

## Fécondité de *Nephrops norvegicus* dans le golfe de Gascogne\*

Y. Morizur\*\*, G. Conan, A. Guénolé et M. H. Omnès

Centre Océanologique de Bretagne; BP 337, F-29273 Brest Cédex, France

### Abstract

#### *Fecundity of Nephrops norvegicus in the Bay of Biscay*

Females of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (L.) incubate their eggs under the abdomen for a period of several months. We estimated the individual fecundity of *N. norvegicus* (1) before spawning, and (2) at the end of the incubation period. From these two relationships, we then calculated the average egg loss. Egg loss seems to be relatively higher for small females than for large ones. The mean egg loss estimated for the Bay of Biscay (45%) differs from the only other existing value (75%) calculated by other authors for Portuguese waters. Egg loss may regulate stock-density, and may be a mechanism intervening in stock-recruitment. In order to estimate the fecundity per recruit, fecundity at the end of the incubation period must be used: this takes into account the rate of egg loss as a function of female length.

### Introduction

L'incubation des oeufs, chez la langoustine *Nephrops norvegicus*, dure 7,5 mois environ dans le golfe de Gascogne (Fontaine et Warluzel, 1969). Au cours de cette période, les oeufs passent par différents stades qui ont été décrits par Figueiredo et Barraca (1963). Selon la quantité de vitellus présent dans l'oeuf et l'aspect externe de l'embryon, ces auteurs ont déterminé 5 stades, de durée inégale, pour une durée totale de 7 mois dans les eaux portugaises: stade A (durée 3 mois); stade B (durée 1 mois), stade C (durée 1 mois), stade D (durée 1 mois), stade E (durée 1 mois).

\* Contribution No. 721 du Centre Océanologique de Bretagne

\*\* Adresse actuelle: Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, 8 rue François-Toullec, F-56100 Lorient, France

Les langoustines vivent sur des fonds vaseux et habitent des terriers où elles passent une partie de leur temps (Farmer, 1975). Il est généralement observé que les langoustines "grainées" disparaissent des captures presque aussitôt après la ponte et passent alors la plus grande partie de leur période ovigère dans leur terrier (Thomas et Figueiredo, 1965; Farmer, 1975). Les femelles ovigères se nourrissent moins fréquemment que les femelles non ovigères (Dunthorn, 1967). Cette observation a aussi été faite pour le homard d'Europe, *Homarus gammarus*, par Brandford (1979).

La fécondité individuelle, plus simplement appelée fécondité, est le nombre d'oeufs portés par une langoustine. Comme les langoustines ovigères sont très peu nombreuses dans les captures au cours des derniers stades d'incubation, les études de fécondité ont été menées essentiellement à partir des ovaires. C'est ainsi que Fontaine et Warluzel (1969) ont évalué la fécondité de *Nephrops norvegicus* dans le golfe de Gascogne. Aucune évaluation de la fécondité n'a été faite en fin d'incubation pour cette région, ce qui aurait permis de donner des estimations plus fiables pour la contribution potentielle des femelles à la production de larves. Figueiredo et Nunes (1965), au Portugal, ont estimé que la perte d'oeufs au cours de la ponte et de l'incubation était de l'ordre de 75% quelle que soit la taille de la femelle. Nous avons réalisé chez *Nephrops norvegicus* du golfe de Gascogne des estimations de la fécondité en fin de maturation ovarienne et en fin d'incubation (stade D), ce qui nous a permis d'évaluer la perte d'oeufs intervenue pendant l'incubation.

### Matériel et Méthodes

#### Matériel

Les femelles de *Nephrops norvegicus* (L.) en fin de maturation ovarienne et les femelles "grainées" en fin d'incubation ont été capturées lors de pêches commer-

**Tableau 1.** *Nephrops norvegicus*. Détermination des stades d'incubation [d'après Figueiredo et Barraca (1963) et Figueiredo (1971)]

	Stades				
	A	B <sup>a</sup>	C	D	E
Durée	3 mois	1 mois	1 mois	1 mois	1 mois
Couleur (matériel frais)	vert sombre	vert sombre	vert clair	rose verdâtre	rose clair
Rapport matière de réserve:oeuf	1	1	> 1/2	1/2 à 1/16	< 1/16

<sup>a</sup> Apparition des yeux

ciales dans la région Sud-Bretagne du Golfe de Gascogne respectivement en juin 1979 et en février-mars 1979. Les prélèvements ont été fixés dans l'alcool à 70 °C. Le stade d'incubation des langoustines "grainées" a été identifié au laboratoire.

#### Stades d'incubation

Nous avons utilisé les stades d'incubation de Figueiredo et Barraca (1963) auxquels nous avons ajouté le stade de fin de maturation ovarienne que nous avons appelé "stade O". Nous avons préféré choisir comme stade de fin d'incubation le stade D au stade E pour éviter d'effectuer des comptages sur des femelles dont les oeufs seraient partiellement éclos. La détermination du stade s'est effectuée à la loupe binoculaire pour chacune des langoustines "grainées" selon l'importance relative du matériel de réserve dans les oeufs (Tableau 1).

#### Méthodes de mesure

##### Comptage

Les oeufs en fin d'incubation (stade D), une fois détachés de l'abdomen, ont été placés dans une étuve à 100 °C durant 10 min. Ce procédé facilite leur séparation avant le comptage. Les comptages ont été effectués à la loupe binoculaire sur une cuve Dollfus. Lorsque le nombre d'oeufs n'excédait pas la valeur de 1 000, la totalité d'entre eux a été comptée. Dans les autres cas, nous avons fractionné les oeufs par pesée de façon à conserver une précision de l'ordre de 5% dans les estimations.

Les ovaires des langoustines en fin de maturation ovarienne ont été placés à l'étuve comme précédemment. Nous avons compté les oeufs contenus dans une fraction située dans la région moyenne des ovaires et représentant  $\frac{1}{3}$  à  $\frac{1}{4}$  de chacun des ovaires. Le nombre d'oeufs contenus dans les ovaires entiers a été ensuite déduit par pesée. L'erreur sur les comptages est ici plus grande que pour les oeufs de stade D qui résistent mieux à la manipulation.

##### Taille

Les mesures de la longueur de céphalothorax des femelles "grainées" ont été effectuées au pied à coulisse avec une précision de  $\frac{1}{10}$  è de millimètre.

#### Méthodes statistiques

##### Droites d'allométrie

Nous avons utilisé une droite d'allométrie: la droite prédictrice de  $Y$  en  $X$  dont l'équation s'écrit:  $\log y = a \log x + b$  (avec  $X = \log x$ ,  $Y = \log y$ ) ou  $y = Bx^a$  (avec  $B = e^b$ ).

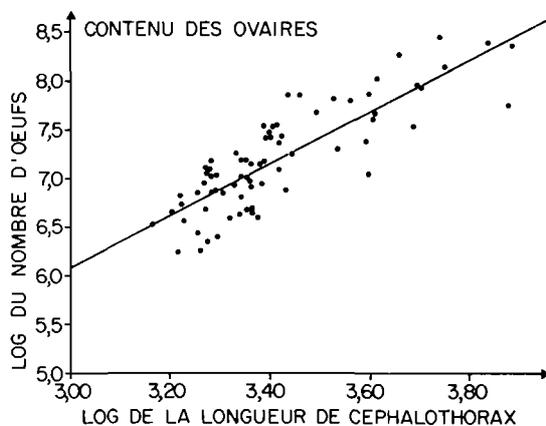
La régression logarithmique a pour effets de linéariser une distribution, de stabiliser les variances et de normaliser les distributions. Selon Ricker (1973), il est préférable dans le cas présent d'utiliser la régression prédictrice de  $Y$  en  $X$  pour deux raisons; nous avons limité artificiellement le nombre d'observations pour chaque  $X$ , et l'erreur sur  $Y$  est, selon nous, plus grande que sur  $X$ .

##### Analyse de variance (ANOVA)

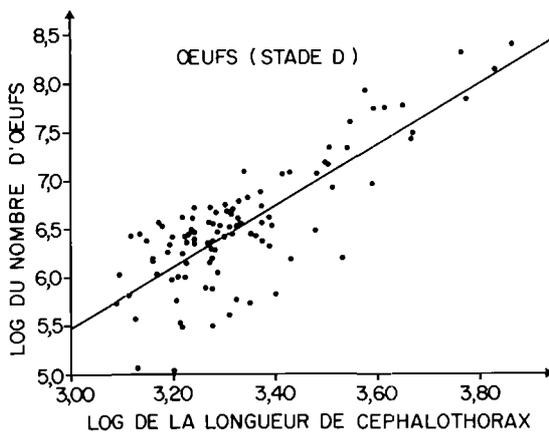
On sait que  $m$  droites de régression prédictrices peuvent être comparées au moyen d'une analyse de variance. Le test de comparaison utilisé est emprunté à Snedecor et Cochran (1967). Dans un premier temps, on teste l'homogénéité des variances résiduelles à l'aide d'un test  $F$  ou d'un test de Bartlett. Cette homogénéité est requise pour la poursuite du test. Dans un deuxième temps, on compare les pentes par l'analyse de variance [test  $F$  à  $(m - 1)/(N - 2m)$  degrés de liberté]. Si la différence entre les pentes ne s'avère pas significative, on peut comparer, dans un troisième temps, les ordonnées à l'origine des  $m$  droites par un test  $F$  à  $(m - 1)/(N - m - 1)$  degrés de liberté.

**Tableau 2.** *Nephrops norvegicus*. Résultats des régressions allométriques (log népérien de la longueur de céphalothorax,  $X$ ; log népérien du nombre d'oeufs,  $Y$ )

	Fécondité	
	à partir des ovaires	au stade D d'incubation
Nombre d'observations	79	101
Degrés de liberté (ddl)	77	99
Coefficient de corrélation	0,84	0,81
$\Sigma X$	269,016809	336,817319
$\Sigma X^2$	918,339425	1125,898233
$\Sigma XY$	1936,272266	2209,419279
$\Sigma Y^2$	4090,404801	4354,106230
$\Sigma Y$	566,815132	659,970395
Test $t$ (pente $\neq 3$ )	1,487	- 0,834
Probabilité (pente = 3)	0,15	0,40



**Fig. 1.** *Nephrops norvegicus*. Fécondité d'après le contenu des ovaires. Les 79 observations utilisées pour la régression allométrique sont représentées ainsi que la droite prédictive de  $Y$  en  $X$  qui en résulte. Nous avons utilisé les logarithmes népériens. La longueur du céphalothorax a été exprimée en millimètres



**Fig. 2.** *Nephrops norvegicus*. Fécondité au stade D d'incubation. Les 101 observations effectuées sont représentées ainsi que la droite prédictive de  $Y$  en  $X$  issue de la régression allométrique. Les logarithmes népériens sont utilisés. La longueur du céphalothorax a été exprimée en millimètres

### Estimation du taux de perte d'oeufs

Nous avons extrapolé linéairement à toute la durée d'incubation la perte d'oeufs calculée entre le stade O (fin de maturation ovarienne) et le stade D. Pour cela, nous avons supposé que la perte d'oeufs était une fonction linéaire du temps comme l'ont montré Figueiredo et Nunes (1965). Nous avons estimé, en outre, que la perte d'oeufs lors de la ponte était très faible (<3%) d'après nos observations en laboratoire. Quant à la quantité d'oeufs demeurant dans les ovaires après la ponte, elle est insignifiante selon nos observations sur des langoustines prélevées dans le golfe de Gascogne.

### Résultats

#### Fécondité de *Nephrops norvegicus* à partir du contenu des ovaires

Les résultats figurent dans le Tableau 2. Une représentation graphique en est donnée dans la Fig. 1. Le nombre d'oeufs contenus dans les ovaires est lié à la longueur de céphalothorax ( $L$  en mm) des femelles suivant la relation:  $\log(F_1) = 2,700 \log(L) - 2,020$  ou  $F_1 = 0,133 L^{2,700}$ .

La pente de la droite d'allométrie n'étant pas significativement différente de 3 (test  $t$ , voir Tableau 2), l'hypothèse d'une relation isométrique ne peut être rejetée.

#### Fécondité au stade D d'incubation

Les résultats de la régression du nombre d'oeufs contenus dans les ovaires en fonction de la longueur de céphalothorax (mm) sont présentés dans le Tableau 2, et illustrés par la Fig. 2. Le nombre d'oeufs  $F_2$  au stade D d'incubation peut être exprimé en fonction de la longueur de céphalothorax ( $L$  en mm) par les équations:  $\log F_2 = 3,194 \log L - 4,118$  ou  $F_2 = 0,016 L^{3,194}$ .

La pente de la droite d'allométrie n'est pas significativement différente de 3 (test  $t$ ; voir Tableau 2), l'hypothèse d'une isométrie ne peut être rejetée.

#### Estimation de la perte d'oeufs lors de l'incubation

##### Comparaison des deux droites par ANOVA

Nous avons comparé les deux droites d'allométrie exprimant la fécondité absolue en fonction de la taille de la femelle. Les valeurs de  $F$  obtenues dans le test, les probabilités correspondantes ainsi que les degrés de liberté figurent dans le Tableau 3. Les variances résiduelles sont homogènes au seuil de 5%. La différence, si elle n'est pas significative pour les pentes, l'est pour les positions. Nous pouvons donc considérer les deux droites d'allométrie comme étant différentes.

Tableau 3. *Nephrops norvegicus*. Résultats de l'ANOVA pour la comparaison des deux droites d'allométrie exprimant la fécondité: valeurs de  $F$ , degrés de liberté (numérateur/dénominateur), probabilité correspondant aux valeurs de  $F$

ANOVA	Variances résiduelles	Pentes	Ordonnées à l'origine
$F$	1,578	2,456	64,309
ddl	99	1	1
	77	176	177
Probabilité	0,05	0,15	< 0,001

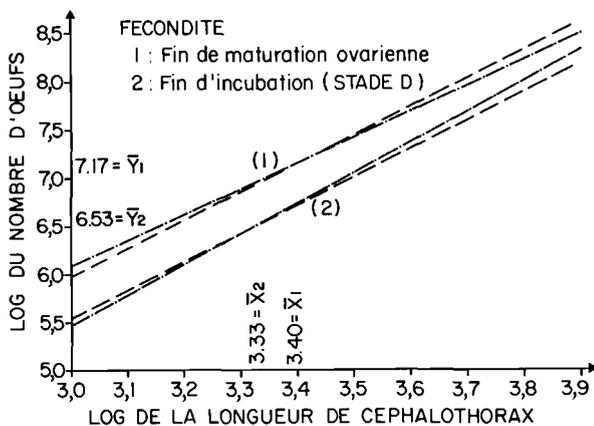


Fig. 3. *Nephrops norvegicus* Droites prédictrices de  $Y$  en  $X$  et droites parallèles exprimant le nombre d'oeufs en fonction de la longueur de céphalothorax de la femelle.  $\bar{X}_1$  et  $\bar{Y}_1$  sont les coordonnées du barycentre obtenu dans le cas du calcul de la fécondité à partir du contenu des ovaires.  $\bar{X}_2$  et  $\bar{Y}_2$  sont les coordonnées du barycentre obtenu dans le cas du calcul de la fécondité au stade D de l'incubation

#### Calcul de la perte d'oeufs

Les pentes n'étant pas significativement différentes, il est possible alors d'attribuer aux deux droites une pente unique. Cette pente "moyenne" a été calculée à l'aide d'une régression globale après superposition des barycentres. Elle a pour valeur 2,968. En utilisant les coordonnées  $\bar{X}_1$ ,  $\bar{Y}_1$  et  $\bar{X}_2$ ,  $\bar{Y}_2$  des barycentres, on peut déterminer l'ordonnée à l'origine de chacune des deux droites parallèles,  $b_1$  et  $b_2$ :  $b_1 = -2,932$ ,  $b_2 = -3,362$ .

Les droites prédictrices de  $Y$  en  $X$  et les droites parallèles sont tracées sur la Fig. 3.

Le taux de perte d'oeufs correspondant est donné par la formule:  $100 [1 - \exp. (b_2 - b_1)]$ .

Le taux de perte ainsi calculé pour une durée d'incubation ( $\approx 6$  mois) allant jusqu'au stade D serait de 35%. Extrapolé à toute la durée d'incubation ( $\approx 7,5$  mois), ce taux de perte devient:  $35 \times \frac{7,5^5}{6} = 44\%$ .

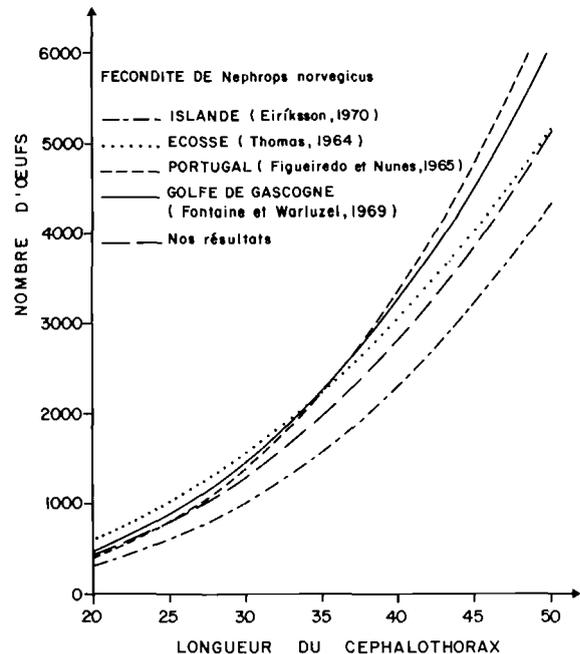


Fig. 4. *Nephrops norvegicus*. Fécondité en fonction de la taille à partir du contenu des ovaires. La longueur du céphalothorax est en millimètres. Nos résultats sont en grands tirés

#### Discussion

Fécondité de *Nephrops norvegicus* à partir du contenu des ovaires

Fontaine et Warluzel (1969) avaient établi, pour le golfe de Gascogne, la relation suivante entre le nombre d'oeufs ( $F$ ) contenus dans les ovaires et la longueur du céphalothorax ( $L$  en mm):  $F = 0,108 L^{2,797}$ .

Cette relation déterminée à l'aide de 53 ovaires diffère quelque peu, au voisinage des grandes tailles, de notre relation comme le montre la Fig. 4. Sur ce graphique sont également représentées les relations obtenues par Figueiredo et Nunes (1965) pour les eaux portugaises, par Thomas (1964) en Ecosse, et Eiríksson (1970)<sup>1</sup> en Islande. C'est dans ce dernier pays que les langoustines semblent les moins fécondes. La courbe de Figueiredo et Nunes ne provient pas d'une régression prédictrice de  $Y$  en  $X$  comme les autres courbes. Elle est issue d'une droite d'allométrie passant par le barycentre du nuage de points mais dont la pente est une pente "moyenne" calculée globalement à l'aide de plusieurs nuages de points établis à des temps d'incubation différents.

Nous n'avons volontairement pas fait figurer les résultats de certains auteurs portant sur une fécondité en début d'incubation (stade A). En effet, Eiríksson (1970) a montré qu'il existe une différence entre les

<sup>1</sup> La relation utilisée est celle que nous avons établie après digitalisation de la courbe publiée par cet auteur. Cette relation serait:  $F = 0,065 L^{2,840}$

résultats selon que la relation est établie avant ou après la ponte. Cette différence serait, à notre avis, essentiellement due à une perte d'oeufs occasionnée lors du chalutage. Les oeufs au début de l'incubation sont encore fragilement attachés aux soies ovigères. Selon Cheung (1966), toutes les enveloppes externes ne seraient pas encore formées. Il faudrait y voir là, et non pas dans la perte d'oeufs occasionnée lors de la ponte, la source principale de différences (Morizur, 1979).

#### Perte d'oeufs lors de l'incubation

Le taux de perte de 45% est probablement surestimé car des œufs (de stade D) ont dû être arrachés lors du chalutage. Ce taux confirme les résultats que nous avons obtenus précédemment à l'issue d'une étude succincte (Morizur, 1979).

Perkins (1971) estime que, chez le homard *Homarus americanus*, il se produit une perte de 36% lors des 9 mois d'incubation. Il est vraisemblable que cet auteur aie sous-estimé le taux de perte car il a utilisé des individus "grainés" en début d'incubation et capturés au chalut. La perte relative d'oeufs occasionnée par le chalutage doit probablement être plus importante chez les femelles en début d'incubation qu'en fin d'incubation.

Nos résultats, s'ils sont assez proches de ceux de Perkins, sont, par contre, très différents de ceux obtenus sur *Nephrops norvegicus* et dans les eaux portugaises par Figueiredo et Nunes (1965). Selon les auteurs, la perte lors de l'incubation serait de 75% et la perte d'oeufs lors du chalutage ne serait pas une source de biais. Il convient de remarquer que Figueiredo et Nunes (1965) ont sélectionné des langoustines qui n'avaient pas été lésées par le chalut, précaution que nous n'avons pas prise. Toutefois, la différence entre nos résultats et les leurs ne nous paraît pas explicable par le seul dispositif expérimental. Elle ne s'explique pas non plus par les durées d'incubation quelque peu différentes. Tout ceci aurait dû créer une différence dans le sens contraire de celui observé. Il s'agirait donc de différence d'ordre biologique.

La perte d'œufs lors de l'incubation pourrait être un facteur de régulation de la densité du stock et un mécanisme intervenant dans les relations de stock-recrutement. Selon Chapman et Howard (1979), la sortie des langoustines hors de leurs terriers est une activité liée essentiellement à l'alimentation. Il est vraisemblable que ce soit lors de cette activité que les oeufs en cours d'incubation soient le plus facilement perdus. Cette perte serait causée par une prédation sur les oeufs. De plus, le cannibalisme au niveau des oeufs existe peut-être chez la langoustine. Lorsque les langoustines sont nombreuses sur les fonds, elles doivent passer plus de temps hors de leurs terriers pour la recherche de nourriture. La prédation et le cannibalisme sur les oeufs sont alors favorisés, lorsqu'elles sont "grainées". La différence géographique observée dans les taux de perte d'oeufs lors de l'incubation pourrait provenir de conditions biologiquement

distinctes: richesse des fonds en prédateurs, effort de pêche, coefficient de mortalité totale.

Le fait que les pentes des droites ne soient pas significativement différentes ne veut pas dire que la perte d'oeufs en valeur relative n'est pas une fonction de la taille. En augmentant le nombre d'observations surtout dans les grandes tailles (qui, dans notre étude, font quelque peu défaut), la différence peut devenir significative, ce qui n'est pas sans importance pour les calculs de fécondité par recrue utilisés en matière de dynamique des populations.

#### Conclusion

Dans le golfe de Gascogne, le nombre d'oeufs de *Nephrops norvegicus* en fin de maturation ovarienne ( $F_1$ ) et le nombre d'oeufs au stade D de l'incubation ( $F_2$ ) sont liés à la longueur du céphalothorax de la femelle ( $L$  en mm) par les relations:  $F_1 = 0,133 L^{2,700}$  et  $F_2 = 0,016 L^{3,194}$ . La perte d'oeufs lors de l'incubation serait de l'ordre de 45%. Ce taux serait bien inférieur à celui de 75% qui a été estimé par d'autres auteurs pour les eaux portugaises: la différence géographique observée dans le taux de perte d'oeufs peut conduire à une orientation intéressante des recherches en matière de dynamique des populations de crustacés. Pour les calculs de fécondité par recrue, il s'avère nécessaire d'utiliser une fécondité en fin d'incubation.

#### Littérature citée

- Brandford, J. R.: Locomotor activity and food consumption by the lobster *Homarus gammarus*. Mar. Behav. Physiol. 6, 13-24 (1979)
- Chapman, C. J. and F. G. Howard: Field observations on the emergence rhythm of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*, using different methods. Mar. Biol. 51, 157-165 (1979)
- Cheung, T. S.: The development of egg membranes and egg attachment in the shore crab, *Carcinus maenas*, and some related decapods. J. mar. biol. Ass. U.K. 46, 373-400 (1966)
- Dunthorn, A. A.: Some observations on the behaviour and development of the Norway lobster. Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. (Shellfish and Benthos Comm.) K:5, 1-11 (1967)
- Eiríksson, H.: On the breeding cycle and fecundity of the Norway lobster at South-West Iceland. Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. (Shellfish and Benthos Comm.) K:6, 1-4 (1970)
- Farmer, A. S. D.: Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). F.A.O. Fish. Synopses 112, 1-97 (1975)
- Figueiredo, M. J.: Sobre a cultura de crustáceos decapodes em laboratório *Nephrops norvegicus* (lagostim) e *Penaeus kerathurus* (camarão). Bolm inf. Inst. Biol. mar., Lisb. 1, 1-17 (1971)
- Figueiredo, M. J. e I. F. Barraca: Contribuição para o conhecimento da pesca e da biologia da lagostim (*Nephrops norvegicus* L.) na costa portuguesa. Notas Estud. Inst. Biol. mar., Lisb. 28, 1-44 (1963)
- Figueiredo, M. J. and M. C. Nunes: The fecundity of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters. Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. 1965 (34), 1-5 (1965)

- Fontaine, B. et N. Warluzel: Biologie de la langoustine du golfe de Gascogne *Nephrops norvegicus* (L.) Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit. 33, 223-246 (1969)
- Morizur, Y.: Evaluation de la perte d'oeufs lors de l'incubation chez *Nephrops norvegicus* dans la région de Sud-Bretagne. Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. (Shellfish and Benthos Comm.) K: 45, 1-9 (1979)
- Perkins, H. C.: Egg loss during incubation from offshore Northern lobsters (Decapoda: Homaridae). Fish. Bull. U.S. 69, 451-453 (1971)
- Ricker, W. E.: Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Bd Can. 30, 409-434 (1973)
- Snedecor, G. W. and W. G. Cochran: Statistical methods, 593 pp. Iowa: State University Press 1967
- Thomas, H. J.: The spawning and fecundity of the Norway lobster (*Nephrops norvegicus* L.) around the Scottish coast. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 29, 221-229 (1964)
- Thomas, H. J. and M. J. Figueiredo: Seasonal variations in the catch composition of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.), around Scotland. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 30, 75-85 (1965)

Date of final manuscript acceptance: April 21, 1981.

Communicated by J. M. Pérès, Marseille