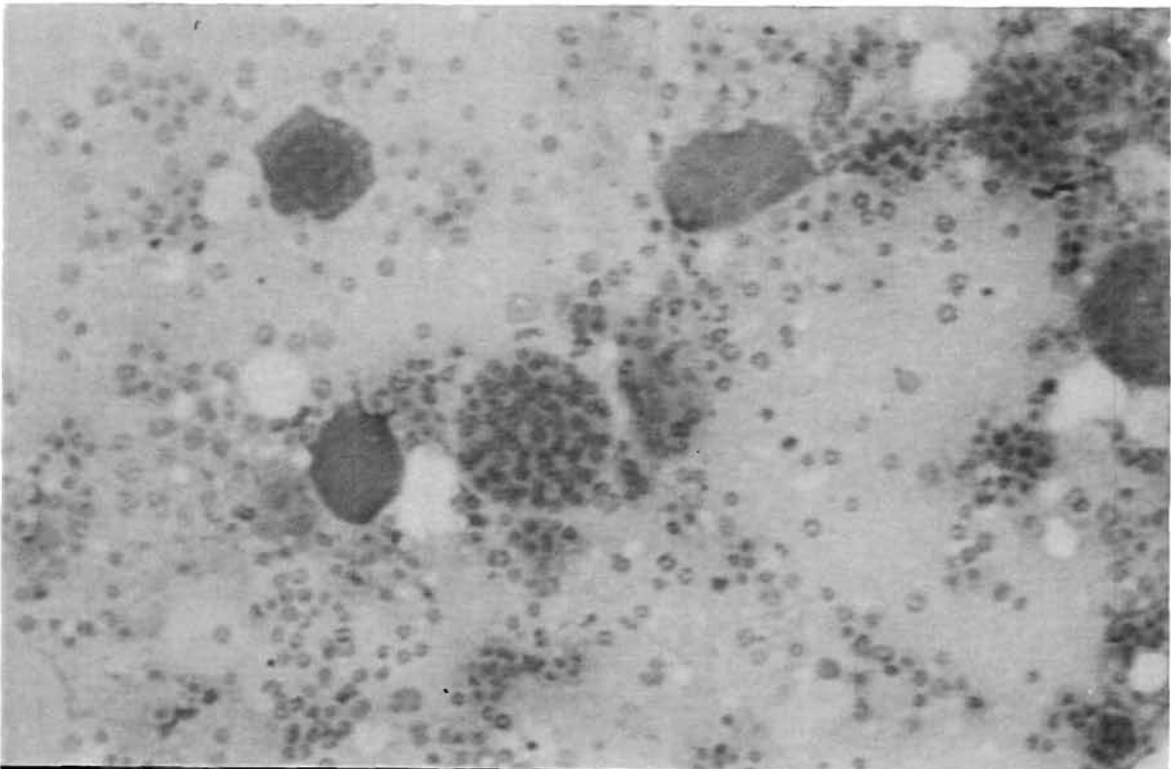
3 : concentration de 100 µg par puits

**Figure 4-2 : Profil électrophorétique des protéines constitutives majeures de l'hémolymphe parasitée**



— 10  $\mu$ m

Forme intracellulaire (I) et libre (L)



— 10  $\mu$ m

Forme libre

**Planche 4-10 : Haplosporidie d'étrille *Necora puber* , sur apposition cardiaque, après fixation et coloration à l'hémacolor de Merck**

### • Microscopie électronique

Le noyau, constitué d'une chromatine peu homogène granulée présente une paroi nucléaire bien visible, crénelée et à deux feuilletts (planche 4-11).

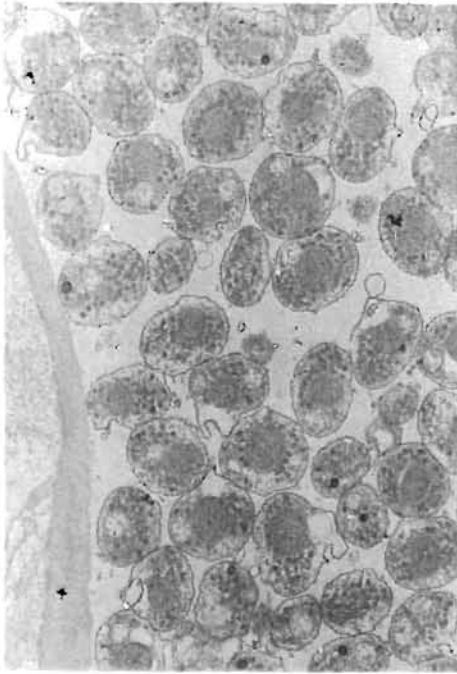
Le cytoplasme pariétal, dense, contient du matériel granuleux opaque dans lequel apparaissent des haplosporosomes de tailles inégales allant de 110 à 140 nm à de diamètre. Il est également riche en ribosomes, en granules de réserve moyennement denses aux électrons, et en particules "virus-like" de 60 nm environ de diamètre.

Les formes uninuclées contiennent jusqu'à quatre mitochondries et les plasmodes en renferment un plus grand nombre. Celles-ci, d'une taille comprise entre 500 et 600 nm possèdent des crêtes peu abondantes et courtes, en forme de vésicule ou en lamelles. Le reticulum endoplasmique est présent à proximité des mitochondries sur la planche 4-11.

Les formes plasmodiales sont présentées également sur la planche 4-11 : quand la cellule est binucléée, les deux noyaux peuvent être accolés.

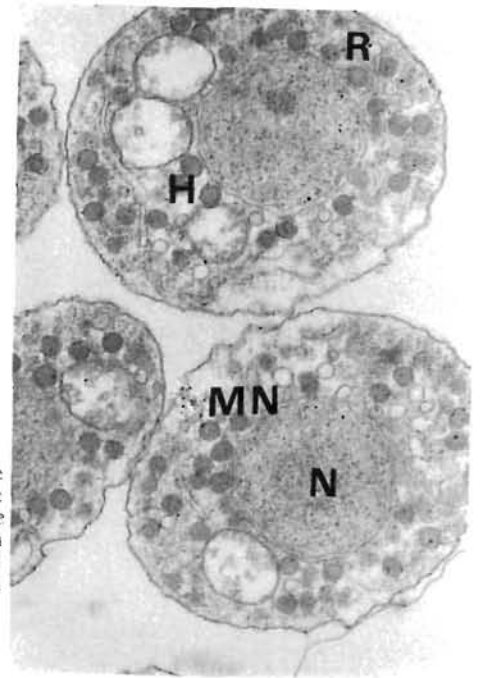
### 4.3.2. Epidémiologie descriptive

L'épidémiologie de l'haematodiniose et de l'haplosporidiose a été suivie d'un point de vue temporel. L'étude a été davantage focalisée sur la première maladie et a conduit à la situer dans l'espace. Elle a insisté sur le pourcentage des animaux parasités, tant en fonction du mode de pêche utilisé, que de leur taille et de leur sexe et elle a tenté de mettre en évidence, au travers de plusieurs expériences en laboratoire, la pathogénicité de l'*Haematodinium* sp.. Elle a été également en priorité axée sur l'étrille.



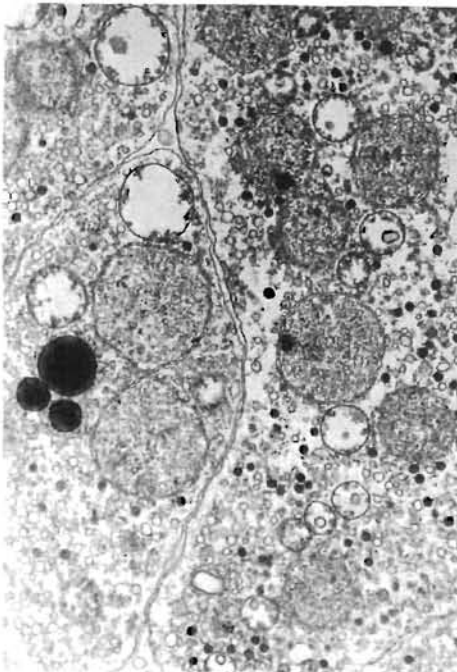
Vue générale : Les formes unicellulaires de l'haplosporidie envahissent les tissus.

— 1  $\mu$ m



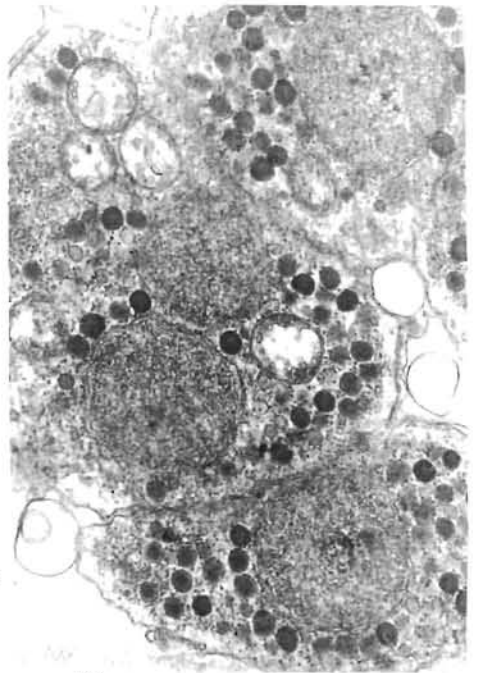
Le noyau (N), constitué d'une chromaline peu homogène granulée, présente une membrane nucléaire (MN) bien visible : le cytoplasme contient des haplosporosomes (H) et est riche en ribosomes (R).

— 200 nm



L'haplosporidie se présente aussi sous forme plasmodiale, renfermant de nombreux noyaux.

— 1  $\mu$ m



Les cellules peuvent être binuclées.

— 200 nm

**Planche 4-11 : Haplosporidie d'étrille *Necora puber* en microscopie électronique**

#### **4.3.2.1. Haematodiniose**

##### **• Aire de répartition géographique**

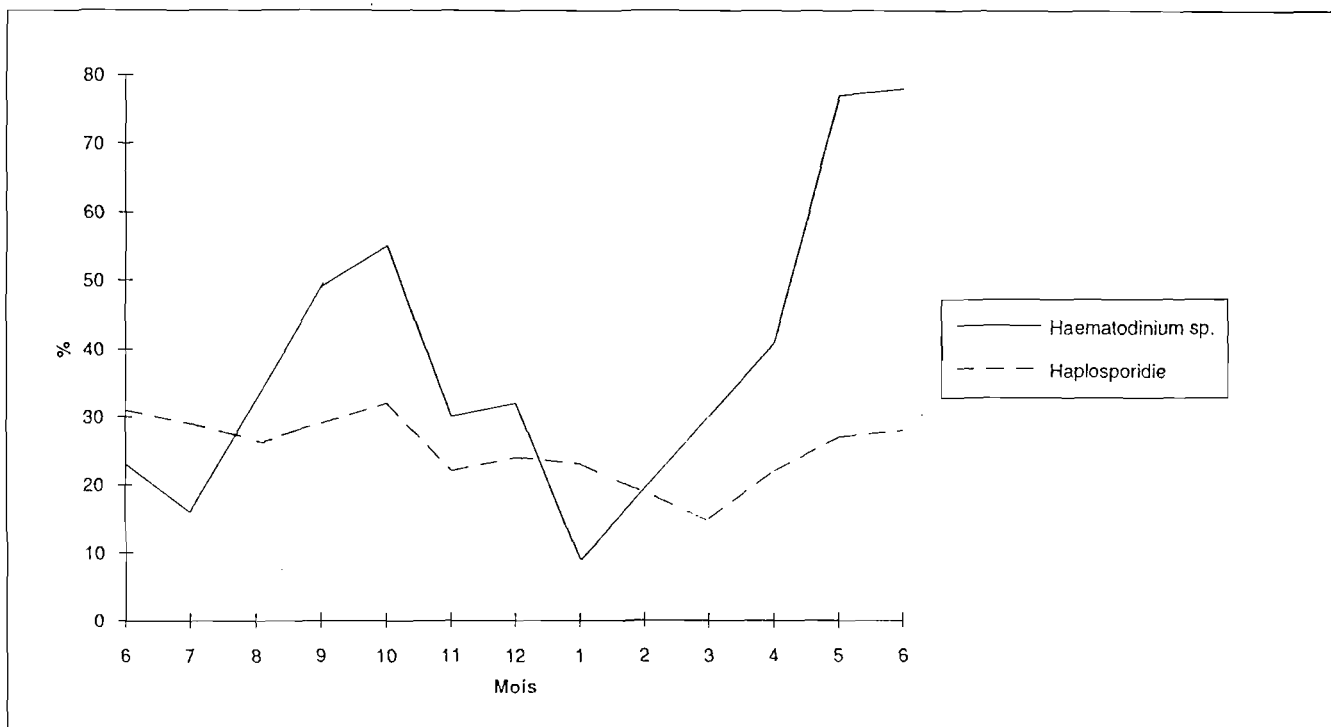
La proportion d'individus parasités varie selon les zones géographiques. Ainsi, fin février 1988, elle est importante dans le Mor-Braz (de 29 à 61 %), moindre dans l'Ouest de la Bretagne (7%) et nulle en Baie de Seine, comme indiqué dans le tableau 4-2 et la figure 4-3. En avril 1987, le prélèvement effectué en Espagne, en Galice, n'a pas révélé la présence de parasite.

##### **• Le site particulier du Mor-Braz**

Le Mor-Braz, qui est notre zone d'étude, s'est avéré très touché par le parasitisme et des phénomènes de mortalité. Il a donc été intéressant de suivre particulièrement ce site d'un point de vue épidémiologique.

Dans un premier temps, les prélèvements ont porté sur des étrilles moribondes. Par la suite, après identification des parasites, ils ont eu lieu sur des animaux pris au hasard au niveau des captures. Plusieurs techniques de dépistage ont été testées : le prélèvement de l'hémolymphe à la pipette Pasteur au niveau de l'articulation d'une des pattes, les empreintes cardiaques et les coupes histologiques au niveau de plusieurs organes tels que le coeur, l'hépatopancréas, les branchies et les gonades. Cette dernière technique a été abandonnée à cause de sa lourdeur. Le choix de la technique routinière de dépistage mensuel s'est porté sur la lecture des empreintes cardiaques, car les cellules apparaissent très nettement. En outre, la lame sèche très vite. Les critères de facilité, de rapidité et de fiabilité ont donc permis de retenir cette méthode.

Les taux d'infestation sont présentés figure 4-3 et tableau 4-2. Il apparaît qu'ils sont variables selon la période, le site et le mode de pêche. Pour une même période et pour des sites voisins, le taux d'animaux parasités est généralement plus élevé dans les pêches au chalut qu'au casier.



**Figure 4-3 : Taux d'infestation mensuel par l'*Haematodinium* sp. et l'Haplosporidie observées chez les étrilles échantillonnées par chalut en 1986 et 1987 dans le Mor-Braz**

Les prélèvements réalisés au chalut dans le Mor-Braz ont un taux d'infestation variant de 9 à 78 %. Les valeurs minimales correspondent aux mois de juillet 1986 et janvier 1987 (figure 4-3).

Les degrés d'infestation sont dans l'ensemble moyens sur l'ensemble de l'année, avec une importance remarquable en hiver, plus particulièrement pendant les mois de novembre et de décembre 1986. A cette date, les animaux infectés ont une hémolymphe dans laquelle ne circulent pratiquement plus d'hémocytes. Celle-ci contient par contre des parasites en quantité énorme.

Date	Site	Mode de prélèvement	Nb d'an. examinés	Nb avec Hematodinium	%	Nb avec Haplosporidie	%	Nb sains	%
86-06	Sud Presqu'île de Rhuy (5)	chalut	22	14	64				
86-06	Sud Presqu'île de Rhuy	chalut	90	21	23	28	31	49	54
86-06	Sud Presqu'île de Rhuy (12)	pêche à pied	15	0	0	4	27	11	73
86-07	Sud Presqu'île de Rhuy (5)	chalut	31	5	16	9	29	17	55
86-07	La Trinité (3)	casier	20	1	5	11	55	8	40
86-08	St Jacques (6)	casier	55	0	0	17	31	38	69
86-09	St Jacques	casier	24	1	4	2	8	21	88
86-09	La Trinité (3)	casier	29	8	28	9	31	14	48
86-09	Sud Presqu'île de Rhuy (5)	chalut	59	29	49	17	29	19	32
86-10	Sud Presqu'île de Rhuy	chalut	76	42	55	24	32	23	30
86-11	Sud Presqu'île de Rhuy	chalut	46	14	30	10	22	23	50
86-12	Sud Presqu'île de Rhuy	chalut	34	11	32	8	24	15	44
86-12	St Jacques (6)	casier	25	7	28	13	52	7	28
87-01	Le Croisic (8)	chalut	22	2	9	5	23	15	68
87-01	La Trinité (3)	casier	18	0	0	3	17	15	83
87-01	La Trinité (1)	pêche à pied	29	0	0	6	21	23	79
87-02	Baie de Seine (10)	chalut	40	1	2	7	18	32	80
87-02	La Trinité (3)	casier	30	26	87	4	13	2	7
87-02	La Trinité (1)	pêche à pied	30	14	47	3	10	13	43
87-03	Le Croisic (8)	chalut	46	14	30	7	15	28	61
87-04	Sud Presqu'île de Rhuy (5)	chalut	46	19	41	10	22	19	41
87-04	Galice (Espagne)	casier	42	0	0	0	0	42	100
87-05	La Trinité (1)	pêche à pied	16	3	19	1	6	12	75
87-05	La Trinité (3)	casier	29	16	55	6	21	9	31
87-05	Sud Presqu'île de Rhuy (5)	chalut	30	23	77	8	27	4	13
87-06	Sud Presqu'île de Rhuy	chalut	36	28	78	10	28	1	3
87-08	La Trinité (1)	pêche à pied	22	5	23	0	0	17	77
87-08	La Trinité (3)	casier	34	4	12	4	12	26	76
87-09	La Trinité (1)	pêche à pied	30	5	17	4	13	21	70
88-02	Baie de Seine (10)	chalut	45	0	0	8	18	37	82
88-02	Brest (11)	pêche à pied	44	3	7	4	9	37	84
88-02	St Jacques (6)	casier	53	32	60	7	13	20	38
88-03	Golfe (2)	casier	37	21	57	15	41	9	24
88-03	La Trinité (3)	casier	38	21	55	13	34	8	21
88-03	Le Croisic (9)	chalut	46	28	61	9	20	14	30
88-03	Le Croisic (7)	casier	38	11	29	11	29	19	50
88-03	Gd Mont (4)	casier	42	12	29	10	24	23	55
88-04	Le Croisic (8)	chalut	41	25	61	4	10	16	39
88-05	St Jacques (6)	casier	15	2	13	2	13	11	73
88-06	Sud Presqu'île de Rhuy (5)	chalut	33	9	27	7	21	19	58
88-06	La Trinité (3)	casier	32	8	25	6	19	18	56
88-07	Le Croisic (8)	chalut	32	6	19	4	12	24	75
88-11	La Trinité (3)	casier crevette	36	2	6	8	22	26	72
88-11	St Jacques (6)	casier crevette	9	7	78	0	0	2	22
89-01	Baie Quiberon (13)	chalut	25	14	56	5	20	8	32
89-03	Baie Quiberon	chalut	32	26	81	7	22	3	9
91-10	Baie Quiberon	chalut	30	18	60	5	17	10	33
91-11	Baie Quiberon	chalut	28	19	68	3	11	8	29
92-01	St Jacques (6)	casier	23	0	0	5	22	18	82
92-02	Baie Quiberon (13)	chalut	38	0	0	8	21	35	92

**Tableau 4-2 : Taux d'infestation observés chez les étrilles  
selon la date et les sites de prélèvement**

Les numéros renvoient à la page 167



**• Influences de la date et du mode de pêche sur les taux d'infestation**

Pendant les mois de juillet, de septembre, de décembre 1986, de mai 1987, des pêches au chalut et au casier ont eu lieu à quelques jours d'intervalle seulement dans des secteurs voisins: le Sud de la Presqu'île de Rhuys pour le chalut et La Trinité-sur-mer pour le casier.

La simultanéité des pêches au chalut et au casier permet de comparer les taux de parasitisme selon les engins utilisés. Les prélèvements espacés dans le temps renseignent sur l'influence de la date au niveau des taux d'infestation.

Pour tester l'influence du mode de pêche et des mois sur les taux d'infestation, il est procédé à une analyse de variance à deux facteurs, après avoir pris la précaution de vérifier l'homogénéité des variances.

Le test de Cochran de même que celui de Bartlett démontrant que les variances sont homogènes ( $P = 0,605$  et  $P = 0,658$  respectivement), il est donc procédé à une analyse de variance :

Nature de la variation	S.C.E.	D.D.L.	Variance estimée	F calculé	F limite à 5%	Résultat au seuil de 5 %
Totale	4350	9				
Liée à l'engin	810	1	810	13.9	7.71	Positif
Liée au mois	3307	4	827	14.2	7.71	Positif
Résiduelle	233	4	58			

**Tableau 4-3 : Analyse de variance du taux d'infection par *Haematodinium sp.* en fonction de l'engin utilisé et du mois**

Ainsi :

- Pour les mois :  $F = 14.19 > F_{1,4} = 7.71$  à 5 %

$$F = 14.19 < F_{1,4} = 21.2 \text{ à } 1 \%$$

- Pour l'engin :  $F = 13.9 > F_{1,4} = 7.71$  à 5 % et

$$F = 13.9 < F_{1,4} = 21.2 \text{ à } 1\%$$

En définitive, les mois et les engins de pêche ont une influence significative au seuil de 5% sur les taux d'infestation. Le niveau de signification est de 1,2 % pour les mois et de 2,0 % pour l'engin.

#### • Influence de la taille et du sexe sur les taux d'infestation

En février 1987, 30 individus sont récoltés en pêche à pied à La Trinité-sur-mer pour obtenir des individus de petite taille, comprise entre 10 et 30 mm. A la même date, 29 étrilles pêchées au chalut dans la Baie de Quiberon sont prélevées au hasard pour avoir des individus de longueur supérieure à 30 mm.

La longueur et le sexe de ces animaux sont notés, de même que leur état sanitaire.

Un test  $X^2$  est ensuite réalisé pour voir s'il existe une différence sanitaire selon la taille des individus et leur sexe (tableau 4-4).

Nous posons au préalable l'hypothèse que la méthode de récolte n'a pas d'influence sur les taux de parasitisme.

Le résultat du test  $X^2$  est présenté tableau 4-4. Au niveau 5%, il s'élève à 1,14 (< 3,841).

	Longueur						Influence du sexe
	< 30 mm		> 30 mm				
	N obs.	[ N théo.]	N obs.	[N théo.]	N obs.	[N théo.]	
Saines	8		16		24	[22]	$X^2 = 0.95$ Non significatif
Parasitées	5		8		13	[15]	
Sains	5		7		12	[14]	
Parasités	7		4		11	[9]	
SAINS	13	[15]	23	[21]	N tot = 60		
PARASITES	12	[10]	12	[14]			
Influence de la longueur	$X^2 = 1.14$ Non significatif						

**Tableau 4-4 : Influence de l'*Haematodinium sp.* selon la taille et selon le sexe à la fin Février 1987**

Le taux d'infestation en fonction de la taille ne fait pas apparaître de rôle statistiquement significatif pour ce paramètre.

Il convient cependant d'être prudent sur l'interprétation de ce résultat car en juin 1986 et en janvier 1987, aucun crabe de petite taille (inférieure à 30 mm) n'a été trouvé parasité par l'*Haematodinium sp.* En outre, en mai 1987, le taux de parasitisme des juvéniles est significativement inférieur à celui des animaux plus âgés (33% contre 77 %;  $X^2 = 7.5 > 3.8$  au seuil de 5 %). Ces résultats sont légèrement biaisés par le fait que la méthode de récolte a une influence au niveau des taux de parasite, bien qu'il n'y ait eu aucune sélection des individus récoltés lors des pêches à pied.

Le taux d'infestation en fonction du sexe n'est pas significatif ( $X^2 = 0,95 < 3.84$  au seuil de 5%). L'*Haematodinium sp.* parasite donc indifféremment les mâles et les femelles.

• **Influence du stade par rapport à la mue sur les taux de parasitisme**

En juin et juillet 1986, 67 étrilles adultes pêchées au chalut sont prélevées au hasard et 23 d'entre elles sont molles. L'état sanitaire de ces individus est contrôlé et un test  $X^2$  réalisé (tableau 4-5).

Les résultats, récapitulés dans le tableau 4-5 laissent apparaître que le test donne :  $X^2 = 7.4 > 3.84$  au niveau 5 %:

Les animaux mous sont donc significativement plus parasités que les autres.

	SAINS		PARASITES		TOTAL
	N obs.	[N théo]	N obs.	[N théo]	
MOUS	13	[18]	10	[23]	23
DURS	38	[33]	6	[11]	44
TOTAL	51	[51]	16	[16]	67

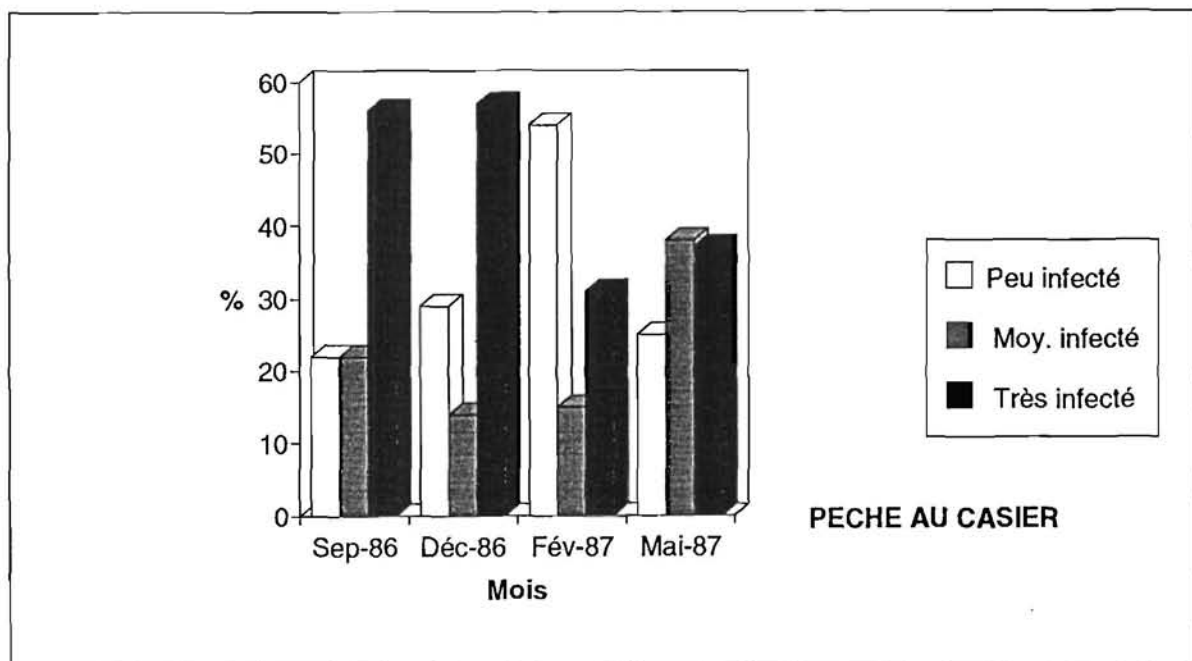
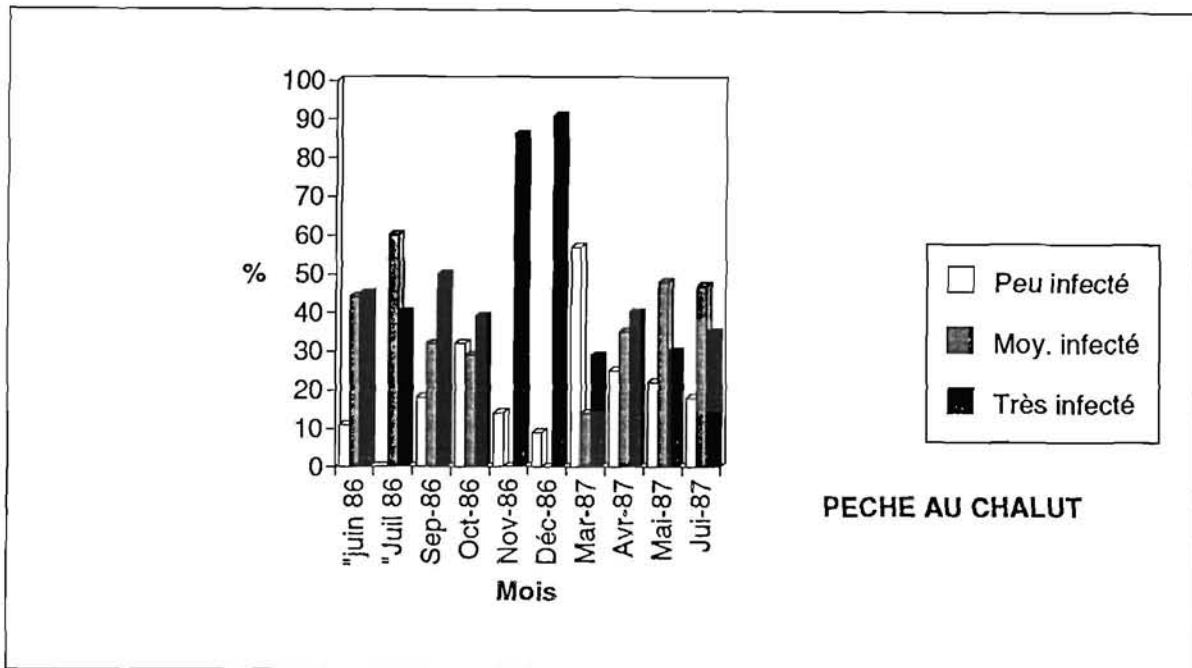
$X^2 = 7,4 > 3.8$  SIGNIFICATIF

**Tableau 4-5 : Influence de l'*Haematodinium* sp. selon la dureté de la carapace**

• **Influence de la date et du mode de pêche sur les degrés d'infestation**

Les prélèvements effectués tout au long de l'année renseignent sur les degrés d'infestation.

Ceux-ci correspondent à l'abondance relative du parasite par rapport aux hémocytes: l'échelle, qualitative, comprend arbitrairement trois degrés: \* quelques rares *Haematodinium sp.*, \*\* *Haematodinium sp.* et hémocytes en quantités sensiblement égales, \*\*\* hémocytes rares comparé à l'*Haematodinium sp.*



Les degrés d'infestation sont dans l'ensemble moyens sur l'ensemble de l'année, avec une importance remarquable en hiver, plus particulièrement pendant les mois de novembre et de décembre 1986 (figure 4-4). A cette date, les animaux infectés ont une hémolymphe dans laquelle ne circulent pratiquement plus d'hémocytes. Celle-ci contient par contre des *haematodinium* sp. en quantité énorme.

Entre les pêches au chalut et celles au casier, les degrés d'infestation sont pratiquement comparables sur l'année. Cependant, en hiver, les pêches au chalut comprennent davantage d'animaux très infectés (\*\*\*) qu'au casier.

#### • Influence du site sur les degrés d'infestation

Les sites retenus pour ces comparaisons sont ceux où les taux de parasitisme dépassent 20 %.

Ainsi, les échantillons prélevés entre fin février 1988 et début mars 1989 font apparaître des degrés d'infestation importants au Croisic, en pêche au chalut et dans le Golfe, en pêche au casier (figure 4-5).

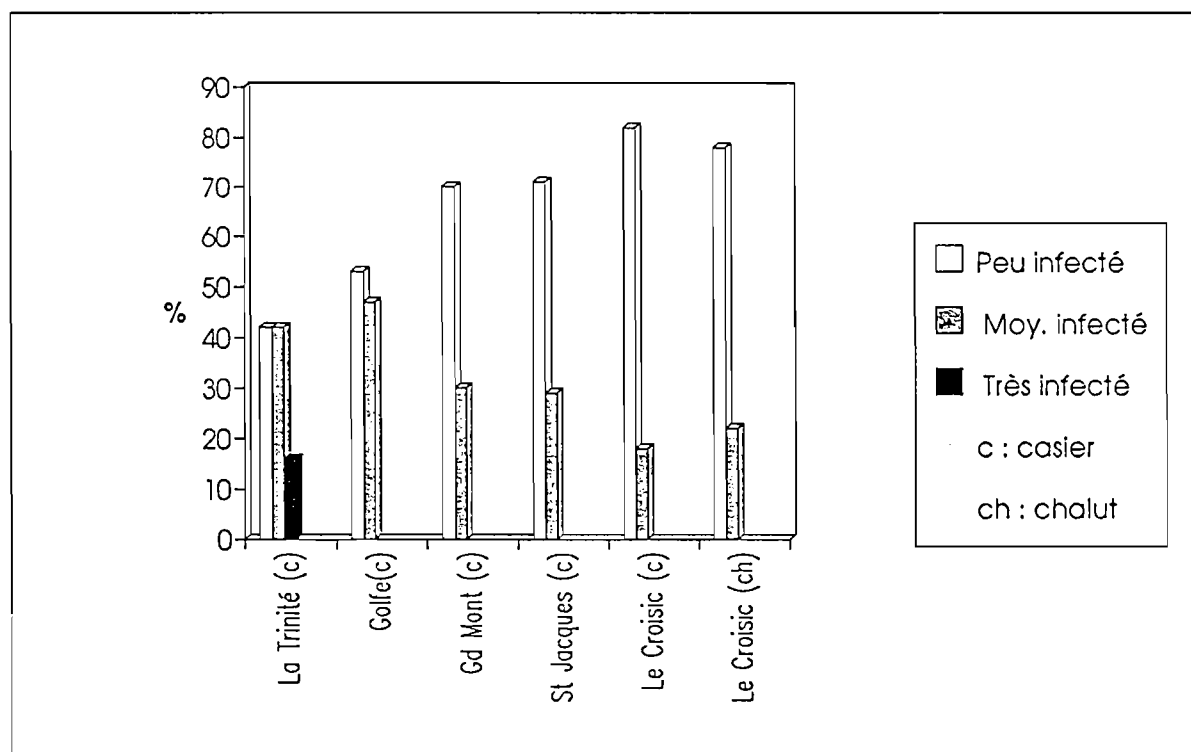


Figure 4-5 : Degrés d'infestation par *Haematodinium* sp. selon le site entre le 18 février et le 5 mars 1988

#### **4.3.2.2. L'Haplosporidiose**

##### **• Aire de répartition géographique**

Comme dans le cas de l'*Haematodinium* sp., la proportion d'individus parasités varie selon les zones. Fin février 1988, elle va de 13 % à 34 % dans le Mor-Braz. Elle s'élève à 18 % en Baie de Seine et seulement à 9 % à l'Ouest de la Bretagne (tableau 4-2).

##### **• Le site particulier du Mor-Braz**

La maladie a été dépistée sur les mêmes animaux que précédemment et rigoureusement selon le même protocole.

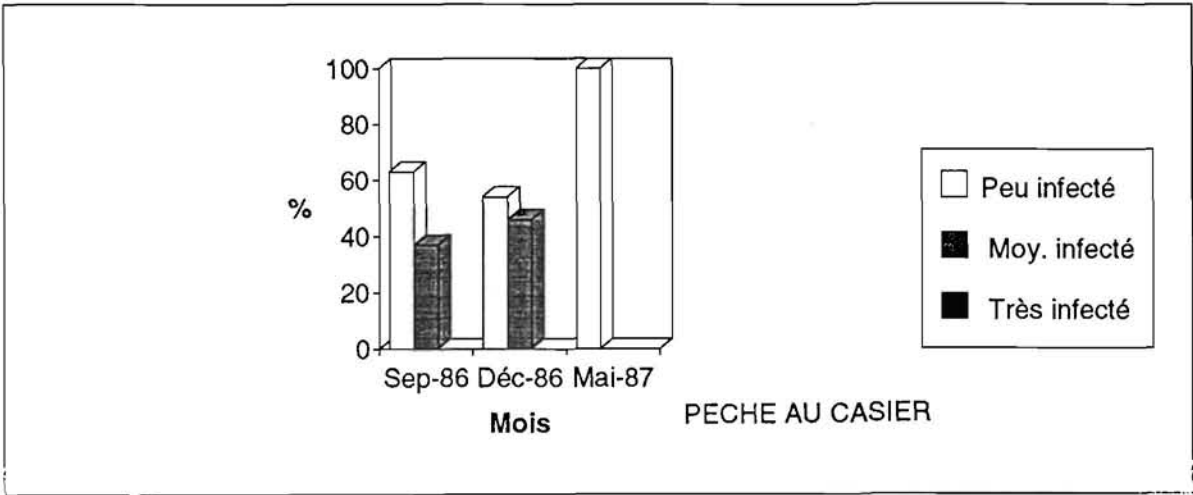
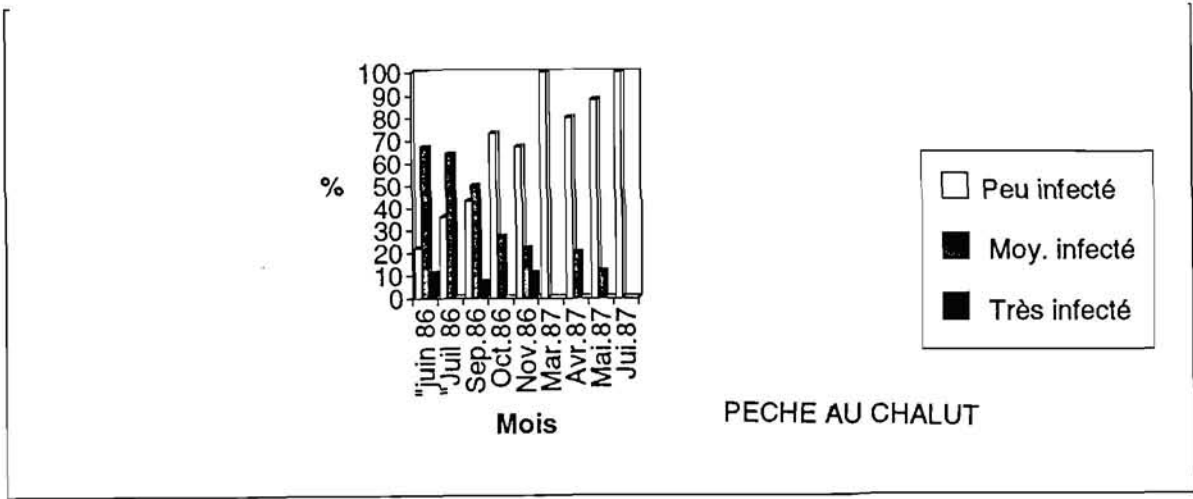
D'après la figure 4-3, pour les étrilles pêchées au chalut entre juin 1986 et juillet 1987, les taux de parasitisme restent stables d'un mois à l'autre, pour varier dans une échelle allant de 15 % à 32 %. Cette parasitose, par son taux d'infection peu élevé et son apparence bénigne, sera donc considérée comme endémique.

Le taux de parasitisme ne dépend pas de l'engin de pêche utilisé (figure 4-6). Il peut être supérieur pour des individus pêchés au chalut par rapport à ceux capturés au casier dans des sites voisins, ou l'inverse.

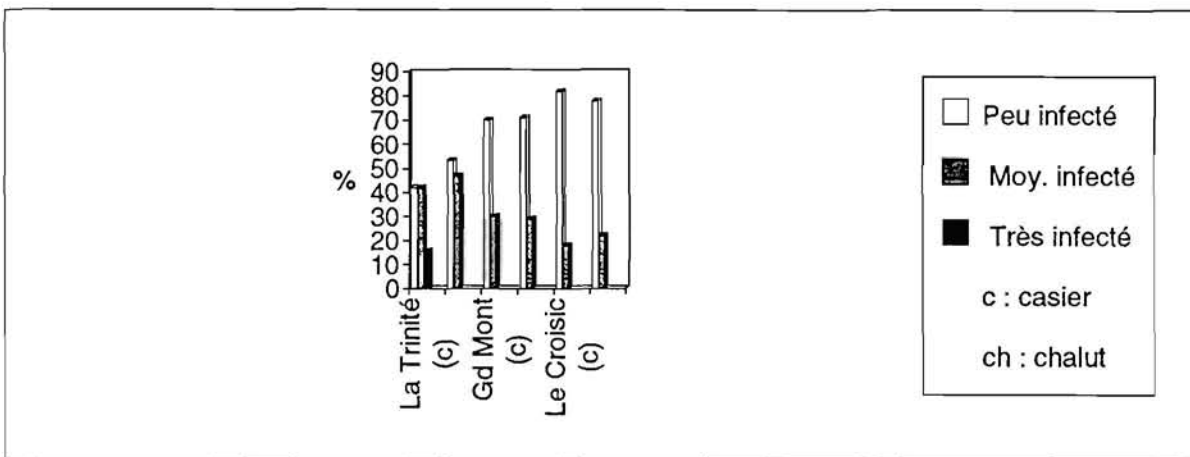
Les degrés d'infestation sont notés de façon qualitative :

- \* Animaux peu infectés : Haplosporidies rares et dispersées.
- \*\* Animaux moyennement infectés
- \*\*\* Animaux très infectés : Haplosporidies au moins aussi nombreuses que les hémocytes

Quels que soient la date ou le lieu d'observation, les degrés d'infestation sont peu à moyennement élevés (figures 4-6 et 4-7).



**Figure 4-6 : Degrés d'infestation par Haplosporidie selon l'engin de pêche**  
 Dans leur grande majorité, les animaux sont peu à moyennement infectés



**Figure 4-7 : Degrés d'infestation par Haplosporidie selon les sites**  
 Quels que soient les sites, ceux-ci sont peu importants

A l'échelle de l'individu, l'Haplosporidie ne semble donc pas pathogène.



### 4.3.3. Epidémiologie analytique : Pathogénicité de l'*Haematodinium* sp.

Certaines expérimentations ont été entreprises afin d'étayer l'hypothèse de pathogénicité de l'*Haematodinium* sp..

Pour ces expériences nécessitant de conserver les étrilles vivantes, un échantillon d'hémolymphe est prélevé par ponction à la Pipette Pasteur au niveau d'une articulation de patte.

#### 4.3.3.1. Première expérience

Le 30 mars 1987, une comparaison sanitaire est effectuée entre :

- D'une part un lot d'étrilles mortes après avoir passé quatre jours en vivier. Ce lot a été choisi car les animaux peuvent être suspectés de maladie.

- D'autre part un lot d'étrilles vivantes choisies au hasard le jour même de la marée. Ce lot est sensé donner un reflet du taux de parasitisme dans le milieu naturel.

Ces animaux, tous pêchés au chalut, proviennent de la même zone.

Le résultat est présenté ci-dessous:

	Premier lot : 17 étrilles choisies au hasard		Deuxième lot : 29 étrilles mortes	
	Parasitées	Saines	Parasitées	Saines
Nombre	8	9	12	17
%	47	56	41	59

AUCUNE DIFFERENCE ENTRE CES DEUX LOTS

**Tableau 4-6 : Comparaison sanitaire entre un lot d'étrilles choisies au hasard et un lot d'étrilles mortes**

#### 4.3.3.2. Deuxième expérience

Afin de préciser en combien de temps le parasite pouvait être pathogène à l'échelle de l'individu, le 21 février 1987, 74 animaux sont partagés en deux groupes égaux (d'après l'observation de l'hémolymphe) :

- Un groupe parasité par *Haematodinium sp.*
- Un groupe indemne d'*Haematodinium sp.* : c'est le groupe témoin.

Des Haplosporidies peuvent parasiter en plus les étrilles, mais il n'en est pas tenu compte.

A chaque fois qu'une étrille meurt, une apposition cardiaque est réalisée, pour détecter la présence ou l'absence de parasite.

Les résultats sont récapitulés dans le tableau ci-dessous :

<b>Durée de l'expérience</b>	<b>GROUPE SAIN</b>	<b>GROUPE PARASITE</b>
T = 0	<b>37 "Sains"</b>	<b>37 "Parasités"</b>
T = 1 mois	<u>21 mortalités</u> : 12 morts naturelles "Sains" 9 morts naturelles "Parasités"	<u>24 mortalités</u> : 24 parasités
T = 3 mois	<u>16 sacrifiés</u> : 9 "Sains" 7 "Parasités"	<u>13 sacrifiés</u> : 13 "Parasités"

Après un mois d'expérience, il apparaît que des animaux initialement déclarés sains sont morts avec une infection patente. Cependant, les taux de mortalité avec ou sans parasite dans ce groupe sont similaires :  $12/21 = 57\%$  et  $9/21 = 43\%$  et semblables au taux de mortalité dans le groupe parasité :  $65\%$  ( $24/37$ ). La mortalité s'est ensuite pratiquement stoppée et les sacrifices réalisés au bout de trois

mois d'expérience ont confirmé que des animaux initialement considérés sains ont développé une infection, ceci dans 43 % des cas (9+7/37).

Si l'on considère l'ensemble des animaux, il apparaît donc que  $37+9+7 = 53$  étaient infectés et leur taux de mortalité a été de  $24 + 9 / 53 = 62 \%$ . Les animaux sains n'étaient que 21 et leur taux de mortalité  $12 / 21 = 57 \%$ .

En conclusion, dans les conditions expérimentales particulières, notamment sur une durée de trois mois, il ne peut être considéré que l'infection à *Haematodinium sp.* provoque une mortalité significative.

#### **4.3.3.3. Troisième expérience**

Afin de mieux comprendre le cycle de l'*Haematodinium sp.* nous inoculons ce parasite à des étrilles apparemment saines au départ. Initialement il a été prévu d'utiliser des crabes provenant de Ouistreham, où la population est indemne. Cependant nous avons dû renoncer à les utiliser car le transport, trop lent, affaiblit beaucoup les animaux.

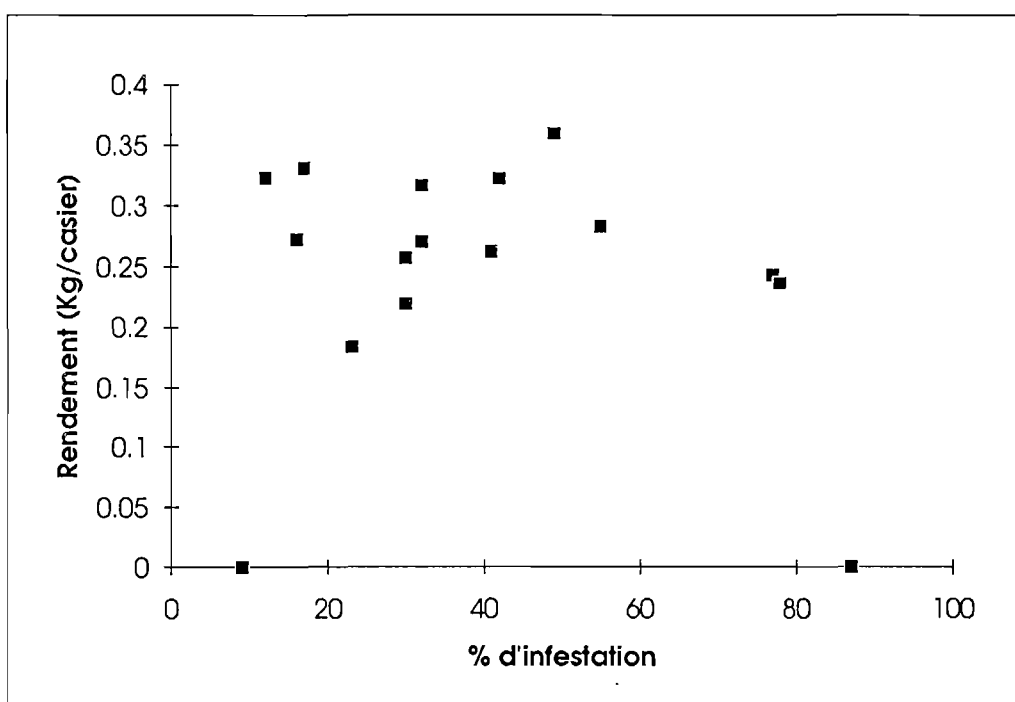
Nous avons donc dû utiliser des étrilles du Mor-Braz considérées comme saines sur la base d'un examen d'hémolymphe.

Les essais d'inoculation ont eu lieu entre mars et juin 1987. Une soixantaine d'individus ont été inoculés. En moins de deux mois, tous les animaux sont morts sans avoir contracté la maladie. Le non-succès de cette expérimentation peut être dû au délai trop court pour que la maladie apparaisse, alors que le stress de l'infection expérimentale puis du maintien au laboratoire pourraient être responsable de la mort des animaux. Ces observations sont à rapprocher de celles faites chez les huîtres où la reproduction expérimentale de maladie comme la bonamiose a nécessité de nombreux amendements et dans tous les cas l'injection d'un très grand nombre de parasites, environ 50000, pour obtenir des taux d'infection d'environ 50 % après 6 mois d'infection (Hervio, 1991).

#### 4.3.4. Relation entre les taux d'infestation et les rendements

Les rendements des caseyeurs en fonction du taux de parasitisme entre juin 1986 et septembre 1987 sont représentés figure 4-8.

L'influence de ce dernier facteur n'apparaît pas au niveau de cette courbe puisque les animaux infectés se laissent assez facilement capturer sauf lorsqu'ils se trouvent au stade ultime de leur maladie. En effet, pour voir s'il existe un impact du taux d'infestation sur les rendements, il faut plutôt se référer au degré d'infestation lié à l'animal lui-même, comme cela est indiqué dans le paragraphe ci-après.



**Figure 4-8 : Relation entre les taux d'infestation par *Haematodinium* sp. et les rendements entre juin 1986 et septembre 1987**

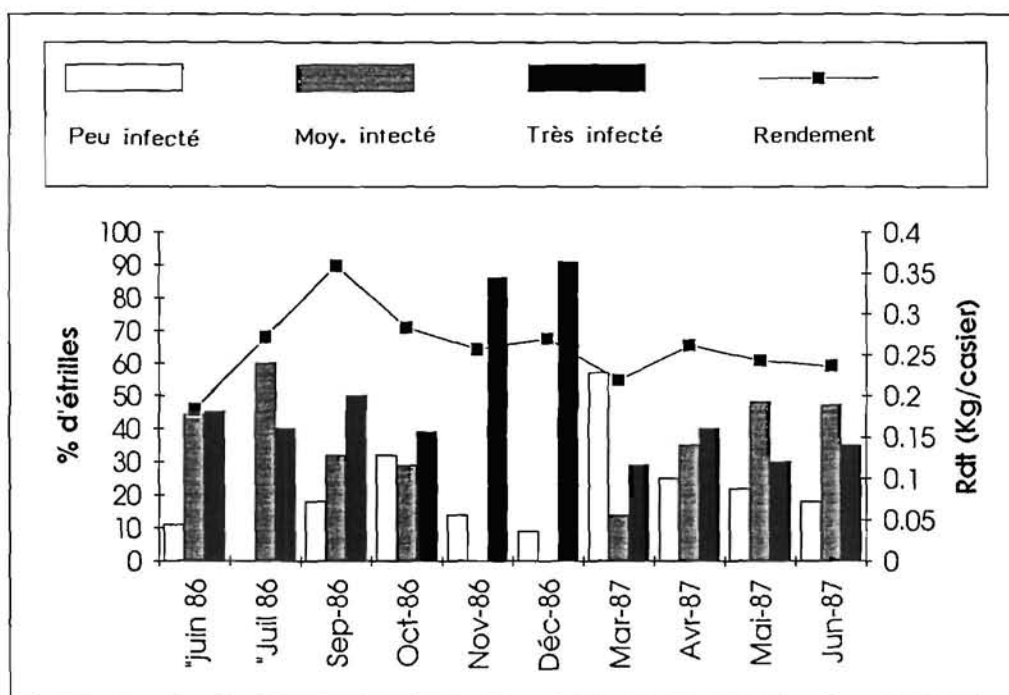
Aucune corrélation n'apparaît

#### 4.3.5. Relation entre les degrés d'infestation et les rendements

Sur la figure 4-9, la relation entre le degré d'infestation et la baisse de rendement apparaît nettement.

En fin d'automne et en hiver, au moment où la maladie a envahi une grande partie des tissus de l'animal, les rendements diminuent de moitié.

Ce graphique appelle toutefois la remarque suivante : les faibles rendements au mois de juin 1986 ne sont pas liés aux taux d'infestation mais au moment où les étrilles muent, ce qui les rend incapturables au casier.



**Figure 4-9 : Relation entre les degrés d'infestation par *Haematodinium* sp. et les rendements**

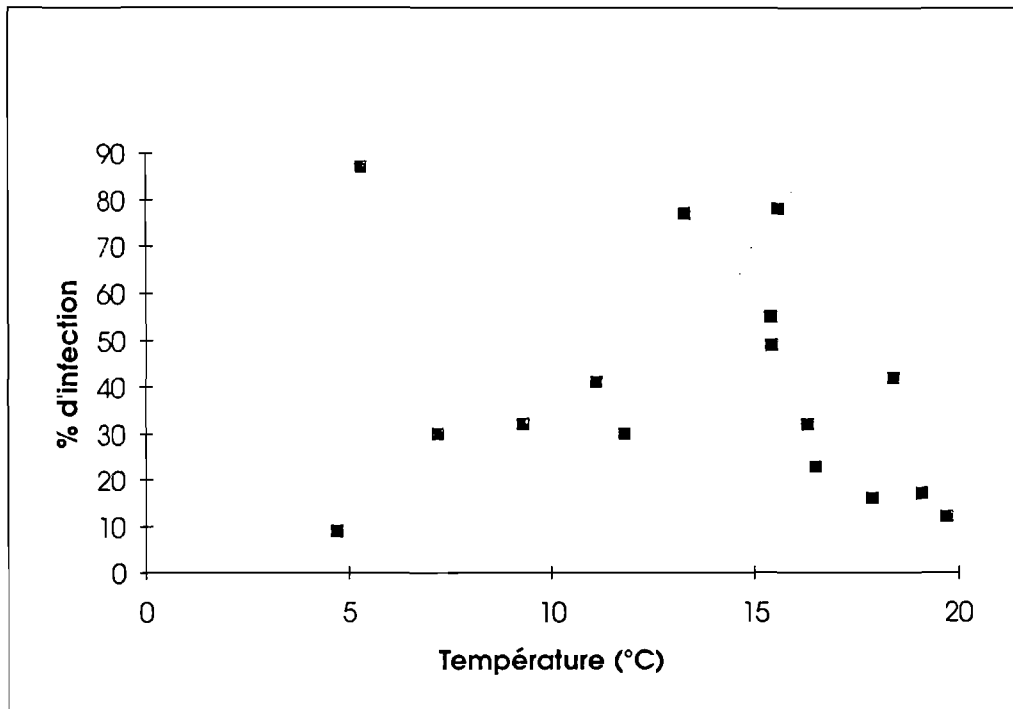
En octobre et novembre, les rendements diminuent au moment où les degrés d'infestation sont les plus importants

#### 4.3.6. Relation entre les taux d'infestation et la température

Cette relation est représentée figure 4-10.

Comme dans le paragraphe précédent, il n'apparaît pas clairement de relation entre ces données : la température n'influence donc pas nettement le nombre d'individus infectés.

Par contre, il est plus intéressant de relier ce paramètre avec le degré d'infestation, ce qui fait l'objet du paragraphe suivant.



**Figure 4-10 : Relation entre les taux d'infestation par *Haematodinium sp.* et la température**

Aucune corrélation n'apparaît

#### 4.3.7. Relation entre les degrés d'infestation et la température

Comme précédemment, la figure 4-11 met clairement en évidence une liaison entre le degré d'infestation et la température.

Lorsque celle-ci diminue de façon sensible, à partir du mois de novembre, le degré d'infestation augmente considérablement.

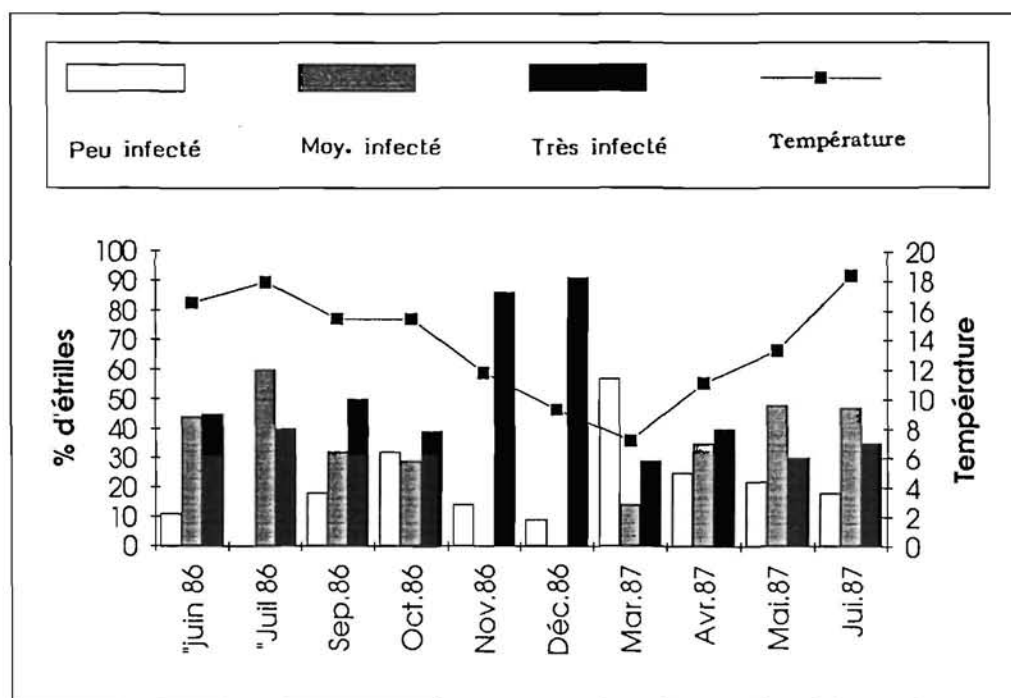


Figure 4-11 : Relation entre les degrés d'infestation par *Haematodinium sp.* et la température

En résumé, le degré d'infestation croît de façon inversement proportionnelle à la température : lorsque la température diminue, le degré d'infestation augmente.

Les facteurs de parasitisme et de température agiraient donc de façon synergique, en période hivernale, en décimant le stock d'étrilles.

Ces constatations sont en parfaite concordance avec les mortalités observées par les pêcheurs qui les décrivent de la manière suivante :

A La Trinité-sur-mer, un caseyeur signale une mortalité de 40 % une fois en novembre 1986, puis une deuxième fois en décembre, pour des étrilles stockées au vivier quelques jours; de même, dans les casiers relevés après quelques jours, se trouvent des étrilles mortes. En novembre et décembre 1987, des caseyeurs ont remarqué une mortalité importante d'étrilles et de tourteaux en Bretagne. Plus généralement, de nombreux pêcheurs ont signalé avoir observé, à partir de 1986, des étrilles "roses" en particulier en hiver. Certains les qualifient de "pas nerveuses". Beaucoup se plaignent de récolter des mortes. Les différents symptômes décrits accusent l'*Haematodinium* sp.. Ces phénomènes inquiètent car ils sont nouveaux. De plus, les étrilles et tourteaux pêchés sont impropres à la consommation et donc invendables.

#### **4.4. Discussion**

Cette étude a permis de mettre en évidence, chez l'étrille *Necora puber* (L.), une infestation par un parasite qui peut être apparenté au genre *Haematodinium* sp. (Dinoflagellata : Syndinidae), par ses caractéristiques morphologiques : structure plasmodiale des éléments, noyaux de type dinocaryon contenant cinq chromosomes et apparente absence de membrane nucléaire (Chatton et Poisson, 1931; Newman et Johnson, 1975 et Mac Lean et Ruddell, 1978).

L'identification d'*Haematodinium* sp. chez l'étrille ainsi que chez le tourteau accroît donc le nombre des espèces hôtes.

Le cycle n'a pu être entièrement décrit et la spore n'a pas été repérée au cours des différents prélèvements réalisés. Cela est peut être un signe distinctif de l'*Haematodinium* sp. de la région étudiée. Il en est de même de l'*Haematodinium* sp. américain. Aucune dinospore n'a été décelée à l'Est des Etats-Unis (Mac Lean et Ruddell, 1978; Newman et Johnson, 1975) alors que celle-ci a été mise en évidence chez le crabe d'Alaska *Chionoecetes bairdi*.



Les pourcentages d'infestation estimés sur des animaux vivants prélevés dans des captures au chalut sont très élevés (40 % en moyenne). Cet engin, peu sélectif, donne une idée du taux réel de parasitisme au niveau de la population d'étrilles, contrairement au casier qui ne capture pas les individus affaiblis. Les taux d'infestation obtenus n'ont rien de comparable avec les parasitoses rarissimes évoquées par Chatton et Poisson en 1931 sur les côtes françaises sur *Carcinus maenas* et *Liocarcinus depurator*. Plus récemment, ils dépassent le taux mensuel le plus important observé sur *Callinectes sapidus* en Floride (30 %) (Newman et Johnson, 1975) mais sont globalement moins élevés que ceux observés sur le crabe d'Alaska *Chionoecetes bairdi* (Eaton, Love, Botelho, Meyers, Imamura et Koeneman, 1991).

C'est au printemps et à l'automne que les taux d'infestation sont les plus importants.

Les taux et surtout les degrés d'infestation importants tous les hivers de même que la diminution nette d'étrilles parasitées entre par exemple décembre 1991 et janvier 1992 (taux passant de 68 % à 0 %) suggèrent une mortalité en masse des étrilles infectées. La sporulation pourrait bien avoir lieu à cette époque de l'année libérant les spores susceptibles à leur tour d'infester les animaux préférentiellement lorsqu'ils sont en période de mue au printemps comme les résultats tendent à le démontrer. En effet, à ce moment précis, les animaux sont particulièrement vulnérables et les parasites ont la possibilité de pénétrer facilement par l'épiderme ou les branchies par exemple. Les étrilles de petite taille étudiées d'un point de vue sanitaire en février 1987 ont un taux de parasitisme supérieur à celui des adultes pêchées au chalut. Par contre pour les autres mois de l'année, les jeunes sont toujours moins parasités que les autres. La différence peut être due au site plutôt qu'à l'âge des individus, les juvéniles étant toujours récoltés en zone intertidale, ou bien dépendre du laps de temps séparant la pénétration du parasite dans l'animal et la visualisation de celui-ci au niveau cardiaque. La diminution du pourcentage d'animaux parasités infestés en été peut être reliée à l'échantillonnage, notamment si la maladie se propage par foyer et il est possible qu'une guérison partielle des animaux soit elle-même dépendante des conditions externes.

Nos observations rejoignent celles des pêcheurs sur ce point : le recrutement a bien lieu au printemps; les étrilles grossissent normalement, puis en hiver, quand elles sont commercialisables, elles "disparaissent". Cette "disparition" correspond à la mortalité massive qui libèrerait les spores dans le milieu naturel.

L'expérience menée au laboratoire fin mars 1987 concernant les différences de taux de parasitisme entre des étrilles moribondes d'une part et des animaux vigoureux d'autre part n'ont pas été concluantes. Il en est de même de la deuxième expérience relative à une mortalité supposée différente entre des animaux sains et des individus parasités. En effet, les mortalités massives se produisent en hiver, époque à laquelle les degrés d'infestation sont très élevés (\*\*\*). C'est d'ailleurs à cette époque de l'année que les tissus des étrilles peuvent avoir un aspect déliquescents. La capturabilité des animaux est modifiée particulièrement à ce moment. Il se peut que le froid agisse en synergie en affaiblissant les crabes déjà fragilisés par le parasite.

A la fin de l'hiver ou au printemps, la maladie évolue et met des mois avant d'avoir une action pathogène. Cette observation est corroborée par la lenteur de progression de la maladie lors de la deuxième expérience. La mortalité enregistrée au bout d'un mois correspond vraisemblablement au stress. La cinétique d'infestation est relativement rapide : dans la deuxième expérience, neuf individus considérés comme sains au départ par ponction d'hémolymphe développent la maladie en un mois. Ces animaux étaient soit vraiment sains au départ et ils ont contracté dans ce cas la maladie par voisinage, soit parasités mais de façon non détectable. La première éventualité signifierait que l'haematodiniose pourrait se transmettre par proximité à l'état végétatif, ce qui est plausible d'après les observations de Meyers *et al.* en 1990. Une seconde explication peut provenir du choix de la technique de dépistage puisque la mise en évidence de la maladie sur les étrilles sacrifiées a été réalisée sur empreinte cardiaque, technique plus fiable que le prélèvement d'hémolymphe.

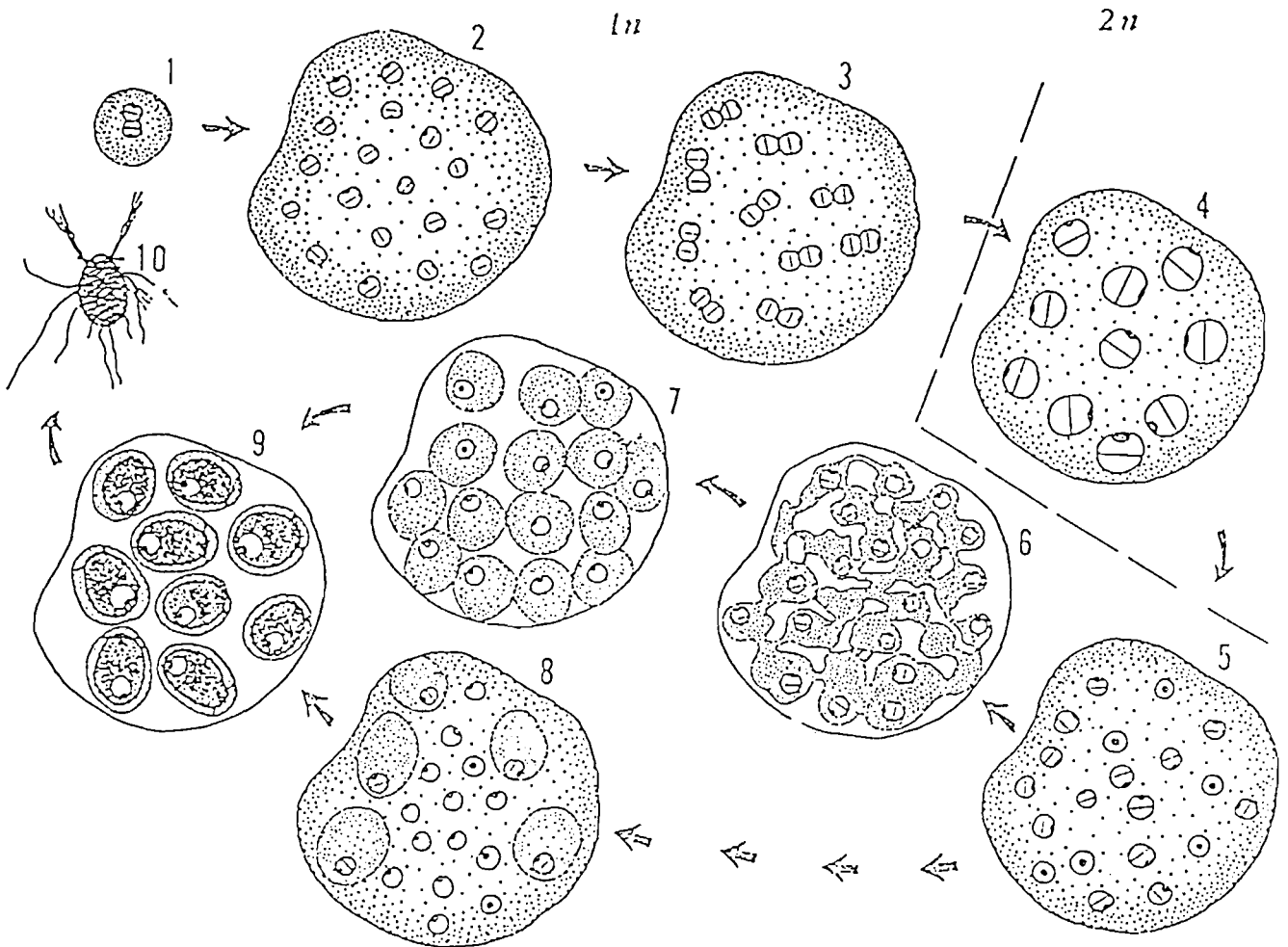
La maladie provoque des mortalités essentiellement en hiver, chez l'étrille de même que chez le tourteau (Latrouite *et al.*, 1988). En outre, la différence de taux de parasitisme entre les lots d'individus pêchés au casier et ceux pêchés au chalut suggère que le parasite modifie la

capturabilité des étrilles pêchées au casier. Les effets histopathiques sont très marqués et indiquent que ce parasite peut être hautement pathogène à l'échelle de l'individu. Au laboratoire, sur la base des expériences menées et des essais préliminaires d'infestation expérimentale, la virulence de cette maladie n'a pu être établie. Cependant, les travaux de Meyers, Koeneman, Botelho et Short en 1991 le rendent responsable d'une perte commerciale significative pour le crabe d'Alaska. Hautement pathogène, il est capable de décimer les populations de ce Crustacé. Dans le secteur du Mor-Braz, ce parasite est à l'origine de mortalités massives. Les pertes économiques, comme il est indiqué plus loin, sont considérables. Son impact est à prendre en compte au niveau de toute gestion rationnelle des pêcheries.

Au niveau taxonomique, l'*Haematodinium* sp d'étrille et celui du tourteau ont des caractères en communs. Les réactions antigènes-anticorps laissent apparaître des épitopes identiques mais il est impossible d'affirmer que ce sont les deux mêmes parasites sur la base uniquement des anticorps polyclonaux. Il conviendrait de produire des anticorps monoclonaux spécifiques de chaque *Haematodinium* sp. et de les comparer entre eux. En effet, il est primordial d'un point de vue épidémiologique de déterminer s'il s'agit d'un seul parasite susceptible d'infecter deux hôtes différents.

D'autre part, la présence de l'*Haematodinium* sp. modifie les profils électrophorétiques des étrilles et des tourteaux parasités. Les bandes caractéristiques apparaissant sur des individus parasités peuvent provenir soit du parasite en lui-même soit d'une réaction immunitaire des cellules sanguines vis-à-vis de celui-ci. L'observation des différents profils obtenus sur l'hémolymphe totale permet un diagnostic de l'état sanitaire des individus soit sains soit fortement parasités. Par contre, les migrations électrophorétiques à partir d'animaux moyennement parasités et à partir de cellules ou de plasma sont d'une interprétation plus difficile et mériteraient d'être approfondies.

Le deuxième parasite découvert a été positionné dans le genre des Haplosporidies, selon les caractères suivants: cellules uninuclées ou sous forme de plasmodes de taille inégale, présence d'haplosporosomes.



1 : Plasmode

2 - 3 - 4 : Sporontes : appariement des noyaux et caryogamie. Les cellules passent de l'haplophase à la diplophase

5 : Méiose

6 : Cytokinèse : le syncytium est formé : le cytoplasme se condense autour de chaque noyau pour former des sporoblastes uninucléés

8 : De façon moins significative, les sporoblastes ou les sporoplasmes proviennent du clivage du protoplaste du sporonte (8). A l'intérieur, le clivage des sporoblastes produit du sporoplasme entouré par du cytoplasme uninucléé. La membrane de la spore est ensuite formée (9) et la spore mature (10)

**Figure 4-12 : Cycle d'une haplosporidie (*Minchinia* sp.) chez le crabe *Panopeus herbstii* d'après Perkins**

Etant donné les faibles degrés d'infestation à l'échelle de l'individu, et les taux de parasitisme à peu près constants au cours de l'année, l'étude n'a pas été poussée. En outre, il ne semble pas modifier la capturabilité des étrilles car les taux d'animaux parasités ne dépendent pas de l'engin utilisé. Ce parasite est considéré comme bénin à la fois à l'échelle de l'individu et à celle de la population.

Le cycle de ce parasite apparenté au genre haplosporidie est mal connu. Les cellules observées, haploïdes, uniclées ou plasmodiales, grossissent progressivement. Elles s'apparient et leurs noyaux fusionnent pour donner des plasmodes à  $2n$  chromosomes. Il s'ensuit une méiose, puis une cytokinèse. Les sporoblastes formés sont à l'origine des futures spores libérées dans le milieu (figure 4-12).

En conclusion, le Mor-Braz, bien plus que les autres secteurs étudiés (Ouest de la Bretagne, Baie de Seine), est sujet à au moins deux maladies de protozoaires en ce qui concerne l'étrille. Ces maladies atteignent dans ce secteur particulier des niveaux élevés.

L'hypothèse la plus plausible de l'anéantissement du stock d'étrilles serait donc une épidémie massive.

## **CONCLUSION**



## 5. CONCLUSION GENERALE

Ce travail avait pour but de mieux comprendre la dynamique de population de l'étrille dans le Mor-Braz à partir de données relatives à l'environnement, à la production, à la biologie et enfin à la pathologie, ceci dans l'optique d'améliorer la gestion des stocks, voire de pouvoir modéliser.

Cette espèce avait en effet une importance économique notable dans ce secteur : elle constituait la base d'activité permanente d'une quarantaine de caseyeurs qui débarquaient 700 tonnes en 1984.

Or cette étude, initialement conçue pour optimiser et développer la production, a mis rapidement en évidence l'effondrement du stock d'étrilles à partir de l'année 1986 dans le Mor-Braz, sur la base d'une évaluation fiable des débarquements. Dans le but d'obtenir des chiffres de production le plus proches possible de la réalité, plusieurs méthodes ont été comparées entre elles dont notamment : un échantillonnage stratifié au niveau des différentes stations maritimes et une évaluation de la production à partir d'une enquête auprès des pêcheurs. Au regard de chiffres de production obtenus en particulier à partir de carnets de pêche, cette méthode s'est finalement révélée la plus efficace compte tenu d'une certaine imprécision sur le calendrier et l'effort de pêche, le nombre de sorties dans le mois et les rendements. A l'avenir, il serait souhaitable que les pêcheurs tiennent à jour des carnets de pêche, ce qui faciliterait grandement l'évaluation de la production. Ce problème est le même pour beaucoup d'espèces côtières.

Les chiffres provenant des débarquements des chalutiers sont par contre à la fois facilement accessibles et assez exacts car ces bateaux vendent pratiquement toute leur pêche en criée.

Dans tous les cas, les chiffres sont concordants et indiquent une baisse catastrophique de la production dès 1986.

L'explication la plus naturelle à ce genre de phénomène est souvent relative aux conditions physico-chimiques ou hydroclimatiques. Or, lorsqu'on se réfère seulement aux températures et salinités relevées en



1986 et 1987, celles-ci, même si elles ont légèrement varié d'une année sur l'autre, sont comparables à celles enregistrées en 1976 et 1985, années de référence. Bien que les interactions entre la pêche et ces différents facteurs soient très complexes, ces quelques paramètres étudiés n'ont pas atteint des valeurs extrêmes pouvant expliquer à eux seuls une mortalité massive des étrilles.

De même, un phénomène d'anoxie comme celui ayant eu lieu en 1982 ne s'est *a priori* pas produit. Le fait qu'aucune mortalité sur d'autres espèces benthiques dans la région n'ait été signalée en 1986 et 1987 corrobore cette hypothèse et met en relief un problème spécifique lié à ce Décapode.

Afin de voir si la chute de production trouve son origine dans un problème de surpêche ou plus généralement se trouve liée à des caractéristiques biologiques, le cycle de l'étrille a été décrit.

En ce qui concerne la reproduction, il a été démontré, à partir de relations allométriques et d'histogrammes de femelles grainées, que les femelles étaient pubères (maturité physiologique) dès 27 mm et que la longueur de maturité fonctionnelle était de 31 mm environ. La taille de maturité physiologique est légèrement inférieure - de 4 mm en moyenne - à celle observée en Angleterre par Choy et Norman et - de 13 mm - en Espagne par González Gurriarán.

Comme chez les Brachyours en général, la fécondation a lieu en été, juste après la mue des femelles, lorsque les ovaires sont au repos. La copulation précède la ponte de plusieurs mois et le sperme est emmagasiné dans une spermathèque. Les zones de frayères ont été situées sur la base de nos fréquentes sorties en mer et d'observations concordantes de la part de nombreux pêcheurs. Celles-ci se situeraient donc au large des côtes, dans des zones sablo-vaseuses et une étrille de 45 mm pond 200 000 oeufs en moyenne.

A partir notamment d'observations dans le milieu naturel sur le moment de la ponte et le développement des oeufs, et au laboratoire sur l'évolution des ovocytes selon leur stade chez les femelles grainées ou non, il a été démontré que les étrilles pouvaient effectuer plusieurs pontes au cours d'une même saison : la majorité d'entre elles pond une

première fois en fin d'année et 50 % à 60 % de celles-ci effectuent une deuxième ponte au printemps, donnant naissance à des individus qui ne pourraient pas à leur tour être pubères avant le printemps suivant. La faculté de pondre plusieurs fois au cours d'une même année a été également observée en Espagne par González Gurriarán (1985), en Angleterre par Choy (1986) et par Norman (1989).

En ce qui concerne la croissance, les observations en laboratoire et en milieu naturel mettent en évidence des taux d'accroissement à la mue de l'ordre de 20 % pour les animaux adultes, sans influence du sexe d'après le test de Kruskal-Wallis, mais avec une influence de la captivité, bien que celle-ci n'apparaisse pas de façon évidente graphiquement.

Au laboratoire, la période de jeûne des étrilles au moment de la mue est de l'ordre de 14 jours, qui correspondrait à une période de non-capturabilité au casier.

Les mues ne sont pas synchrones au niveau des deux sexes, les mâles muant massivement en juin et les femelles plus tardivement à partir du mois de juillet. Une seconde mue en automne concerne une partie de ces individus seulement, en particulier ceux qui mesurent entre 35 et 45 mm de longueur.

De façon à avoir des données complémentaires sur la croissance et sur les migrations, il a été tenté de mettre les techniques du "toggle-tag" et du "suture-tag" au point sur cette espèce. Ces tentatives se soldèrent par un échec, les étrilles perdant leur marque ou mourant. Pour l'instant, le seul marquage susceptible d'être performant consiste en une marque magnétique à insérer dans le muscle et qui ne part pas à la mue. Cette technique a été tentée sur le homard avec peu de succès, car un faible taux de retour a été enregistré (Latrouite, comm. pers.). De plus, cette technique, lourde, s'accompagne de moyens de détection coûteux et à mettre en place aux niveaux des ports de débarquement. Pour l'instant, la technique de marquage de l'étrille par un moyen fiable reste donc encore à découvrir.

Cependant, à partir de ces données de laboratoire et de terrain, le cycle de l'étrille a pu être décrit sur la base de deux pontes :

- Une ponte majoritaire qui donne naissance à des individus (cohorte 1) arrivant à maturité dès leur premier hiver.
- Une ponte minoritaire décalée de trois mois environ par rapport à la précédente et donnant des individus (cohorte 2) matures au printemps suivant.

Ces deux pontes expliquent la difficulté d'interprétation des histogrammes par des méthodes numériques comme NORMSEP. Celle-ci, compte tenu des contraintes importantes que nous venons d'évoquer, a cependant appuyé les hypothèses de croissance émises dans la plupart des cas.

Pour ce qui est de la méthode ELEFAN , elle a permis de proposer des paramètres de croissance K et L<sub>oo</sub> (K = 0,55 pour les mâles et 0,7 pour les femelles; L<sub>oo</sub> = 82 mm pour les mâles et 75 mm pour les femelles). Cette méthode justifie notre schéma de croissance chez les mâles mais surestime la croissance des femelles en raison du paramètre K élevé chez celle-ci. Il faut souligner que cette technique repose sur l'hypothèse d'une croissance selon le modèle de Von Bertalanffy, pas bien adapté à la croissance des Crustacés.

Nos observations font apparaître qu'à un an, à partir de la date anniversaire, la femelle mesurerait 30 mm, à 2 ans 42 mm et à 3 ans 50 mm; et le mâle respectivement 39 mm, 56 mm et 60 mm. Les femelles muant avec un mois de décalage par rapport aux mâles, leur âge se trouve donc décalé d'une mue par rapport à leurs congénères.

Pour corroborer cette hypothèse de croissance, il serait souhaitable de procéder à des analyses de radioactivité sur des carapaces d'âge connu comme cela se pratique depuis peu de temps sur des espèces commercialement importantes comme le tourteau *Cancer pagurus* (Latrouite, comm. pers.), la langoustine *Nephrops norvegicus* (Latrouite et al., 1991) et l'araignée de mer *Maia squinado* (Le Foll et al., 1987 et 1989). Cette dernière technique, bien que lourde et coûteuse est la plus fiable à l'heure actuelle et permet de mieux décomposer les histogrammes de structure de taille.

Ainsi, d'après ce qui précède, l'effondrement du stock d'étrilles est très difficilement imputable à un problème de surpêche.

En effet, si , de 1970 à 1980, le nombre de casiers a bien triplé pour atteindre le chiffre de 1 135 000 par an, entre 1980 et 1985 par contre, il a stagné puis a été progressivement divisé par plus de deux fois jusqu'en 1988 où il n'est plus que de 520 000 environ.

Si la surpêche avait dû se produire, cette espèce ayant une croissance rapide, ses effets auraient probablement été perceptibles avant 1985, ce qui n'est pas le cas.

En outre, l'étrille se trouvant mature dès sa première année de vie à environ 30 mm, elle n'est pratiquement pas pêchée en dessous de sa taille de première reproduction, comme les captures à la fois à bord des caseyeurs et des chalutiers le montrent. Cela assure donc un renouvellement minimum du stock. Et de plus, un problème de surpêche ne pourrait pas expliquer la mortalité des étrilles dans les casiers ou les chaluts. La cause de l'effondrement de la production a donc une autre origine.

Devant ces constatations et connaissant la responsabilité de certains agents pathogènes dans des épidémies massives, une recherche a été menée en ce sens.

Lors des premiers examens histologiques menés sur des animaux moribonds, il a été mis en évidence une infestation parasitaire dans la cavité générale.

Par ses caractéristiques morphologiques, ce parasite a été apparenté au genre *Haematodinium* sp. (Chatton et Poisson, 1931; Newman et Johnson, 1975 et Mac Lean et Ruddell, 1978). Son ultrastructure révèle l'existence d'une membrane nucléaire visible à certains endroits et le nucléoplasme, composé de zones claires et foncées, contient des amas de chromatine typique des dinoflagellés. Une comparaison morphologique avec l'*Haematodinium* sp. de tourteau a conduit aux mêmes caractéristiques globales, mettant en relief la présence de trichocystes chez ce dernier qui ne sont pas apparus chez l'*Haematodinium* sp. d'étrille.

Afin d'étayer l'hypothèse relative à l'implication de ce parasite dans le syndrome et les mortalités d'étrilles, des études anatomopathologiques et épidémiologiques ont été réalisées.

Concernant le premier point, les données histologiques montrent que l'*Haematodinium sp.* provoque de nombreuses altérations de tissus qui aboutissent à leur destruction. A l'échelle macroscopique, les tissus apparaissent crèmeux et déliquescents rendant, après cuisson, les étrilles inconsommables.

L'étude épidémiologique réalisée à intervalles réguliers entre juin 1986 et septembre 1987, puis ponctuellement jusqu'en 1992 révèle, quelles que soient les années, des taux élevés (40 % en moyenne) dans des captures au chalut - Cet engin de pêche, par sa non sélectivité, donne en effet une meilleure image du taux de parasitisme que le casier-. Ces pourcentages dépassent le taux mensuel le plus important observé sur *Callinectes sapidus* en Floride (30 %) (Newman et Johnson, 1975), mais sont globalement moins élevés que ceux observés sur le crabe d'Alaska *Chionoecetes bairdi* (Eaton *et al.*, 1991).

Cette abondance actuelle n'a rien de comparable avec les observations, en 1931, de Chatton et Poisson, qui évoquaient la rareté de ce parasite sur les côtes françaises chez *Carcinus maenas* et *Liocarcinus depurator*. Depuis cette date, la maladie a progressé de façon très importante, en particulier dans le Mor-Braz, où les taux sont, de loin, les plus élevés par rapport aux autres zones géographiques étudiées (Baie de Seine, Ouest de la Bretagne) et il est difficile, à l'heure actuelle, d'expliquer la cause de ce développement et de déterminer le moment où la maladie s'est propagée. Il est cependant possible d'envisager que cette explosion soit due à une augmentation de nutriments dans la Baie de Vilaine : leur concentration a été multipliée par deux entre 1962 et 1985 (Le Bris, 1988), entraînant peut-être une concentration plus forte de dinoflagellés.

Un test  $X^2$  réalisé entre les taux de parasitisme selon différents engins de pêche a été effectué et révèle, pour une même période et des sites voisins, que ceux-ci sont significativement plus élevés au seuil de 5 % dans des pêches au chalut qu'au casier; ceci est à mettre en rapport avec une probable diminution de l'activité des étrilles parasitées.

Les degrés d'infestation, moyens au cours de l'année, sont particulièrement importants tous les hivers, époques auxquelles les étrilles deviennent, pour certaines d'entre elles, inconsommables. Et la diminution nette d'étrilles parasitées entre d'une part octobre 1986 (55 %) et janvier 1987 (9 %) et d'autre part entre décembre 1991 (68 %) et janvier 1992 (0 %) suggère une mortalité massive des animaux infectés en période hivernale.

De plus, les relations établies entre les taux de parasitisme et les rendements ou le froid sont très nettes : le froid agirait en synergie avec la maladie en affaiblissant ou en tuant les individus déjà fragilisés par le parasite.

La sporulation, si elle existe, pourrait avoir lieu à cette époque de l'année libérant les spores susceptibles à leur tour d'infester les animaux préférentiellement lorsqu'ils sont en période de mue au printemps comme les résultats tendent à le démontrer, puisqu'en effet, le pourcentage d'animaux mous parasités est, d'après un test  $X^2$ , significativement plus important que celui des autres animaux. Les étrilles molles sont très vulnérables et les parasites ont la possibilité de pénétrer facilement par l'épiderme ou les branchies par exemple.

Enfin, il est important de noter que l'*Haematodinium* sp. s'attaque aux juvéniles, les plus petits animaux trouvés malades mesurant 15 mm, ce qui met en péril le recrutement à venir.

Ces observations corroborent celles des pêcheurs qui se plaignent de "disparition" des étrilles adultes en hiver lorsqu'ils ont perçu une "apparence", c'est-à-dire un recrutement en automne.

Ces examens en milieu naturel suggèrent une évolution lente de la maladie. Cela a été prouvé au laboratoire sur la base de plusieurs expériences menées jusqu'à trois mois. Par contre, la cinétique

d'infestation apparaît rapide puisqu'en moins d'un mois, des animaux considérés comme sains au départ au niveau de l'hémolymphe, ont contracté la maladie de façon détectable mais ceci est à interpréter avec précaution car la mise en évidence de la maladie sur des étrilles sacrifiées a été réalisée sur empreinte cardiaque, technique plus fiable que le prélèvement d'hémolymphe.

Dans le but de vérifier le rôle du parasite dans le syndrome et les mortalités, des essais d'infestation expérimentales ont été entrepris à plusieurs reprises sur des animaux sains provenant de la Baie de Seine, zone indemne de maladie. Les résultats n'ont pas été concluants mais il faut rappeler que très peu de maladies d'invertébrés marins ont pu être reproduites au laboratoire. En effet, les méthodes de pathologie expérimentale sont encore souvent traumatisantes et les stress de manipulation semblent induire des réactions immunitaires. Nous ne sommes donc pas encore en mesure de préciser la manière exacte dont la maladie se propage. A l'Est des Etats-Unis, en 1975, Newman et Johnson puis en 1978 Mac Lean et Ruddell n'ont pas réussi à mettre en évidence la présence d'une dinospore. Meyers *et al.* en 1990 suggèrent que l'haematodiniose peut se transmettre par proximité à l'état végétatif. Par contre, en 1991, Meyers *et al.* décrivent la dinospore provenant du crabe *Chionoecetes bairdi*. La présence ou au contraire l'absence de celle-ci serait peut-être à relier à la zone géographique.

En définitive, sur la base des observations histologiques et épidémiologiques, nous concluons que ce parasite a joué un rôle manifeste dans l'anéantissement du stock d'étrilles en période hivernale dans le Mor-Braz. Ces conclusions rejoignent celles de Meyers *et al.* en 1991 qui le rendent responsable d'une perte commerciale significative pour le crabe d'Alaska *Chionoecetes bairdi*.

A partir de toutes les observations réalisées au laboratoire et dans le milieu naturel, nous sommes en mesure de proposer le cycle suivant :

- Si la sporulation existe, la libération des spores a lieu dans le milieu en hiver, après la mort des animaux malades. Elles infestent de préférence les animaux mous au printemps, et quel que soit le sexe des individus. La maladie se développe alors jusqu'en hiver où les degrés d'infestation importants à l'échelle de l'individu ont un effet pathogène, accentué par le froid qui agit en synergie avec le parasite.

- Si la transmission se fait par voie végétative, le cycle est le même avec une contagion également encore favorable au printemps, en période de mue.

Enfin, la mise en évidence de ce parasite chez l'étrille, le tourteau *Cancer pagurus* (Latrouite *et al.*, 1988), de même que chez l'araignée de mer *Maia squinado* accroît le nombre d'hôtes.

Et il a été montré, à l'aide de techniques sérologiques, que le parasite qui infeste l'étrille est différent de celui qui a été observé chez le tourteau, ce qui indique qu'il ne s'agit pas d'hôtes alternés.

Le deuxième parasite découvert, en association ou non avec l'*Haematodinium sp.* a été classé dans le genre des Haplosporidies. Les taux de parasitisme étant à peu près constants sur l'année et les degrés d'infestation se maintenant à un niveau bas en moyenne, ce parasite apparaît donc comme endémique à l'échelle à la fois de l'individu et de la population. Nous ne pouvons cependant pas exclure que l'Haplosporidie puisse être impliquée dans le syndrome, indépendamment ou en relation avec l'autre protozoaire. Le cycle de ce parasite n'est que partiellement connu.

Ainsi, l'étrille dans le Mor-Braz est sujette à au moins deux maladies de protozoaires qui atteignent des niveaux élevés. Cette zone est particulièrement touchée par l'Haematodinirose qui a une action néfaste sur la vie des animaux atteints.

Il est important de prendre en compte le phénomène de pathologie dans l'extinction presque total de ce stock mais il n'a pas été possible d'utiliser un modèle structural de dynamique de population car les échantillonnages ont eu lieu à un moment où la population ne se trouvait pas à l'équilibre. Néanmoins, la démarche que nous avons adoptée peut permettre, dès que cette condition sera remplie, une simulation à partir de modèles déjà existants.

Alors que les recherches sur la pathologie des invertébrés marins d'intérêt aquacole sont en pleine phase d'expansion et se réfèrent aux connaissances en pathologie des insectes et des plantes, il semble nécessaire de se préoccuper des espèces pêchées en mer. Ce travail a essayé de créer des liens entre des thèmes et des équipes de recherches



spécialisées dans des domaines spécifiques tels que l'écologie, l'halieutique et la pathologie. Cette démarche s'inscrit dans une nouvelle perception des programmes de recherches relatifs aux organismes marins en particulier d'intérêt économique comme la pêche ou l'aquaculture.

Ainsi, chez les poissons marins d'intérêt halieutique, de nombreuses études épidémiologiques sont actuellement en cours en raison d'une apparente augmentation des maladies infectieuses, en termes d'étiologies et de prévalences. Ces recherches sont généralement développées en relation avec les programmes sur les modifications de l'environnement afin de déterminer dans quelle mesure celles-ci favorisent ces infestations. A titre d'exemple, Moeller *et al.* en 1992 relie différentes maladies de poissons à des problèmes d'environnement à l'échelle de la "Wadden Sea" au Pays-Bas. Par ailleurs, certains pathologistes considèrent que l'évaluation sanitaire des espèces marines pourrait refléter l'état de l'environnement. Vethaak *et al.* en 1992 utilisent ainsi les maladies de poissons pour surveiller l'environnement en Mer du Nord principalement et en France, l'IFREMER étudie le dragonnet *Callionymus lyra* Linnaeus qui réagit de façon très sensible, au niveau des enzymes de son foie, aux polluants traces présents dans l'eau de mer. Enfin, compte tenu des enjeux économiques liés aux activités de pêche, il est progressivement considéré que le suivi sanitaire des populations naturelles exploitées sera nécessaire afin de prévoir ou du moins rapidement déceler des risques d'épidémie, ceci afin de mettre en place des mesures adaptées à la pérennité des activités halieutiques.

Dans le cas des Crustacés élevés comme les crevettes ou exploités comme les crabes, les recherches n'en sont qu'à leur début et ce travail conduit à prendre en compte l'impact potentiel que peuvent avoir certains agents pathogènes sur de telles populations. A terme, il serait intéressant d'arriver à suivre l'épidémiologie des populations sauvages afin de déterminer le rôle de la pathologie en tant que facteur de régulation et de mettre en évidence le cas échéant des phénomènes cycliques, comme chez les insectes par exemple (Fuxa et Tanada, 1987), et en tout cas être capable de déceler rapidement un phénomène épidémique (voire de le prévoir).

En conclusion, chez de nombreuses espèces pêchées, il sera souhaitable, à l'avenir, de considérer de nombreux facteurs tels que le milieu environnemental, l'évolution de la production, les données de biologie et de pathologie afin de mieux cerner leur dynamique de population, et de prévenir toute épidémie.

## **BIBLIOGRAPHIE**

## BIBLIOGRAPHIE

- Abeloos M., 1932. Hyper-régénérations dans les articles distaux des pinces de *Portunus puber*. *L. Bull. Soc. Zool. Pr.*, **11**: 209-218.
- Aiken B. H., S. Waddy, 1976. Controlling growth and reproduction in the American lobster *Ecmarus americanus*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **30** : 1327-1334..
- Aiken D.E., 1969. Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle. *Science*, **164** : 164-155.
- Aiken D.E., 1980. Molting and growth. *In* : J.S. COBB and B.F. PHILPIS (eds.). The biology and Management of Lobsters. vol. 1. Academic Press. New York : 91-147.
- Allen J.A., 1967. The fauna of the Clyde Sea Area Crustacea : Euphausiacea and Decapoda with an illustrated key to the British species. *Scott. Mar. Biol. Assn.* 116pp.
- ap. Rheinallt T., 1986. Size selection by the Crab *Liocarcinus puber* feeding on mussels *Mytilus edulis* and on the shore crabs *Carcinus maenas* : the importance of mechanical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **29** (1) : 45-53.
- ap. Rheinallt T, R. N. Hughes, 1985. Handling methods used by the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* when feeding on molluscs and shore crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25** : 63-70.
- Armstrong D.A., D.V. Buchanan, R. S. Caldwell, 1976. a mycosis caused by *lagedinium sp.* in laboratory-reared larvae of the dungeness Crab, *Cancer magister*, and possible chemical treatments. *J. Invertebr. Pathol.*, **28** : 329-336.
- Armstrong D.A., E. M. Bureson, A. K. Sparks, 1981. A ciliate infection (*Paranophrys sp.*) in laboratory-held Dungeness Crabs, *Cancer magister*. *J. Invertebr. Pathol.*, **37** : 201-209.
- Atkins D., 1954. Further notes on a marine member of the Saprolegniaceae, *Leptolegnia marina sp.*, infecting certain invertebrates. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **33** : 613-625.
- Audigé P., 1927. Un nouveau cas de dystrophie d'une patte ravisseuse de *Portunus puber*. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **9** : 48-53.
- Autissier I., A. Coum, J. P. Cuillandre, G. Veron, 1981. Étude préalable à la gestion des stocks de crustacés en Bretagne. Comité Régional des Pêches et Cultures Marines de Bretagne (CORPECUM). Rennes 558 pp et annexes 98 pp.
- Bailey F, J. Elnor R.W., 1987. Norwest atlantic snow crab fisheries : lessons in research and management. *In* : CADDY. 1989. Marine invertebrate fisheries : their assessment and management. Ed John Wiley & sons. New York.

- Bang F., 1970. Disease mechanisms in crustacean and marine arthropods. In "A symposium on diseases of fishes and shellfishes" (S.F. Snieszko, ed.) American Fisheries Society. Washington D.C. In Couch J.A. 1983. Diseases caused by Protozoa. In The Biology of Crustacea. vol 6.
- Bang F.B., 1971. transmissible disease, probably viral in origin, affecting the amebocytes of the european Shore Crab, *Carcinus maenas*. Infection and Immunity, **Apr. 1971** : 617-623.
- Baross J.A., P. A. Tester, R. Y. Morita, 1978. incidence, microscopy, and etiology of exoskeleton lesions in the Tanner Crab, *Chionoecetes tanneri*. J. Fish. Res. Board Can., **35** : 1141-1149.
- Bazin F., P. Monsarrat, J.R. Bonami, G. Croizier, G. Meynadier, J. M. Quiot, C. Vago, 1974. Particules virales de type baculovirus observées chez le crabe *Carcinus maenas*. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., **38 (2)** : 205-208.
- <sup>1</sup>Bêlehrádeck J., 1935. Temperature and living matter. Protoplasma Monogr., **8** : 1-277.
- Bêlehrádeck J., 1957. Physiological aspects of heat and cold. Ann. Rev. Physiol. **19** : 59-82.
- Bennett D.B., 1974. Growth of tege edible crab (*Cancer pagurus*) off South -West England. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., **54** : 803-823.
- Bennett D. B., 1979. Population assessment of the edible crab (*Cancer pagurus* L.) fishery off southwest England. Rapport P-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mar., **175** : 229-235.
- Berrill M., M. Arsenault, 1982. The life cycle of the green crab *Carcinus maenas* at the northern end of its range. J. Crust. Biol., **2 (1)**: 31-39.
- Bhattacharya, C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. Biometrics, **23 (1)**:115-135.
- Bigot J.L., 1971. Identification des zoés de tourteau (*Cancer pagurus*) et d'étrille (*Macropipus puber*). Comparaison avec d'autres zoés de morphologie très voisine.
- Bland C. E., H. V. Amerson. 1974. Occurence and distribution in North Carolina Waters of *Lagenidium callinectes* Couch, a Fungal Parasite of Blue Crab Ova. Chesapeake Sci., **15** : 232-235.
- Boër M., 1988. Séparation des composantes gaussiennes d'un histogramme. In : Approche statistique de l'analyse des fréquences de taille en halieutique. Thèse d'Université Paris VII.

---

<sup>1</sup> non consulté

- Bonami J.R., 1976. Virus from crustaceans and annelids : our state of knowledge. *In Diseases Caused by Viruses, Rickettsiae, Bacteria, and Fungi. In : The Biology of Crustacea.* 1983. Vol 6. Pathobiology. A.J. PROVENZANO. Acad. Press.
- Bonami J. R., 1977. Les maladies virales des crustacés et des mollusques. Océanis, **3** : 5.
- Bonami J. R. and C. VAGO, 1971. A virus of a new type pathogenic to Crustacea. Experientia, **27** : 1363-1364.
- Bonami J. R., C. Vago et L. L. Duthoit, 1971. Une maladie virale chez les Crustacés décapodes due à un virus d'un type nouveau. C. R. Acad. Sci., Ser. D. **272** : 3087-3088.
- Bonami J.R., 1973. Recherche sur la paralysie virale du crustacé Décapode *Macropipus depurator* L. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., **37** (3) : 387-389.
- Bonami J.R., J.C. Veyrunes, F. Cousserans, C. Vago, 1975. Ultrastructure, développement et acide nucléique du virus S du crustacé décapode *Macropipus depurator* L. C.R. Acad. Sc. Paris, **280**.
- Bonami J.R., M. Comps, J.C. Veyrunes, 1976. Étude histopathologique et ultrastructurale de la paralysie virale du crabe *Macropipus depurator* L. Rev. Trav. Inst. Pêches marit.; **40** (1) : 139-146.
- Borja Yerro A., 1988. La poblacion de necora, *Liocarcinus puber* Linneo (1767) (Decapoda, Brachyura) en la costa vasca (N. Espana). Inv. Pesq. **52** (2) : 277-281.
- Boschma H., E. Haynes, 1969. Occurence of the rhizocephalan *Briarosaccus callosus* Boschma in the king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the Northeast Pacific Ocean Crustaceana, **16** : 97-98.
- Briggs P. T., F. M. Mushacke, 1979. The american lobster in western Long Island Sound. N. Y. Fish game, **26** : 59-86.
- Brown G.G., 1966. Ultrastructural studies of sperm morphology and sperm egg interaction in the decapod *Callinectes sapidus*. J. Ultrastruct. Res., **14** : 425-440.
- Calman W.T., 1913. Two cases of abnormal appendages in crabs. Ann. Mag. nat. Hist., **11** : 399-404.
- Cassie R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis frequency distributions. Aust. J. mar. Freshwater Res., **5** : 513-522.
- Chassard-Bouchaud C., M Hubert, 1975. Sur l'existence de vésicules de réticulum endoplasmique lisse dans l'organe Y de *Carcinus maenas* L. (Crustacé Décapode). C. R. Acad. Sci., Ser. D **281** : 707-709.

- Chassard-Bouchaud C., M Hubert, J.R. Bonami. 1976. Particules d'allure virale associées à l'organe Y du Crabe *Carcinus maenas* (Crustacé, Décapode). C. R. Acad. Sc. Paris, **282**.
- Chatton E., A. Lwoff, 1926. Les *Synophrya* infusoires parasites internes des crabes. Leur évolution à la mue. Leur place parmi les *Foettingeriidae*. C. R. Acad. Sci. Paris, **183** : 1131-1134.
- Chatton E., A. Lwoff, 1927. Le cycle évolutif de la *Synophrya hypertrophica* (cilié Foettingeriidae). C.R. Acad. Sc. Paris, **185** : 877-879.
- Chatton E., R. Poisson, 1931. Sur l'existence dans le sang des crabes, de Péridiniens parasites : *Hematodinium perezii* (Syndinidae). C.R. Séances Soc. Biol. de Strasbourg, 553-557.
- Chittleborough R.G., 1976. Growth of juvenile *Panulirus longipes cygnus* George on coastal reefs compared with those under optimal environmental conditions. Aust. J. mar. Freshwater Res., **27** : 279-295.
- Choy S.C., 1986. Ecological studies on *Liocarcinus puber* (L.) and *L. holsatus* (Fabricius) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) around the Gower Peninsula. South Wales. Ph.D. thesis, University of Wales. 341 pp.
- Choy S.C., 1986. Natural diet and feeding habits of the Crabs *L. puber* and *L. holsatus* (Decapoda, brachyura, Portunidae). Mar. Ecol. Prog. Ser., **31** : 87-99.
- Choy S.C., 1988. Reproductive biology of *L. puber* and *L. holsatus* from the Gower Peninsula, South Wales. Marine Ecology, **9** (3) : 227-241.
- Christiansen M.E., 1969. Crustacea Decapoda Brachyura. Universitetsforlaget. Mar. Inv. Sc. Oslo 143 p.
- Churchill E. P., 1919. Life history of the blue crab. Bull. U. S. Bur. Fish., **36** (865) : 95-128.
- Clark P. F., 1986. North east atlantic crabs; an atlas of distribution. Marine conservation society, Ross-on-Wye, 252 pp.
- Clément J.C., 1987. Impact des conditions hydrologiques et nutritionnelles sur l'évolution de la production primaire en baie de Vilaine. Cahiers du Mor-Bras, **21** : 1-268.
- Cobb J. S., D. Wang, 1985. Fisheries biology of lobsters and crayfishes. In A. J. Provenzano. Ed. The Biology of Crustacea. Vol X. Academic Press. New York. **3** : 167-247.
- Cochran W.G., 1977. Sampling techniques, 3<sup>rd</sup> ed Wiley, New York, N. Y. 428 p.
- Colwell R. R., T. C. Wicks, H. S. Tubiash, 1975. A comparative study of the bacterial flora of the hemolymph of *Callinectes sapidus*. Mar. Fish. Rev. **37** (5-6) : 29-33.
- Couch J.A., 1966. Two Peritrichous Ciliates from the Gills of the Blue Crab. Chesapeake Science. **7**, (3) : 171-176.

- Couch J.A., 1967. A new species of *Lagenophrys* (Ciliata: Peritrichida: Lagenophryidae) from a marine crab, *Callinectes sapidus*. Trans. Amer. Microsc. Soc., **86** (2).
- Couch J. A., 1983. Diseases caused by Protozoa. *In* : The biology of Crustacea. vol 6 Academic Press.
- Couch J. A., S. Martin, 1979. Protozoan symbionts and related diseases of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathburn from the Atlantic and Gulf Coasts of the United States. Proceedings of the Blue Crab Colloquium, Oct. 18-19 : 71-80.
- Couch J. N., 1942. A new fungus on crab eggs. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., **58** : 158-162.
- <sup>2</sup>Crothers J.H., 1969. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) 2. The life of the adult crab. Fld Stud., **2** : 579-614.
- Davidson R.J. and I.D. Marsden, 1987. Size relationships and relative growth of the New Zealand swimming crab *Ovalipes catharus* (White, 1843). J. Crust. Biol., **7**(2): 308-317.
- Démeusy N. 1958, Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyoure *Carcinus maenas* L. Arch Zool. exp. gén., **95** (3) : 253-491.
- De Nadaillac G., M. Breton, 1986. Les courants en Baie de Vilaine. Synthèse des résultats. Cahiers du Mor-Bras, **20** : 1-34.
- Diaz H., M. Bevilacqua, 1986. Larval development of *Aratus pisonii* (Milne Edwards) (Brachyura, Grapsidae) from marine and estuarine environments reared under different salinity conditions. J. Cstl. Res. Fort Lauderdale, **2** : 43-49.
- Dobell C. C., 1925. The life history and chromosome cycle of *Aggregata eberti*. Parasitology, **17** : 1-136.
- Drach P., 1933. Sur la croissance de l'abdomen chez les Brachyoures. C R Acad. Sc. Paris, **203** : 820-822.
- Drach P., 1936. Croissance allométrique et dimorphisme sexuel chez les Brachyoures. C. R. Acad. Sc. Paris, **203** : 820-822.
- Drach P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. Arch. de Zool. exp. et gén., **10** : 451-576.
- Drach P., C. Tchernigovtzeff, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. Vie et Milieu, **18** : 595-609.

---

<sup>2</sup>non consulté



- Du Preez H.H., A. McLachlan, 1984. Biology of the three spotted swimming crabs *Ovalipes punctatus* (De Haan). III. Reproduction, fecundity and development. Crustaceana, **47** (3) : 285-297.
- Eaton W.D., D.C. Love, C. Botelho, T.R. Meyers, K. Imamura and T. Koeneman, 1991. preliminary results on the seasonality and the life cycle of the parasitic dinoflagellate causing bitter crab disease in alaskan tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*). Journal of Invertebrate Pathology, **57** : 426-434.
- Edwards E., 1971. A contribution to the bionomics of the edible crab *Cancer pagurus* L. in English and Irish waters. Fishing News Books. PhD. thesis, Nat. Univ. Ireland, Galway, 123 pp.
- Edwards E., 1979. The edible crab and its fishery in British waters. Fishing News Books Ltd, Surrey, 142 pp.
- Ennis G. P., 1980. Size-maturity relationships and related observations in Newfoundland populations of the lobster (*Homarus americanus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., **37** : 945-956.
- Farmer A. S., 1974. Relative growth in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda : Nephropidae). J. nat. Hist., **8** : 605-620.
- Fernández L., E. González Gurriarán, J. Freire, 1991. Population biology of *Liocarcinus depurator* (Brachyura : Portunidae) in mussel raft culture areas in the ria de Arousa (Galicia, NW Spain). J. mar. biol. U.K., **71** : 375-390.
- Fontaine M. Th, A.G. Bauchau, E. Passelecq-Gerin, 1989. Recherche du lieu de synthèse de la phéromone sexuelle de *Carcinus maenas* (L.) (Decapoda, Reptantia). Crustaceana, **57** (2).
- Freire J, R. Muiño, L. Fernández, E. González Gurriarán, 1991. Life cycle of *Liocarcinus arcuatus* (Brachyura : Portunidae) in the ria de Arousa (Galicia, NW Spain): Role of Beach and mussel raft culture areas. Marine Ecology, **12** (3) : 193-210.
- Fujita H., K. Takeshita, 1979. Tagging technique for tanner crab long-term tag. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., **17** : 223-226.
- Fuxa J. R., Y. Tanada, 1987. Epizootiology of insect disease. Ed. Wiley. New York.
- Gage J.D., 1985. The analysis of population dynamics in deep sea benthos. Proc. 19th Europ. Mar. Biol. Symp. (P.E. Gibbs, ed.). Cambridge Univ. Press, pp. 201-212.
- Gallagher M. L., J. H. Rittenburg, R.C. Bayer, D. F. Leavitt, 1979. Incidence of *Aerococcus viridans* (var.) *homari* in natural crab (*Cancer irroratus*, *Cancer borealis*) populations from Maine coastal waters. Crustaceana, **37** : 316-317.
- González Gurriarán E., 1977. Alguno aspectos del comportamiento en la necora, *Macropipus puber* (L.) (Decapoda Brachyura). Bol. R. Soc. Española hist. Nat., (Biol.), **75** : 473-479.

- González Gurriarán E., 1978 a. Introduccion al estudio de la alimentacion en la necora, *Macropipus puber* L. (Decapoda - Brachyura). Bol. Inst. Espa. Océano, 4 (242) : 81-94.
- González Gurriarán E., 1978 b. Introduccion al estudio de una poblacion de "Macropipus puber" (L.) (Decapoda-Brachyura), en la Ria de Arosa (Galicia-Espana). Bol. Inst. Espa. Océano, 4 (239) : 71-80.
- González Gurriarán E., 1981 a. Primeros datos sobre el crecimiento en la ecdisis y pruebas de sistemas de marcado de la necora, "Macropipus puber" L. (Decapoda Brachyura) en el laboratorio. Bol. Inst. Espa. Océano. 4 (300) : 115-136.
- González Gurriarán E., 1981 b. Preliminary data on the population dynamics of the velvet swimming crab (*Macropipus puber*) in the Ria de Arousa (Galicia, NW Spain). ICES Shellfish and Benthos Comm., K 16 : 1-21.
- González Gurriarán E., 1981 c. La necora *Macropipus puber* (L.) (Decapoda, Portunida) en los poligonos de bateas de la Ria de Arousa (Galicia). Consideraciones generales. Oecologia aquatica, 5 : 195-205.
- González Gurriarán E., 1985 a. Crecimiento de la necora *Macropipus puber* (L.) (Decapoda, Brachyura) en la Ria de Arousa (Galicia, N.W. Espana) : y primeros datos sobre la dinamica de la poblacion. Bol. Inst. Esp. Oceanog., 2 (1) : 33-51.
- González Gurriarán E., 1985 b. Reproduccion de la necora *Macropipus puber* (L.) (Decapoda, Brachyura), y ciclo reproductivo en la Ria de Arousa (Galicia, N/W. Espana). Bol. Inst. Esp. Oceanog., 2 (1) : 10-32.
- Gray E. H., C. L. Newcombe, 1938. The relative growth of parts in the blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. Growth, 2 : (3) : 235-246.
- Grolière C.A. et M. Léglise, 1977. *Paranophrys carcini* n. sp., cilié Philasterina récolté dans l'hémolymphe du crabe *Cancer pagurus* Linné. Protistologia, 13 (4) : 503-507.
- Groom W., 1977. Lobster Project. Gran Manan Island, Inf. Notice 1. New Brunswick. Dep. Fish. Bay of Fundy Fishermen : 1-10.
- Gundersen K.R., 1961. "Tagging experiments on *Cancer pagurus* in Norwegian water". Annls. Biol. Copenhagen, 18 : 206-208.
- Gundersen K.R., 1973. "Some results of field experiments of tagging the edible crab (*Cancer pagurus* L.) with the suture and the toggle methods". ICES. Shellfish. and Benthos Comm., K 43 : 5.
- Haefner Jr P.A., 1985. Morphometry, reproduction, diet and epizoites of *Ovalipes stephensoni* Williams, 1976 Decapoda, Brachyura). J. Crust. Biol., 5 (4) : 658-672.

- Hard W.L., 1942. Ovarian growth and ovulation in the mature blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. Chesapeake Biol. Lab. **46** : 3-17.
- Harding J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. mar. biol. Ass. U.K., **28** : 141-153.
- Hartnoll R.G., 1969. Mating in the Brachyura. Crustaceana, **16**: 161-181.
- Hartnoll R.G., 1974. Variations in growth pattern of some secondary sex characteristics in crabs (Decapoda, Brachyura). Crustaceana, **27** : 131-136.
- Hartnoll R.G., 1978. The effect of salinity and temperature on the post-larval growth of the crab *Rithropanopeus harrisi*. In: Physiology and behaviour of marine organisms (D.S. McLusky and A.J. Berry, eds.) Pergamon Press, Oxford, pp. 349-358.
- Hartnoll R.G., R.G. K. PAUL, 1982. The embryonic development of attached and isolated eggs of *Carcinus maenas* . Int. J. Invert. Reprod. **5** : 247-252.
- Harvey L.A., 1929. The oogenesis of *Carcinus maenas* Pennant with special reference to yolk formation. Trans. R. Soc. Edind. **41** : 157-175.
- Hasselblad V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of modal distributions. Technometrics, **8** (3) : 432-444.
- Hawkes C.L., T.R. Meyers, T.C. Shirley, 1986. Length-weight relationships of blue, *Paralithodes platypus*, and golden, *Lithodes aequispina*, king crabs parasitized by the rhizocephalan, *Briarosaccus callosus* Boschma. Fishery Bulletin, **84** : 2.
- Hawkes C.L., T.R. Meyers, T.C. Shirley, 1986. Prevalence of the Parasitic Barnacle *Briarosaccus callosus* on King Crabs of Southeastern Alaska. American Fisheries Society, **115** : 252-257.
- Hawkes C.L., T.R. Meyers, T.C. Shirley, 1987. Growth of Alaskan Blue King Crabs, *Paralithodes platypus* (Brandt), parasitized by the Rhizocephalan *Briarosaccus callosus* Boschma. Crustaceana, **52** (1).
- Herberts C., 1980. Host-Parasite Relation between the Shore Crab *Carcinus maenas* and *Sacculina carcini* (Rhizocephala) : Identification and Characterisation of a Specific Fraction Correlated with Parasitism. J. Invertebr. Pathol., **39** : 60-65.
- Hiatt R.W., 1948. The biology of the lined shore crab (*Pachygrapsus crassipes* Randall). Fac. Sci., **2**: In : *Lernaeodiscus porcellanae* Müller (Crustacea : Cirripedia: Rhizocephala). J. exp. mar. Biol. Ecol., **87**: 1-11.
- Hibbits J., Hughes G. C., A.K. S parks. 1981. *Trichomarix invadens* gen. et sp. nov., an ascomycete parasite of the tanner crab (*Chionoecetes bairdi* Rathburn Crustacea; Brachyura). Canadian Journal of Botany, **59** (11) : 2121-2128.

Hill B.J., 1975. Abundance, breeding and growth of the crab *Scylla serrata* in the South African estuaries. Mar. Biol. (Berlin), **32** : 119-126.

✓

Holthuis L. B., 1980. FAO species catalogue. Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fish. Synop., 125, 1 : 261 pp.

Hoover, 1977. The effect of a virus infection on the hemocyte population in *Carcinus maenas*. ScD. Thesis, Johns Hopkins Univ., Baltimore, Maryland. In : Johnson P.T. 1983. Diseases Caused by Viruses, Rickettsiae, Bacteria, and Fungi. In : BLISS D.E. 1983. The biology of Crustacea. vol 6. Pathobiology. (A.J. Provenzano Jr., ed.). Academic Press. New York.

Hutton R.F., F. Sogandares-Bernal, 1959. Notes on the distribution of the leech, *Myzobdella lugubris* Leidy, and its association with mortality of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. J. Parasitol., **45** : 404-430.

Ingle R.W, 1980. British Crabs. British museum. Oxford University Press. 222 pages.

Jahromi S., 1977. Occurrence of Rhabdovirus-like particles in the blue crab, *Callinectes sapidus*. J. Gen. Virol., **36** : 485-494.

Jegou A.M, J.C. Salomon, 1988. Télédétection Loire-Vilaine. Rapport IFREMER/DERO-88-01-EL, 58 pp.

Jewett S. C., N. A. Sloan, D. A. Somerton, 1985. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina*. Journal of crustacean Biology, **5** (3) : 377-385.

Johnson C. A., P. C. Bradbury, 1976. Observations on the Occurrence of the Parasitic Ciliate *Synophrya* in Decapods in Coastal Waters off the Southeastern United States. J. Protozool., **23** (2) : 252-256.

Johnson I., R.F. Uglow. 1985. Some effects of serial exposure on the respiratory physiology and blood chemistry of *Carcinus maenas* (L.) and *Liocarcinus puber* (L.). J.exp. mar. Biol. Ecol., **194** : 151-165.

Johnson P. T. 1976 a. A Herpeslike Virus from the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Pathol., **27** : 419-420.

Johnson P.T., 1976 b. Bacterial Infection in the Blue Crab, *Callinectes sapidus* : Course of Infection and Histopathology. J. Invertebr. Pathol., **28** : 25-36.

Johnson P. T., 1977 a. Paramoebiasis in the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Pathol., **29** : 308-320.

Johnson P. T., 1977 b. A viral Disease of the Blue Crab, *Callinectes sapidus* : Histopathology and Differential Diagnosis. J. Invertebr. Pathol., **29** : 201-209.

- Johnson P. T., 1978. Viral Diseases of the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. Marine Fisheries Review, **40** : 13-15.
- Johnson P. T., 1983. Diseases Caused by Viruses, Rickettsiae, Bacteria, and Fungi. In The Biology of Crustacea. D. E. BLISS. vol 6 : Pathobiology. A. J. PROVENZANO. Acad. Press. 1983.
- Johnson P.T., 1984 a. A Rickettsia of the Blue King Crab, *Paralithodes platypus*. J. Invertebr. Pathol., **44** : 112-113.
- Johnson P.T., 1984 b. Viral diseases of marine invertebrates. Helgoländer meeresunters. **37** : 65-98.
- Johnson P.T., 1988. Development and morphology of an unusual nuclear virus of the blue crab *Callinectes sapidus*. Dis. aquat. Org., **4** : 67-75.
- Johnson P.T., C. A. FARLEY, 1980. A New Enveloped Helical Virus From The Blue Crab, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Pathol., **35** : 90-92.
- Johnson P. W., J. M. Sieburth, A Sastry, C. R. Arnold, M. S. Doty, 1971. *Leucothrix mucor* infestation of benthic Crustacea, fish eggs, and tropical algae. Limnol. Oceanor. **16** : 962-969.
- Kerdreux M., 1987. Courantologie des marges du MOR-BRAS. Cahiers du Mor-Braz, **31** : 1-179.
- Kerdreux M., M. Merceron, P. Le Hir, M. Breton, 1986. Suivi de flotteurs dans la zone Loire-Vilaine. Rapport IFREMER/DERO-86-30-EL, 29 pp.
- Kinnear J.A.M., J. Mason, 1987. A preliminary study of an unfished population of the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* (L.). ICES Shellfish and Benthos Comm. **K 6** : 1-4.
- Kurata H., 1962. Studies on the age and growth of crustacea. Bull. Hokkaido reg. Fish. Res. Lab., **24**.
- Kuris A. M., G. O. Poinar, R. T. Hess, 1980. Postlarval mortality of the endoparasitic isopod castrator *Portunium conformis* (Epicaridea : Entoniscidae) in the shore crab, *Hemigrapsus oregonensis*, with a description of the host response. Parasitology, **80** : 211-232.
- Lassus P., P. Maggi; I. Truquet, M. Bardouil, M. E. Larrazabal, 1986. Distribution de *Dinophysis acuminata* et des espèces associées, en Baie de Vilaine pendant l'été 1985. Cahiers du Mor-Braz. **16**.
- Latrouite D., 1992, étrille in Arzel P., J.P. Baud , P. Berthou, S.v. Boletzky, A. Campillo, J. Clavier, J.C. Dao, M.J. Dardignac, P. Descamps, J. Duclerc, J.P. Flassch, P. G. Fleury, B. Fontaine, J.G. Harmelin, M. Héral, J. Hussenot, D. Latrouite, A. Laubier, J.C. Le Calvez, D. Le foll, M. Lemoine, J. Marin, C. Monniot, F. Monniot, R. Pérez, J.C. Quéro, R. Raimbault, O. Richard, C. Talidec, A. Tétard, J. Vacelet, G. Véron, 1992. Les algues et invertébrés marins des pêches françaises. IFREMER RI DRV-92/018-RH La Rochelle/L'Houmeau, **3**.

- Latrouite D., C. Talidec, J.L. Reyss, P. Noël, 1991. New data on the growth of the Norway lobster from the bay of Biscay (*Nephrops norvegicus*) by measurement of  $^{228}\text{Th}/^{228}\text{Ra}$  carapace ratio. ICES Shellfish and Benthos Comm. **K 39**.
- Latrouite D., Y. Morizur, P. Noël, D. Chagot, G. Wilhelm, 1988. Mortalité du tourteau *Cancer pagurus* provoquée par le dinoflagellé parasite *Hematodinium sp.* ICES Shellfish and Benthos Comm **K32** (E).
- Laulier M., N. Démeusy, 1974. Étude histologique du fonctionnement ovarien au cours d'une maturation de ponte chez le crabe *Carcinus maenas* L. (Crustacé Décapode). Cah. Biol. mar. **15** : 343-350.
- Le Foll A., 1982. La pêcherie du tourteau *Cancer pagurus* sur les côtes de Bretagne Sud: déplacements-croissance-reproduction. Thèse du doctorat de 3<sup>o</sup> cycle. Université de Bretagne Occidentale. 212 p.
- Le Foll D., 1992. Biologie et exploitation de l'araignée de mer *Maja squinado* Herbst en Manche Ouest. Thèse. Université de Bretagne Occidentale. 465 p.
- Le Foll D, E. Bricchet, C. Lalou, D. Latrouite, 1989. Age determination of the spider crab *Maja squinado* and the European lobster *Homarus gammarus* by  $^{228}\text{Th}/^{228}\text{Ra}$  chronology : possible extension to other crustaceans. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **46** : 720-724.
- Le Foll D, E. Bricchet, J.L. Reyss, 1987. Détermination de l'âge d'araignées de mer *Maia squinado* par mesure des radioisotopes  $^{228}\text{Th}$  et  $^{228}\text{Ra}$  de la carapace. Age determination of the spider crab *Maja squinado* from  $^{228}\text{Th}/^{228}\text{Ra}$  measurements in carapaces. ICES Shellfish and Benthos Comm., **K 43** : 1-10.
- Le Hir P., C. Duchene, A. Merel, De Nadaillac G., M. Merceron, M. Breton. 1986. Impact du régime du barrage d'Arzal sur la stratification à l'embouchure de la Vilaine. Étude par modélisation numérique. Rapport IFREMER/DERO-86-36-EL, 35 pp.
- Lebour M.V., 1928. The larval stages of the Plymouth Brachyura. Proc. Zool.Soc., Lond., **2** : 473-560.
- Léglise M. et G. Raguenes, 1975. Note préliminaire sur une maladie du crabe du crabe *Cancer pagurus* due à une bactérie du genre *Aeromonas*. ICES Shellfish and Benthos Comm., **K 36**.
- Lewis E.G., 1977. Relative growth and sexual maturity of *Bathynectes superbus* (Costa) (Decapoda, Portunidae). J. nat. Hist., **11** : 629-643.
- Lightner D.V., 1975. Some potentially serious disease problems in the culture of penaeid shrimp in North America. Proc. U. S. Jpn. Nat. Resour. Progr., Symp. Aquacult. Dis.

- Mac Donald P.D.M., T.J. Pitcher, 1979. Age-groups from size-frequency data : a versatile and efficient method of analysing distribution mixtures. J. Fish. Res. Board Can., **36** : 987-1001.
- Mac Lean, S.A., M.C. Ruddell, 1978. Three new crustacean hosts for the parasitic dinoflagellate *Hematodinium perezii* (Dinoflagellata : Syndinidae). J. Parasitol., **63** : 554-557.
- Mac Mullen J.C., H. T. Yoshihara, 1970. An incidence of parasitism of deepwater king crab *Lithodes aequispina*, by the barnacle *Briarosaccus callosus* Boschma. J. Fish. Res. Board Can., **27** : 818-821.
- Mac Mullen P.H., 1983. The fishery of the Velvet Swimming Crab *Macropipus puber*. Sea Fish Indust. Auth. Tech. Rep., (218) : 1-15.
- Maggi P., P. Lassus, I. Truquet, L. Soulard, 1987. Facteurs hydroclimatiques et apparitions d'eaux colorées, en baie de Vilaine, durant l'année 1986. Cahiers du Mor-Braz, **28** : 1-52.
- Mari J. and J.R. Bonami, 1988. PC 84, a Parvo-like Virus from the Crab *Carcinus mediterraneus* : Pathological Aspects, Ultrastructure of the Agent, and First Biochemical Characterization. J. Invertebr. Pathol., **51** : 145-156.
- Martin J. L., 1977. Relations entre le développement d'un phycomycète et l'accumulation de fer sur la surface branchiale de *Carcinus maenas* (Crustacé, Décapode) au cours du cycle d'intermue. Vie milieu, Sér. A, **27** : 91-100.
- Melzian B.D., P.W. Johnson, 1988. Occurrence of Trematodes in Nerves of Blue Crab, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Path., **51**: 301-303.
- Mené L. J., 1987. Aspectos morfológicos de las fases larvarias de la necora, *Liocarcinus puber*. Bol. Inst Esp. Oceanogr., **4** : 61-68.
- Mené L., M. T. Alvarez-Ossorio, E. González-Gurriarán, Valdès. 1991. Effects of temperature and salinity on larval development of *Necora puber* (Brachyura, Portunidae). Marine Biology, **108** : 73-81.
- Méthot R. D., 1987. Management of a cyclic resource : the Dungeness Crab fisheries of the Pacific Coast of North America. In : CADDY. 1989. Marine invertebrate fisheries : their assessment and management. Ed John Wiley & sons. New York.
- Meusy J.J., G.G. Payen, 1988. Female reproduction in malacostracan crustacea. Zoological science, **5** : 217-265
- Meyers T.R., T.M. Koeman, C. Botelho and S. Short, 1987. Bitter crab disease : a fatal dinoflagellate infection and marketing problem for Alaskan Tanner crabs *Chionoecetes bairdi*. Dis. Aquat. Org., **3** : 195-216.

- Meyers T.R., C. Botelho, W. Eaton, T.M. Koeneman and K. Imamura, 1990. The distribution of the bitter crab dinoflagellate syndrome in Alaskan Tanner crabs, *Chionoecetes bairdi*. Dis. Aquat. Org. **9** : 37-43.
- Millikin M. R., A. B. Williams, 1984. Synopsis of biological data on the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. NOAA Technical Report NMFS 1. FAO Fisheries Synopsis, **138**
- Moëller H and K. Anders, 1992. Epidemiology of fish diseases in the Wadden Sea. ICES J. MAR. SCI., **49** (2) : 199-208.
- Müntz L., P.J. Ebling, J.A. Kitching, 1965. The ecology of Lough Inne. XIV. Predatory activity of large crabs. J. Anim. Ecol., **34**: 315-329.
- Newman M. W. and G.E. Ward, 1973. An epizootic of Blue Crabs, *Callinectes sapidus*, caused by *Paramoeba pernicioso*. J. Invertebr. Pathol., **22** : 329-334.
- Newman M.W., C.A. Johnson, 1975. A disease of blue crab (*Callinectes sapidus*) caused by a parasitic Dinoflagellate, *Hematodinium* sp. J. parasitol., **63** : 554-557.
- Newman M.W., S.Y. Feng, 1982. Susceptibility and resistance of the Rock Crab, *Cancer irroratus*, to natural and experimental bacterial infection. J. Invertebr. Pathol., **40** : 75-88.
- Newman M.W., C.A. Johnson, G.B. Pauley. 1976. A Minchinia-like Haplosporidan Parasitizing Blue Crabs, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Pathol., **27** : 311-315.
- Norman C.P., Jones M.B, 1990. Utilisation of brown algae in the diet of the velvet swimming crab *L. puber*. Proc. 24th. Europ. Mar. Biol. Symp.: 491-502.
- Norman C.P., Jones M.B., 1991. Estimation of growth parameters of the velvet swimming crab (*Liocarcinus puber*) (Brachyura : Portunidae) at Plymouth, S.W. England. Proceedings of the 1990 International Crustacean Conference. Vol 31.
- Norman C.P., 1989. Ecology of the velvet swimming crab *Liocarcinus puber* (L.) (Brachyura : Portunidae); Ph.D. thesis, Polytechnic South West. 247 pp.
- Overstreet R. M., 1983. Métazoan Symbionts of Crustaceans. In BLISS D.E.1983. The Biology of Crustacea. vol 6. (P.J. Vernberg and W.B. Vernberg, eds.). Academic Press. New York.
- Pappalardo R., N. Boemare, 1982. An intracellular *Streptococcus*, causative agent of a slowly developing disease in the mediterranean crab, *Carcinus mediterraneus*. Aquaculture, **28** : 283-292.
- Pappalardo R., J.R. Bonami, 1979. Infection des Crustacés marins due à un virus de type nouveau apparenté aux *Baculovirus*. C.R. Acad. Sc. Paris, **288**.



- Pappalardo R., J.R. Bonami, 1980. Étude histopathologique et ultrastructurale d'une maladie rickettsienne chez le crabe *Carcinus mediterraneus* Czerniavski (Crustacé Décapode). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., **44** (3) : 277-283.
- Passano L.M., 1960. Moulting and its control. *In*: The physiology of Crustacea. Vol I (T.W. Waterman, ed.). Academic Press, London, pp 473-536.
- ✓ Pauly D., 1980 a. A new methodology for rapidly acquiring basic information on tropical fish stocks : Growth, mortality and stock recruitment relationship. *In* : Stock assessment for tropical small scale fisheries (S. Saila and P. Roedel, eds.). Univ. Rhode Island, pp. 154-172.
- ✓ Pauly D., 1980 b. On the interrelationship between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer., **39** (2) : 175-192.
- ✓ Pauly D., 1987. A review of the ELEFAN System for Analysis of Length-Frequency Data in Fish and Aquatic Invertebrates. *In* : D. PAULY and G.R. MORGAN (Eds.) Length-based methods in Fisheries research. ICLARM Conference Proceedings **13**, 468 p.
- ✓ Pauly D, J. INGLES, R. NEAL, 1984 . Application to shrimp stocks of objective methods for the estimation of growth, mortality and recruitment-related parameters from length-frequency data (ELEFAN I and II). ICLARM, **122**.
- ✓ Pauly D., I. TSUKAYAMA, 1983. On the seasonal growth, monthly recruitment and monthly biomass of Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) from 1961 to 1979. FAO Fish. Rep., **291** (3).
- Payen G. G., J.R. Bonami, 1979. Mise en évidence de particules d'allure virale associées aux noyaux des cellules mésodermiques de la zone germinative testiculaire du crabe *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Brachyoure, Xanthide). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., **43** (4) : 361-365.
- Pérez C., 1905. Microsporidies parasites des crabes d'Arcachon (Note préliminaire). Soc. Scient. d'Arcachon. 8<sup>o</sup> année. pp 15-36.
- Perkins F. O., 1975. Fine structure of *Minchinia* sp. (Haplosporida). Sporulation in the Mud Crab, *Panopeus herbstii*. Marine Fisheries Review, **37** : 5-6.
- Perkins H. C., 1971. Egg loss during incubation from offshore northern lobsters. Fish. Bulletin, **69** (2) : 451-453.
- Poisson R., 1930. Observations sur *Anophrys sarcophaga* (= *A. maggii cattaneo*), infusoire holotriche marin et sur son parasitisme possible chez certains Crustacés. Bull. Biol. Fr-Belg., **64** : 288-331.
- Quéguiner B., 1988. Synthèse scientifique du programme pluriannuel 1983-1988 de la Commission Quadripartite chargée de l'Aménagement Halieutique et de la Protection Hydrobiologique de la Baie de Quiberon-Vilaine. 134 pp.

- Rabin H., J. T. Hughes, 1968. Studies on host-parasite relationships in *gaffkemia*. J. Invertebr. Pathol., **7** : 391-397.
- Reilly P.N., S.B. Saila, 1978. Biology and ecology of the rock crab, *Cancer irroratus* Say, 1817, in Southern New England waters (Decapoda, Brachyura). Crustaceana, **34** : 121-140.
- Rice A.L., R.W. Ingle. 1975. A comparative study of the larval morphology of the British portunid crabs *Macropipus puber* (L.) and *M. hoisatus* (Fabricius), with a discussion of generic and sub-familial characters within the *Portunidae*. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), **28** : 121-151.
- Ricker W. E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. : 191-382.
- Romero P, E. González-Gurriarán, E. Penas, 1982. Influence of mussel rafts on spatial and seasonal abundance of crabs in the Ria de Arousa, North-West Spain. Mar. Biol. (Berlin), **72** : 201-210.
- Rosen B., 1967. Shell disease of the blue crab, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Pathol., **9** : 348-353.
- Rosenfield A., L. Buchanan, G. B. Chapman. 1969. Comparison of the fine structure of spores of three species of *Minchinia* (Haplosporida, Haplosporidiidae). The journal of parasitology, **55** (5) : 921-941.
- Ryan E.P., 1967. The morphometry of sexually mature instars in the crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst) (Brachyura : Portunidae). Proc. Symp. Crustacea. Part II. Mar. biol. Ass. India.
- Salomon J.C. et P. Lazure, 1988. Étude par modèle mathématique de quelques aspects de la circulation marine entre Quiberon et Noirmoutier. Rapport IFREMER/DERO-88-26-EL, 104 pp.
- Sandifer P. A. and P. J. Elridge, 1974. Observations on the incidence of shell disease in South Carolina blue crabs, *Callinectes sapidus*. In : "Proceedings of Gulf Coast Regional Symposium on Diseases of Aquatic Animals" (R. L. AMBORSKI, M. A. HOOD and R. R. MILLER, eds.) : 161-184. Publ. No. LSU-SG-74-05, Louisiana State University, Baton Rouge. In Johnson P. T., 1983.
- Shirley S.M., T.C. Shirley and T.R. Meyers, 1986. Hemolymph responses of Alaskan king crabs to rhizocephalan parasitism. Can. J. Zool., **64**.
- Sizemore R. K. and J. W. Davis, 1985. Source of *Vibrio spp.* found in the hemolymph of the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. J. Invertebr. Pathol., **46** : 109-110.
- Sloan N. A., 1984. Incidence and effects of parasitism by the rhizocephalan barnacle, *Briarosaccus callosus* Boschma, in the golden king crab, *Lithodes aequispina* Benedict, from deep fjords in northern British Columbia, Canada. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **84** : 111-131.

- Sparks A. K., 1981. Observations on the histopathology and probable progression of the disease caused by *Trichomaris invadens*, an invasive ascomycete, in the Tanner Crab, *Chionoecetes bairdi*. J. Invertebr. Pathol., **40** : 242-254.
- Sparks A.K, J. F. Morado, 1987. A putative carcinoma-like neoplasm in the hindgut of a red king crab, *Paralithodes camtschatica*. J. Invertebr. Pathol., **50** : 45-52.
- Sparks A.K, J. F. Morado, 1987. A Herpès-like virus disease in the blue king crab *Paralithodes platypus*. Dis. aquat. Org. **1** : 115-122.
- Sparks A.K, J. F. Morado, J. W. Hawkes, 1985. A systemic microbial disease in the Dungeness Crab, *Cancer magister*, Caused by a chlamydia-like organism. J. Invertebr. Pathol. **45**: 204-217.
- Sparks A.K., J. Hibbits, 1981. A Trematode Metacercaria Encysted in the Nerves of the Dungeness Crab, *Cancer magister*. J. Invertebr. Pathol., **38** : 88-93.
- Sparks A.K., J. Hibbits, J. C. Fegley, 1982. Observations on the Histopathology of a Systemic Ciliate (*Paranophrys sp. ?*) Disease in the Dungeness Crab, *Cancer magister*. J. Invertebr. Pathol., **39** : 219 - 228.
- Sprague V., 1977. Classification and Phylogeny of the Microsporidia. In "Comparative pathobiology, systematics of the Microsporidia" (L. A. BULLA and T. C. CHENG, Eds.) Vol 2. Plenum, New York. In Couch. J.A. 1983. Diseases caused by protozoa. In BLISS D.E.1983. The Biology of Crustacea. vol 6. (P.J. Vernberg and W.B. Vernberg, eds.). Academic Press. New York.
- Sprague V., 1978. Comments on Trends in Research on Parasitic Diseases of Shellfish and Fish. Mar. Fish. Rev., **40** : 26-30.
- Sprague V., R. L. Beckett, T. Sawyer, 1969. A new species of Paramoeba (Amoebida, Paramoebidae) parasitic in the crab *Callinectes sapidus*. J. Invert. Pathol., **14** : 167-174.
- Stevcic Z. Relations interspécifiques de l'Araignée de mer. Rapp. Comm. int. Mer Médit., **19** (2) : 147-149.
- Tagatz M.E., 1968. Biology of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, in the St John's River, Florida. Fish. Bull. Fish. Wildl. Serv. U.S., **67** : 17-33.
- Tanaka S.A., 1956. A method of analysing the polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Taïus tumifrons*. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., **14** : 1-2.
- Teissier G., 1960. Relative growth. In Waterman T.H. (Ed) : The physiology of crustacea. Vol; 1. Academic Press, New York : 537-560.

- Tharp T. P., C. E. BLAND, 1977. Biology and host range of *Haliphthoros milfordensis* Vishniac. Can J. Bot., **55** : 2936-2944.
- Valdès Luis L., Alvarez Teresa Osorio, 1983. Datos preliminares sobre el desarrollo larvario de *M. puber* y *Pisidia longicornis* en condiciones de laboratorio. Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr., **16**.
- Van Engel W.A., 1958. The blue crab and its fishery in Chesapeake Bay. Part I. Reproduction, early development, growth and migration. Comm. Fish. Rev., **20** (6): 6-17.
- Vethaak A.D., ap. Rheinallt, 1992. Fish disease as a monitor for marine pollution : The case of the North Sea. Rev. Fish. Biol., **2** (1) : 1-32.
- ✓ Vigneux E., P. Keith, P. Noël (édit.). 1993. Atlas préliminaire des Crustacés Décapodes d'eau douce de France. Coll. Patrimoines Naturels, vol. 14, S.F.F., B.I.M.M.-M.N.H.N., C.S.P., Min. Env., Paris, 55 p.
- Vivarès Ch. P., 1978. Grégarinoses et microsporidioses e Brachyoures (Crustacés, Décapodes) de la Méditerranée occidentale : Aspects cytologiques, biochimiques et physiologiques. Thèse de Doctorat, Univ. Sci. Techn. du Languedoc (Montpellier) : 1-227, i-xxi.
- Whyman H., R.F. Uglow, P.H. Macmullen, 1985. A study of mortality rates of the velvet crab during holding and transport. Sea Fish Indust. Auth. Tech. Rep., **259** : 1-22.
- Wickham D. E. 1979. Predation by the nemertean *Carcinomertes errans* on eggs of the dungeness crab *Cancer magister*. Mar. Biol. (Berlin), **55** : 45-53
- Wild P. W., P. M. W. Law, D. R. McLain, 1983. Variations in ocean climate and the Dungeness crab fishery in California. Calif. Dep. Fish. Game. Fish. Bull., **172** : 175-188.
- Wilhelm G., V. Boulo, 1988. Infection de l'étrille *Liocarcinus puber* (L.) par un dinoflagellé parasite de type *Hematodinium sp.* ICES Shellfish and Benthos Comm., **K 41** (0).
- Wilhelm G., 1985. L'étrille dans le Mor-Braz. Cahiers du Mor-Braz, **10**, décembre 1985, 104 pp.
- Yano I., S. Kobayashi, 1969. Calcification and determination in crustacea. Possibility of age determination in crabs on the basis of number of lamellae in cuticles. Bull. J. Soc. Sci. Fish., **35** : 34-42.
- Young J. S., J. B. Pearce, 1975. Shell disease in crabs and lobsters from the New York Bight. Mar. Pollut. Bull., **6** : 101-105.
- Zerbib C., N. Andrieux, J. Berreurbonnenfant, 1975. Données préliminaires sur l'ultrastructure de la glande de mue (organe y) chez le crabe *Carcinus mediterraneus* sain et parasité par *Sacculina carcini*. C. R. Acad. Sc. Paris, **281**.