

J. Cons. int. Explor. Mer, 41: 28–36. 1983

Utilisation de critères fonctionnels (présence de spermatophore, maturation des ovaires) pour la détermination de la taille et de l'âge à maturité sexuelle des *Nephrops norvegicus* femelles de la région sud-Bretagne¹

Yvon Morizur²

Centre Océanologique de Bretagne, BP 337,
29273 Brest CEDEX, France

The average length at which female *Nephrops norvegicus* attain their first maturity was determined during 1977 and 1978 by following the presence of spermatophores and development of the ovaries. During 1978, females were sexually mature at the age of 2 but in 1977 they did not mature before the age of 3. The cumulative maturity curves are sigmoid, due to an overlapping of Gaussian curves. A logistic equation was developed to calculate the percentage of mature females at each length. There is no evidence that the present fishing levels reduce the chances of a female with developing ovaries to be fertilized, since 90 to 100 % of such females bear spermatophores.

Introduction

Chez les crustacés, il est très difficile d'attribuer un âge aux individus autrement que par référence à la taille. Pour cette raison, la plupart des auteurs se réfèrent le plus souvent à la taille plutôt qu'à l'âge pour repérer l'apparition de la maturité sexuelle. L'utilisation d'une taille minimale à première maturité ne présente que peu d'intérêt car le résultat dépend de la taille de l'échantillon. De plus, dans le cas où la maturité est une fonction de l'âge, la taille minimale à première maturité dépend alors de l'écart-type de la distribution des fréquences de taille des classes d'âge. Cet écart-type est sujet à variation d'une année à l'autre selon les travaux de Conan (1978). Il est donc préférable d'utiliser une taille moyenne à première maturité. Mais quel critère de maturité utiliser? En plus des critères morphologiques (Morizur, 1979), il existe plusieurs critères fonctionnels pour la détermination de l'apparition de la maturité sexuelle des femelles de *Nephrops norvegicus*. Figueiredo et Thomas (1967) ont utilisé comme critère la condition ovigère. Thomas (1964) utilise la présence de spermatophore dans le thélycum. Enfin Fontaine et Warluzel (1969), et Hillis (1979) se réfèrent à l'état de développement des gonades. Dans ce dernier cas, il conviendrait plutôt d'utiliser l'expression «taille à première maturation» que celle de «taille à première maturité».

Ces deux tailles peuvent être identiques toutefois si les prélèvements sont effectués après la mue. Celle-ci a lieu au printemps, au cours de la maturation des ovaires.

A l'aide de deux critères fonctionnels – la présence de spermatophore et le développement ovarien – nous nous efforcerons d'identifier une taille moyenne et un âge à première maturité pour les femelles de *Nephrops norvegicus* dans le Golfe de Gascogne. Certains aspects utiles pour les études de gestion du stock seront abordés: détermination du pourcentage de femelles matures en fonction de la taille, et effets de la pêche sur le pourcentage de femelles fécondées. Il est utile de déterminer la courbe de maturité sexuelle car il existe des modèles pour la gestion des stocks qui font intervenir la taille à première maturité afin de calculer la fécondité par recrue. Une telle courbe s'avère nécessaire, aussi, pour le calcul de la biomasse du stock parental afin d'établir la relation stock-recrutement.

Matériel et méthodes

Les langoustines femelles proviennent de chalutages expérimentaux réalisés, une fois par mois, de juillet à octobre 1978, sur le «Banc des Sables» dans la région sud-Bretagne du Golfe de Gascogne. Le chalut utilisé est un chalut à crevettes possédant un maillage de 15 mm. La taille des langoustines, à savoir la longueur du céphalothorax, est mesurée au pied à coulisse avec une précision de 0.1 mm.

La présence de spermatophore est aisément recon-

¹Contribution n° 753 du Centre Océanologique de Bretagne.

²Adresse actuelle: Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, 8 rue F. Toullec, 56100 Lorient, France.

naissable, sans moyens optiques spéciaux, après incision du thélycum.

Pour avoir accès aux ovaires, une incision est faite dorsalement dans le céphalothorax. En écartant l'hépatopancreas on peut, alors, apercevoir les ovaires. Le stade de maturation des ovaires est déterminé à l'oeil nu. Nous utilisons l'échelle de développement que Farmer (1974) a mis au point en se fondant sur un examen macroscopique. Cette échelle fait appel à la morphologie et à la couleur des gonades ainsi qu'à la taille des ovocytes.

Pour calculer le pourcentage de femelles ayant leurs ovaires en cours de développement, nous cumulons les effectifs des stades 2, 3 et 4. Cette procédure présente l'avantage de tenir compte du déphasage temporel, et de la différence de vitesse dans la maturation entre les individus. En effet, la maturation chez les langoustines âgées se fait plus rapidement que chez les jeunes. Ceci nous l'avons observé pour l'année 1977. Figueiredo (1965), travaillant au Portugal, le relate également.

Cette étude est réalisée pour les mois de juin 1977 et juin 1978. Nous choisissons ces mois parce qu'ils se situent après la mue de printemps, moment de la copulation, et avant la ponte, c'est à dire à une époque où toutes les femelles sont capturables. En effet, lors de l'incubation, les femelles, qui ont tendance à demeurer dans les terriers, disparaissent des captures (Farmer, 1975).

Nous avons délimité au risque de 5 % l'intervalle de confiance sur un pourcentage q par la formule

$$q \pm t \frac{q(100 - q)}{n}$$

avec n = effectif, et t = valeur du t de Student.

Les distributions de fréquences de taille des femelles sont scindées en composantes gaussiennes par la technique d'Hasselblad (1966) programmée par Tomlinson (1970). Pour cela nous utilisons à la fois l'information issue des histogrammes et les connaissances relatives à la croissance à la mue et aux périodes de mue. Ce découpage a été réalisé par Conan (1978) pour l'année 1977. Nous avons poursuivi ce travail pour l'année 1978. A l'aide des paramètres issus du découpage en composantes gaussiennes – la longueur moyenne, l'écart-type propre à chaque classe d'âge, et les proportions de chacune de ces classes dans la population – on arrive à reconstituer pour chaque taille, les fréquences relatives théoriques de chacune des classes d'âge. Le pourcentage d'individus ayant un âge donné peut alors être calculé dans chacune des classes de taille.

Nous ajustons une équation logistique aux données se présentant sous forme de courbe de type sigmoïde. L'ajustement est réalisé linéairement suivant une droite prédictive par la méthode des moindres carrés en utilisant l'équation suivante:

$$\ln \left(\frac{y}{100-y} \right) = ax + b$$

où y est un pourcentage, et \ln le logarithme népérien.

Résultats

Les effectifs des échantillons utilisés dans cette étude figurent dans le Tableau 1.

Taille à maturité

Les plus petites femelles portant un spermatophore mesuraient 18.5 mm; elles ont été observées à plusieurs

Tableau 1. Effectifs et pourcentages, par classe de taille de 1 mm pour les mois de juin 1977 et de juin 1978, de: présence de spermatophore; ovaires en cours de développement (stades 2, 3 et 4); et capacité de reproduction (ovaires en cours de développement + présence de spermatophore).

Longueur de céphalothorax mm	Juin 1977				Juin 1978			
	Effectif n	Spermatophore présence %	Ovaires (stades 2-3+4) %	Reproduction capacité %	Effectif n	Spermatophore présence %	Ovaires (stades 2+3+4) %	Reproduction capacité %
19	36	6	0	0	71	0	1	0
20	42	10	0	0	73	5	4	0
21	29	21	3	0	76	14	9	3
22	42	33	10	7	46	48	25	20
23	43	40	19	12	38	61	50	47
24	54	78	62	48	43	95	85	79
25	36	89	89	80	59	88	94	83
26	29	90	90	83	53	91	96	87
27	14	86	93	78	42	100	95	95
28	9	100	100	100	23	100	100	100
29	3	100	100	100	13	100	100	100
30	0				12	100	100	100
31	0				3	100	100	100

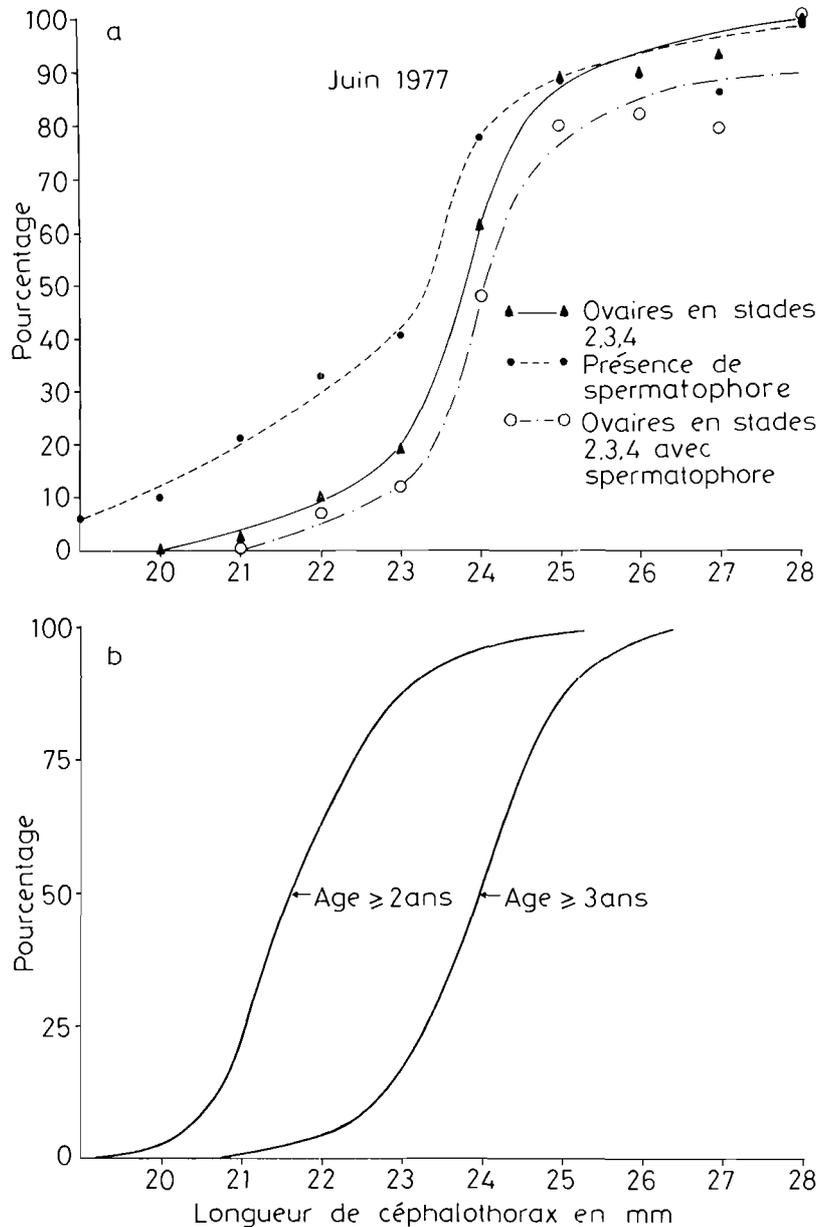


Figure 1. Mois de juin 1977: a, courbes de maturité en utilisant trois critères différents mentionnés sur le graphique. Les pourcentages de femelles matures figurent en ordonnée et la longueur du céphalothorax (mm) en abscisse; b, courbes exprimant par classe de taille les pourcentages théoriques de femelles d'âge \geq 2 ans et de femelles d'âge \geq 3 ans. La partie comprise entre les 2 courbes correspond aux individus de 2 ans.

reprises dans les échantillons (juin, novembre 1977; avril, août 1978).

Dans le Tableau 1, les taux de présence de spermatophore, puis des ovaires en cours de maturation pour chacune des classes de taille de 1 mm, sont présentés pour les tailles supérieures à 18.5 mm. Les courbes représentant le pourcentage d'individus matures en

fonction de la taille ont une allure sigmoïde quelque soit le critère utilisé (Figs. 1 et 2). Les différentes tailles au point 50 % (L_{50}) déduites de ces courbes sont portées dans le Tableau 2. Les intervalles de confiance sur les pourcentages de femelles possédant des ovaires en cours de maturation sont portés sur la Figure 4.

Une femelle est apte à se reproduire si elle possède, à

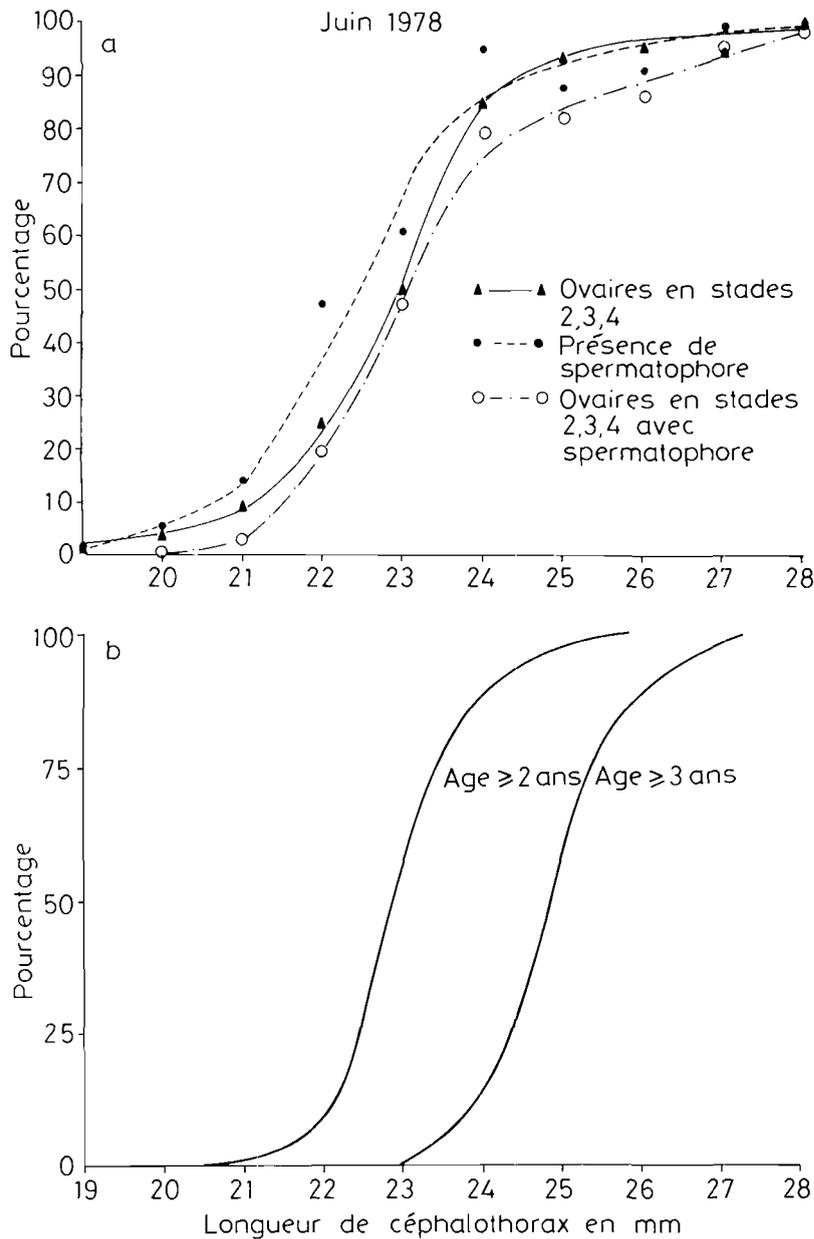


Figure 2. Mois de juin 1978: a, courbes de maturité des femelles en utilisant les trois critères mentionnés sur la graphique. Les pourcentages de femelles matures figurent en ordonnée et la longueur du céphalothorax (mm) en abscisse; b, courbes exprimant par classe de taille les pourcentages théoriques de femelles d'âge ≥ 2 ans et de femelles d'âge ≥ 3 ans. La partie comprise entre les 2 courbes correspond aux individus de 2 ans.

la fois, un spermatophore et des ovaires en cours de développement. Fontaine et Warluzel (1969) appréciaient la capacité de reproduction des femelles au vu des ovaires seulement, ce qui nous semble insuffisant. Les pourcentages de femelles capables de reproduction, en fonction de la taille, figurent dans le Tableau 1. Les courbes correspondantes sont portées sur les Figures 1

et 2. Les tailles L_{50} sont aussi données dans le Tableau 2.

La courbe de présence de spermatophore, bien que présentant une allure sigmoïde, se distingue de la courbe de maturité des ovaires. La première se situe au-dessus de la seconde dans les faibles tailles. Pour le mois de juin 1978, qui est susceptible de mieux représenter

Tableau 2. Longueur de céphalothorax (L 50 en mm) au point 50 % de femelles matures pour 1977 et 1978 selon différents critères de maturité.

Année	Mois	Présence de spermatophore	Développement des ovaires	Capacité de reproduction
1977	juin	23–23·5	23·5–24	24
1978	juin	22–22·5	23	23

les phénomènes de l'année, les trois courbes sont assez proches les unes des autres. Par contre, pour le mois de juin 1977, la courbe de présence de spermatophore se distingue des deux autres courbes dans les faibles tailles. Les courbes de capacité de reproduction sont légèrement décalées par rapport aux courbes de maturité des ovaires. Il existe des femelles de grande taille qui possèdent des ovaires en cours de maturation sans porter de spermatophore. De même, il peut arriver que des femelles de petite taille détiennent un spermatophore sans posséder d'ovaires en cours de maturation.

Age à maturité

Les courbes exprimant les pourcentages d'individus ayant un âge ≥ 2 ans et un âge ≥ 3 ans, pour les mois de juin 1977 et juin 1978, sont respectivement représentées sur les Figures 1 et 2. L'allure de ces courbes est, également, sigmoïde. Les tailles au point 50 % que l'on peut tirer de ces figures sont indiquées dans le Tableau 3.

Pour l'année 1977, la courbe représentant le pourcentage d'individus ≥ 3 ans ressemble fortement à celle obtenue par l'étude ovarienne. La même analyse appliquée à l'année 1978 suggère une première maturité à l'âge de 2 ans chez les femelles. L'ajustement apparaît, cependant, moins bon pour l'année 1977.

Les distributions de fréquences de taille des femelles (Fig. 3) montrent que les individus ayant atteint la maturité sexuelle en 1977 sont, en fait, à leur deuxième maturation. C'est ce qui ressort d'une comparaison des histogrammes de février 1977 et de juin 1977, en tenant compte de l'existence d'une mue qui se serait produite entre temps. Conan (1978) a établi, pour les femelles adultes, une relation exprimant la taille de post-mue en fonction de la taille de prémue. A une longueur de carapace de post-mue de 23·5 mm (point L 50 de femel-

Tableau 3. Longueur de céphalothorax (L 50 en mm) en 1977 et en 1978 pour les femelles ayant 2 ans ou plus, et pour celles ayant 3 ans ou plus.

L 50 en mm	Age	
	≥ 2 ans	≥ 3 ans
1977	21·5	22·5
1978	24	25

les matures en juin 1977) correspondrait une taille de prémue de 21·5 mm. Ceci nous permet de suggérer que les individus sexuellement matures en juin 1977 ne se retrouvent pas en si grande proportion dans l'histogramme de février 1977, même pour les tailles proches de la L 50, car leur condition ovigère ne les avait pas rendus capturables. Par contre, en 1978, nous pouvons, à travers les histogrammes, suivre l'évolution de la cohorte jusqu'à la maturité sexuelle. Nous pouvons donc penser qu'il s'agit bien là d'une première maturation.

Gestion du stock

Les courbes de maturité sexuelle que nous avons obtenues pour 1977 et 1978, à partir des ovaires, s'étalent entre les longueurs 20 et 27 mm. L'utilisation d'une taille moyenne à première maturité dans les modèles de gestion conduirait à une perte de précision et vraisemblablement à un biais dans les résultats. Nous avons établi une courbe moyenne de maturité à partir des courbes obtenues pour 1977 et 1978. Les points obtenus en 1977 et en 1978 ont été ajustés globalement à un modèle logistique, c'est à dire qu'à chaque classe de taille correspondent 2 points observés l'un pour 1977, l'autre pour 1978. Nous n'avons donc pas recalculé des pourcentages de femelles matures qui prennent en compte la somme des effectifs des deux années de sorte que pour chaque classe de taille on n'ait plus qu'une seule observation. Le pourcentage (m) de femelles matures peut se calculer en fonction de la longueur de céphalothorax (L) par la relation ainsi obtenue:

$$m = \frac{100}{1 + \exp - (1 \cdot 01 L - 23 \cdot 75)}$$

Courbe de sélectivité

Une courbe de sélectivité peut être définie par une courbe logistique:

$$P = \frac{100}{1 + \exp - (a L + b)}$$

où P est le pourcentage d'individus retenus pour une longueur de céphalothorax (L en mm), a et b étant les paramètres de la courbe logistique. De Verdelhan (Anon., 1979) fournit, dans le cas de la langoustine, les valeurs de la pente des courbes de sélectivité correspondant à quelques maillages. Nous avons synthétisé ses résultats par une formule:

$$a = 10 \cdot 24 \times \frac{1}{MS}$$

Cette formule, avec le coefficient 10·24 spécifique de l'espèce *Nephrops norvegicus*, permet de déterminer a connaissant le maillage MS . L'autre paramètre de la courbe logistique, b , peut être obtenu par la formule:

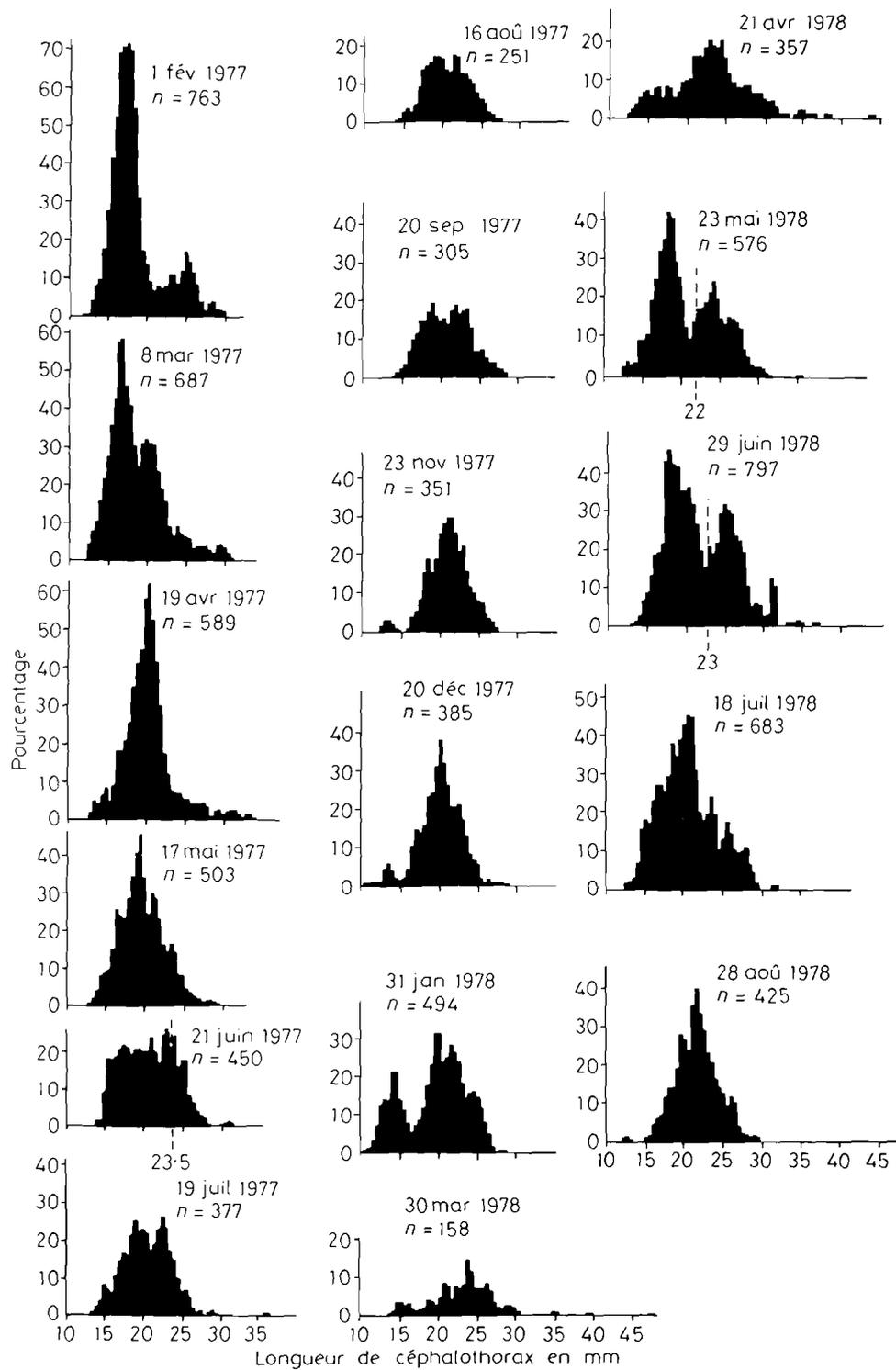


Figure 3. Distributions de fréquences de taille des femelles de *Nephrops norvegicus* obtenus lors d'échantillonnages dans le Golfe de Gascogne de janvier 1977 à août 1978. La longueur de céphalothorax (mm) figure en abscisse, et les fréquences en ordonnée. La taille moyenne à maturité sexuelle est marquée en pointillés pour les mois de juin 1977, mai et juin 1978. Les effectifs (n) des échantillons sont donnés sur la figure.

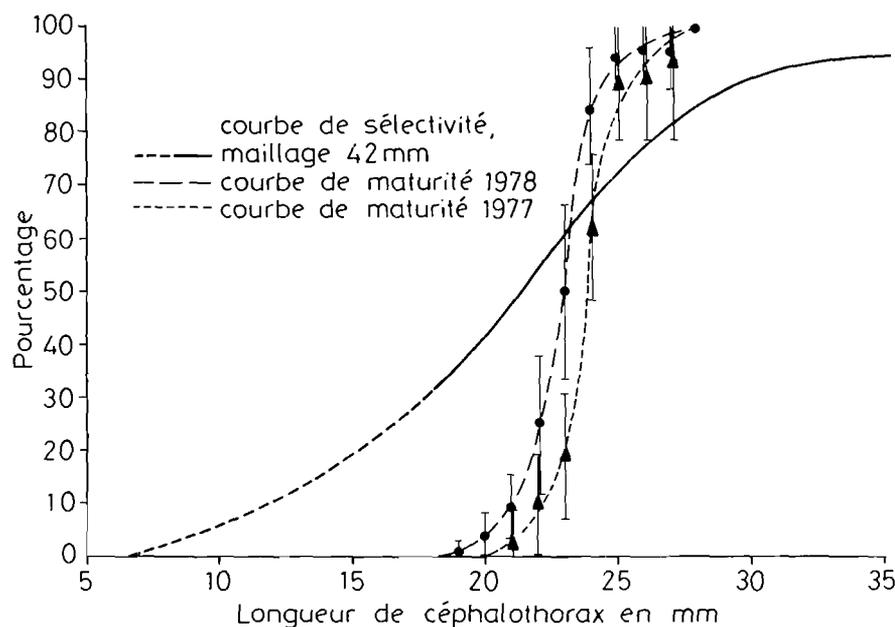


Figure 4. Courbe de sélectivité et courbes de maturité. Les courbes de maturité sont celles obtenues par l'état de développement des ovaires pour les années 1977 et 1978. Les intervalles de confiance sont portés sur le graphique. La courbe de sélectivité est portée en pointillés pour les tailles non recrutées.

$$b = -10 \cdot 24 \times SF$$

où SF est le facteur de sélectivité. On remarquera que b est indépendant du maillage. Il dépend seulement du facteur de sélectivité.

Pour un coefficient de sélectivité de 0.5 (Charreau, 1978) et un maillage de 42 mm utilisé actuellement dans le Golfe de Gascogne, nous obtenons ainsi dans le cas de la langoustine les valeurs suivantes:

$$a = 0 \cdot 243 \quad \text{et} \quad b = -5 \cdot 12.$$

La courbe de sélectivité et les courbes de maturité (ovaires) sont présentées sur la Figure 4. La courbe de sélectivité ne doit être prise en compte que pour les tailles supérieures à environ 18 mm. En effet des phénomènes de comportement font que les langoustines ne sont pas accessibles durant la première année de leur vie. Si l'on tient compte de ces phénomènes, il apparaît malgré tout que des femelles peuvent être capturées avant d'atteindre leur première maturité. Ainsi, à une longueur de 20 mm où toutes les femelles sont immatures, 40 % de celles qui pénètrent dans le chalut (maille 42 mm) s'y trouvent retenues.

Effets de la pêche sur le taux de femelles fécondées

La mortalité par pêche affecterait davantage les mâles que les femelles pour deux raisons:

1, Le taux de croissance des mâles est plus élevé que

celui des femelles (Conan, 1978). De ce fait, à un même âge et à mortalité naturelle égale, les mâles sont davantage exploités que les femelles;

2, lorsqu'elles sont grainées, les femelles disparaissent presque totalement des captures (Figueiredo et Thomas, 1967; Rice et Chapman, 1971; Conan, 1978). Cette disparition durerait 6 mois environ. De ce fait, dès qu'elles ont atteint la maturité sexuelle, les femelles sont soumises à un taux annuel de mortalité par pêche deux fois plus faible que celui des mâles, à capturabilité constante. Il devrait en résulter donc un déséquilibre dans le sex ratio en défaveur des mâles matures. Toutefois, ceci ne semble avoir que très peu d'incidences sur le pourcentage de femelles fécondées. Pour les tailles < 28 mm, il n'y aurait que 10 % environ des femelles matures qui ne seraient pas fécondées (absence de spermatophore) et qui ne contribueraient donc pas à la reproduction du stock. Pour les tailles ≥ 28 mm toutes les femelles apparaissent fécondées.

Discussion

Choix du critère de maturité des langoustines

La condition ovigère, utilisée par certains auteurs, ne nous paraît pas être un critère intéressant: les femelles lorsqu'elles sont «grainées» deviennent moins capturables à cause de leur comportement fouisseur (Farmer, 1975). De plus, la période de ponte est étalée sur plu-

sieurs mois. La présence de spermatophore serait un critère insuffisant car bon nombre de femelles nous sont apparues aptes à copuler bien avant de posséder des ovaires en cours de maturation. Les critères de maturité les plus corrects seraient le développement des ovaires et la capacité de reproduction. C'est ce dernier critère qu'il conviendrait d'utiliser dans le cas d'études de gestion du stock. Mais on peut se servir de la courbe de maturité des ovaires en la pondérant par la proportion des femelles matures au vu des ovaires et possédant un spermatophore (soit dans le cas présent 90 à 100 %).

Comparaison avec les résultats antérieurs

Selon Farmer (1974), toutes les femelles matures, selon le critère ovarien, portaient un spermatophore dans les eaux proches de l'Île de Man. Dans les eaux écossaises, Thomas (1964) a trouvé que près de 100 % de femelles matures avaient un spermatophore. Le pourcentage de 90 à 100 % que nous trouvons est pour ainsi dire identique à ceux obtenus par ces auteurs sur d'autres stocks. Les conditions actuelles d'exploitation du stock dans le Golfe de Gascogne ne provoqueraient donc pas de diminution du pourcentage de femelles fécondées et ne limiteraient, directement et de façon sensible, la reproduction du stock que par la quantité de femelles pêchées. Il apparaît vraisemblable qu'un mâle puisse féconder plusieurs femelles au cours d'une période de mue.

Fontaine et Warluzel (1969) ont trouvé que 50 % des femelles portaient un spermatophore à une longueur de céphalothorax de 22 à 23 mm en 1965–1967, dans le Golfe de Gascogne. Ces mêmes auteurs ont déduit, d'une étude gonadique, que 50 % des femelles étaient en état de pondre à une longueur de 24 à 25 mm, taille supérieure à celle que nous obtenons. Dans les eaux écossaises, 50 % des femelles possèdent un spermatophore à une longueur de céphalothorax de 23 mm selon Thomas (1964). Hillis (1979), en Irlande, a déduit, d'une étude ovarienne, une taille à maturité sexuelle (24–26 mm) largement supérieure à celle que nous obtenons dans cette étude. La maturité, selon cet auteur, se produirait à l'âge de 3 ans, ce qui concorde avec le résultat que nous trouvons pour l'année 1977 dans le Golfe de Gascogne.

Gestion du stock

Que des langoustines soient pêchées bien avant la maturité sexuelle peut apparaître gênant pour le renouvellement du stock. Il est préférable de laisser toutes les femelles se reproduire une fois dans leur vie. Mais les courbes de sélectivité pour la langoustine ont une faible pente (Charreau, 1978) qui, de plus, diminue avec la taille de la maille (De Verdéhan dans Anon., 1979). On continuera donc à pêcher des langoustines immatures même si on augmente le maillage. Une augmenta-

tion du maillage permet seulement de diminuer la proportion retenue par l'engin de pêche chez les individus immatures, ce qui, malgré tout, peut contribuer à augmenter le stock de larves à l'éclosion. Une étude de la densité des populations sur les fonds du Golfe de Gascogne s'avère nécessaire pour juger de l'utilité d'une augmentation du maillage à des fins reproductrices. La densité, qui est un facteur limitant pour une telle population benthique vivant dans des terriers, est régulée par des phénomènes naturels: une augmentation de la densité conduit vraisemblablement à une modification de certains paramètres biologiques de la population tels que le taux de croissance. Ce dernier diminuerait avec des densités plus fortes (Chapman et Rice, 1971), et à un taux de croissance plus faible doit probablement s'ajouter une diminution de la fécondité (Nikolsky, Bogdanov et Lapin, 1973).

Allure des courbes de maturité

Les courbes de maturité que nous obtenons présentent une allure sigmoïde. Steele et Steele (1969), Wenner, Fusaro et Oaten (1974) et Chittleborough (1976) ont aussi trouvé chez des crustacés des courbes de maturité offrant une telle allure. Wenner et al. (1974) ont assimilé ces courbes à des courbes normales cumulées, en vertu du théorème de la limite centrale: la taille à maturité sexuelle serait distribuée suivant une loi normale, les effets environnementaux et génétiques étant additifs. La théorie de Wenner suppose que la taille L_{50} est déterminée génétiquement. Nous devrions, donc, trouver la même taille L_{50} pour les 2 années étudiées. Le fait de trouver des tailles différentes et des intervalles de confiance ne se chevauchant pas au voisinage du point 50 % ne confirme pas la théorie qui suppose que la taille L_{50} est déterminée génétiquement. Nous pensons que l'allure sigmoïde provient d'un chevauchement des courbes de Gauss représentant des classes d'âge, la maturité étant, partiellement au moins, une fonction de l'âge.

La maturité sexuelle semble être une fonction combinée de l'âge et de la croissance. En effet, d'après nos observations sur les ovaires, elle ne se produirait pas systématiquement à un âge donné. La taille moyenne atteinte par les individus de la cohorte aurait aussi une importance déterminante. Ainsi la maturité sexuelle des femelles de *Nephrops norvegicus* se produirait en règle générale à l'âge de 2 ans dans le Golfe de Gascogne. Il arriverait, cependant, que certaines années la cohorte d'âge 2 ans n'atteigne pas la maturité sexuelle au cas où les individus n'auraient pas atteint une taille suffisante du fait d'une croissance trop lente ou d'une naissance retardée. Les femelles n'atteindraient alors leur maturité qu'à l'âge de 3 ans. Il arriverait qu'au cours d'une même année deux cohortes ayant une différence d'âge de 1 an se reproduisent pour la première fois simultanément. C'est ce que nous pensons avoir observé pour

l'année 1978. Les fluctuations annuelles du recrutement pourraient être en partie expliquées par ce fait.

Conclusion

La taille moyenne à maturité sexuelle des femelles varie selon le critère fonctionnel utilisé. Le taux de présence de spermatophore chez les femelles conduit à une taille moyenne à maturité sexuelle inférieure à celle obtenue à l'aide du pourcentage de femelles ayant des ovaires en cours de maturation. La taille moyenne à maturité sexuelle varie d'une année à l'autre. L'âge de première maturité serait généralement de 2 ans comme observé pour l'année 1978. Cependant la cohorte d'âge 2 ans n'aurait pas atteint la maturité sexuelle au cours de l'année 1977. La maturité sexuelle serait une fonction combinée de l'âge et de la croissance. Le fait que l'âge à première maturité et/ou la taille à première maturité peuvent varier pour un même stock est non sans retombée sur la gestion des stocks de langoustines. Ceci permet d'expliquer certaines variations dans le recrutement: une variabilité dans l'âge à première maturité conduit à une variabilité dans l'importance du recrutement d'autant plus grande que le taux d'exploitation de la pêcherie est élevé, la contribution relative de la première classe d'âge mature à la reproduction du stock étant d'autant plus importante. Ces résultats soulignent la faiblesse des modèles déterministes permettant le calcul de la fécondité par recrue. La prédiction ne pourrait être assurée que par un modèle stochastique prenant en compte une variabilité possible dans l'âge à première maturité.

Remerciements

Ce travail est extrait d'une thèse de 3^{ème} cycle soutenue à l'Université Pierre et Marie Curie, Paris, France devant un jury que je voudrais remercier ici et qui était composé de Monsieur le Professeur Bougis, des Dr. Laubier, Le Guen, Conan, et Hillis. Je tiens également à remercier Annie Guénolé pour l'aide apportée dans ce travail et Dr. André Fontana pour avoir accepté de critiquer ce manuscrit.

Références

- Anon. 1979. Report of the working group on the assessment of *Nephrops* stocks. ICES CM 1979/K:2, 71 pp. (mimeo).
- Chapman, C. J., & Rice, A. L. 1971. Some direct observations on the ecology and behaviour of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. Mar. Biol., 10: 321–9.
- Charuau, A. 1978. Nouvelles données sur la sélectivité des chaluts en polyamide dans la pêche de la langoustine. ICES CM 1978/K:5, 17 pp. (mimeo).
- Chittleborough, R. G. 1976. Breeding of *Panulirus longipes cygnus* George under natural and controlled conditions. Aust. J. mar. Freshw. Res., 27: 499–516.
- Conan, G. Y. 1978. Life history, growth, production, and biomass modelling of *Emerita analoga*, *Nephrops norvegicus*, and *Homarus vulgaris* (Crustacea, Decapoda). Ph. D. Thesis, University of California, San Diego, USA. 349 pp.
- Farmer, A. S. D. 1974. Reproduction in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda: Nephropidae). J. Zool., Lond., 174: 161–83.
- Farmer, A. S. D. 1975. Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). FAO Fish. Synop., 112. 97 pp.
- Figueiredo, M. J. 1965. The spawning of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters. ICES CM 1965/133, 6 pp. (mimeo).
- Figueiredo, M. J., & Thomas, H. J. 1967. On the biology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.). J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 31: 89–101.
- Fontaine, B. & Warluzel, N. 1969. Biologie de la langoustine du golfe de Gascogne *Nephrops norvegicus* (L.). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 33: 223–46.
- Hasselblad, V. 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. Technometrics, 8: 432–44.
- Hillis, J. P. 1979. Growth studies on the prawn *Nephrops norvegicus*. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 175: 170–5.
- Morizur, Y. 1979. Utilisation de caractères sexuels secondaires pour la détermination de la taille à maturité sexuelle de *Nephrops norvegicus* dans la région sud-Bretagne. ICES CM 1979/K:40, 14 pp. (mimeo).
- Nikolsky, G., Bogdanov, A., & Lapin, Yu. 1973. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 164: 174–7.
- Rice, A. L., & Chapman, C. J. 1971. Observations on the burrows and burrowing behaviour of two mud-dwelling decapod crustaceans, *Nephrops norvegicus* and *Goneplax rhomboides*. Mar. Biol., 10: 330–42.
- Steele, D. H., & Steele, V. J. 1969. The biology of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) in the northwestern Atlantic. 1 – *Gammarus duebeni* Lillj. Can. J. Zool., 47: 235–44.
- Thomas, H. J. 1964. The spawning and fecundity of the Norway lobster (*Nephrops norvegicus* L.) around the Scottish coast. J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 29: 221–9.
- Tomlinson, P. 1970. Programm NORMSEP – Normal distribution separator. In Computer programs for fish stock assessment. Ed. by N. J. Abramson. FAO Fish. Techn. Pap., 101: pag. var.
- Wenner, A. M., Fusaro, C., & Oaten, A. 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. Can. J. Zool., 52: 1095–1106.