

L'élevage de la crevette *Penaeus Japonicus* en France

Premiers résultats et perspectives



Lucien LAUBIER

Licencié ès Sciences Naturelles en 1956

Docteur ès Sciences Naturelles en 1965, Université de Paris, Faculté des Sciences

Conseiller scientifique du CNEXO
Directeur du Centre Océanologique de Bretagne

et **Annie LAUBIER-BONICHON**

Docteur ès Sciences naturelles,
Chargée de Recherches,
au Centre National
de la Recherche Scientifique

Introduction

— Au cours des trois dernières décennies, les captures de crevettes pêchées en mer se sont développées de manière spectaculaire. Une forte demande sur le marché international a produit une augmentation sensible des prix de vente, et a ainsi favorisé l'accroissement de la pêche dans les zones déjà exploitées, et la recherche de nouveaux fonds de pêche. En vingt ans, le total mondial des pêches de crevettes a largement doublé, et a atteint pour 1972 le chiffre de 1 024 000 tonnes (source F.A.O., Statistiques annuelles des pêches); ce chiffre représente un peu moins de 2 % de l'ensemble des pêches mondiales en tonnage, mais plus de 8 % en valeur. Actuellement, les deux pays consommateurs principaux sont les Etats-Unis et le Japon avec une consommation de 330 000 tonnes pour les Etats-Unis et de 248 000 tonnes pour le Japon, soit plus de la moitié du total des prises mondiales. La consommation française, beaucoup plus

faible est néanmoins en progression constante : pour 1975, elle représente un peu plus de 13 000 tonnes, dont la plus grande partie doit être importée. —

Du point de vue zoologique, les crevettes exploitées appartiennent à deux groupes bien différents : les Caridea, qui comprennent notamment la crevette grise des mers d'Europe du Nord (*Crangon crangon*), la crevette bouquet (*Palaemon serratus*), la crevette rose de Norvège (*Pandalus borealis*), et les Penaeidea. Les Caridea interviennent dans le total des captures pour moins de 100 000 tonnes, soit moins de 10 %, la plus grande partie des apports étant constituée par les Penaeidea. Alors que les Caridea sont au sens géologique un groupe relativement récent, les Penaeidea sont au contraire très anciens, puisque le premier genre fossile connu, *Antrimpos*, a été découvert dans le Permian-Trias de Madagascar. Extérieurement, ces deux groupes sont faciles à reconnaître pour le non-spécialiste : chez les Caridea, la carapace latérale du segment abdominal recouvre le bord postérieur du premier segment et le bord antérieur du troisième segment, alors que chez les Penaeidea, la carapace latérale du second segment abdominal recouvre le bord antérieur du troisième segment, mais est recouverte à son tour par le bord postérieur du premier segment. D'autres différences importantes ont trait à la reproduction : chez les Caridea, les œufs pondus en nombre relativement faible (quelques milliers) sont portés pendant toute la durée du développement embryonnaire sur les soies des pattes abdominales (les pléopodes); chez les Penaeidea au contraire, les œufs, beaucoup plus nombreux (quelques centaines de mille) et d'un diamètre plus petit, sont pondus librement dans le milieu.

C'est depuis la seconde guerre mondiale que les captures de Penaeidea se sont développées de manière remarquable. Jusque-là, l'intérêt économique de ces crevettes était assez limité : crevettes profondes (gambas des espagnols) ou côtières (caramote des côtes d'Afrique du Nord) en Méditerranée, espèces côtières au Japon et dans le Sud-Est Asiatique. La découverte de nouveaux fonds de pêche dans le Golfe du Mexique, puis sur les côtes d'Amérique Centrale et d'Amérique du Sud, d'Afrique, du Golfe Persique, des Indes, d'Australie, d'Extrême-Orient, a permis une augmentation très rapide des tonnages débarqués.

De manière très schématique, les Penaeidea exploités appartiennent à deux groupes dont l'habitat est bien différent, les Penaeidea profonds et les Penaeidea côtiers. Les formes profondes vivent généralement entre 300 et 1 000 mètres de profondeur, certaines espèces (*Plesiopenaeus edwardsianus* par exemple) pouvant descendre jusque dans les grandes plaines abyssales, par 4 et 5 000 mètres de profondeur. Ces animaux vivent des fonds de vase où ils sont capturés au chalut, et leur apport est très faible vis-à-vis des espèces côtières. Ils sont également assez largement répandus à l'échelle de l'océan mondial, mais leurs caractéristiques écologiques principales (température du milieu extérieur basse et très basse, pression hydrostatique élevée à très élevée) ne permettent pas à l'heure actuelle d'en tenter l'élevage en zone littorale.

Les Penaeidea côtiers ou d'eau peu profonde (ils sont en pratique limités au plateau continental) et présentant un intérêt économique appartiennent à quelques genres voisins, le genre *Penaeus* comprenant à lui seul plus d'une douzaine d'espèces exploitées. Trois autres genres, *Metapenaeus*, *Hymenopenaeus* et *Xiphopenaeus*, font également partie de ce groupe. Parmi les principales espèces exploitées, on peut citer : *Penaeus duorarum* ou pink shrimp des américains, espèce amphiatlantique pêchée dans le Golfe du Mexique et dans le Golfe de Guinée, *P. aztecus* ou brown shrimp, Golfe du Mexique, Guyane et Nord du Brésil, *P. brasiliensis* et *P. schmitti*, côtes du Brésil et Golfe du Mexique, *P. setiferus* ou white shrimp, partie septentrionale de la mer des Caraïbes, *P. kerathurus*, Méditerranée et côte nord-ouest de l'Afrique, *P. indicus*, Australie, Sud de l'Océan Indien jusqu'aux côtes africaines, *P. monodon*, océan Indo-Pacifique, dans la ceinture intertropicale, *P. semisulcatus* et *Metapenaeus monoceros*, océan Indo-Pacifique, Mer Rouge et Méditerranée orientale. etc.

Le cycle de vie de toutes ces espèces de Penaeidés côtiers est du même type général, avec certaines variantes mineures. La reproduction se déroule toujours en mer, sur des fonds de quelques dizaines de mètres de profondeur. Les larves issues des œufs mènent une vie pélagique pendant deux semaines environ. La jeune crevette âgée d'une quinzaine de jours, dite post-larve, se concentre

à la côte, et pénètre fréquemment dans les lagunes d'eau saumâtre (exceptionnellement plus salées que la mer). Après deux à trois mois de croissance dans ces milieux généralement riches, les crevettes qui mesurent alors 5 à 10 centimètres de longueur quittent en masse les lagunes et les baies côtières pour regagner la mer où s'achèvera leur croissance. Selon les espèces, la tolérance des jeunes crevettes vis-à-vis de la salinité et de la température est variable. Sur la côte américaine du Golfe du Mexique par exemple, *P. setiferus*, qui est plus tolérante à la baisse de salinité, remonte plus haut dans les estuaires que *P. duorarum* et *P. aztecus*. D'autre part, ce comportement migratoire entre la mer et les lagunes saumâtres n'est pas un phénomène obligatoire : chez une espèce comme *P. duorarum*, qui a pourtant développé des mécanismes évolués pour l'entrée et la sortie des lagunes (l'activité des animaux est fonction du sens des variations de salinité elles-mêmes sous la dépendance directe des marées), le cycle complet peut se dérouler dans une eau de mer à salinité normale, et il existe naturellement des fonds de pêche (Golfe de Guinée) dépourvus de zones lagunaires côtières suffisamment proches. Ce phénomène de pénétration temporaire des jeunes à la fin de la vie larvaire dans les lagunes littorales est très répandu parmi les animaux marins, y compris les Poissons. L'homme a d'ailleurs appris de longue date à en tirer parti, en installant à la période favorable des filets dans les canaux de communication des lagunes avec la mer : de telles pêcheries artisanales existent encore dans le cas des crevettes dans l'ensemble de la ceinture intertropicale.

Pour des raisons encore mal comprises, les jeunes crevettes de 5 à 10 cm doivent généralement revenir en mer. Si elles demeurent enfermées dans la lagune, par exemple par fermeture temporaire des chenaux de communication (ensablement), leur croissance diminue rapidement et cesse complètement à une taille bien inférieure à la taille adulte. Il existe toutefois des exceptions, en particulier celle de *P. monodon* : cette crevette est très tolérante aux facteurs écologiques des lagunes, et une forme d'élevage traditionnel très semblable à la valliculture italienne, fondée sur les tropismes migratoires, existe de nos jours en Malaisie, en Indonésie, aux Philippines. Dans la plupart des cas, il s'agit d'élevage à faible densité,

avec un apport limité de fertilisants organiques et de calcaire, et le succès dépend avant tout de l'entrée dans les bassins d'élevage d'un nombre suffisant de jeunes post-larves nées en mer. C'est essentiellement à la solution de ce problème que se sont attaqués les chercheurs japonais à propos d'une autre espèce, la crevette japonaise.

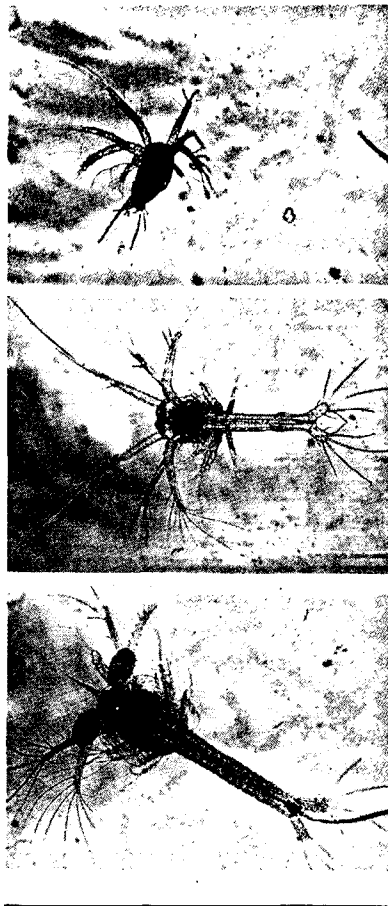
I - Les recherches entreprises au Japon.

La crevette impériale japonaise *Penaeus japonicus* est, malgré son nom, répandue dans l'ensemble de l'océan Indo-Pacifique, mais n'intervient de manière significative dans les apports de la pêche que dans le Nord-Ouest du Pacifique et particulièrement le long des côtes de l'archipel nippon et dans la Mer Intérieure délimitée par les trois grandes îles du Sud du Japon, Honshu, Kyushu et Shikoku. Vraisemblablement exploitée de longue date par la pêche artisanale, cette espèce a été décrite et nommée en 1888 seulement, d'après des spécimens récoltés dans la région du Japon lors de la célèbre circumnavigation du navire anglais « Challenger » (1872-1876). Très appréciée par les consommateurs japonais, elle fut très tôt l'objet de tentatives d'élevage : dès le début du XX^e siècle, dans la préfecture de Kumamoto (les préfectures japonaises sont l'équivalent de nos départements), des jeunes crevettes capturées en mer par la pêche étaient conservées dans des viviers à fond de sable et nourries jusqu'à ce qu'elles aient atteint la taille commerciale. Ces premiers essais, fondés sur la disponibilité de jeunes crevettes pêchées dans le milieu naturel, n'ont pu prendre de véritable extension, contrairement aux élevages du même type pratiqués traditionnellement en Indonésie et aux Philippines avec d'autres espèces de *Penaeus* ayant un comportement beaucoup plus favorable à ce type d'élevage. C'est à partir de 1933, sous l'impulsion d'un chercheur japonais, le Professeur Fujinaga (également orthographié Hudinaga), que débute l'histoire des élevages modernes de *Penaeus japonicus*. A cette date, les connaissances de base sur la biologie, le développement, le comportement, l'écologie..., de *P. japonicus* étaient à un stade très rudimentaire. Plutôt que d'en faire le constat, l'exposé chronologique des principaux résultats obtenus par le Professeur

Fujinaga permettra d'apprécier les lacunes immenses qui existaient il y a un peu moins de cinquante ans.

Les premiers travaux entrepris dans un petit laboratoire de l'île d'Amakusa, côte Ouest de Kyushu, avaient pour but de découvrir les stades larvaires de la crevette japonaise. Les femelles ne portant pas leurs œufs pendant l'incubation sur les pattes abdominales, c'est en pleine eau, dans le plancton, qu'il convenait de rechercher les larves. Des campagnes de pêche répétées avec des filets à plancton à mailles fines (150 à 200 microns de côté) furent effectuées régulièrement pendant plusieurs saisons. Elles permirent de recueillir et de décrire l'un des stades larvaires de la crevette japonaise, la première larve zoé, puis la larve précédente, le nauplius. En même temps, Fujinaga put déterminer la période de reproduction, localisée aux mois de mai, juin, juillet et août. Par contre, il lui fut impossible malgré des pêches répétées tous les jours, de découvrir les œufs de la crevette japonaise.

Les deux stades larvaires découverts par Fujinaga étaient déjà connus dans d'autres groupes de Crustacés. Le nauplius, considéré comme la larve primitive de tous les Crustacés, et encore très répandu en particulier parmi les groupes inférieurs, est caractérisé par la présence de trois appendices pairs (les antennules, les antennes et les mandibules) garnis de longues soies et adaptés à la nage qui s'effectue par battements saccadés. Le nauplius ne s'alimente pas chez les Penaeidae, et se nourrit aux dépens des réserves de l'œuf. Ce stade très fugace vit 36 heures environ à 26°. Il comprend en fait six sous-stades successifs, dits nauplius I à VI chez *P. japonicus*, séparés par cinq mues. Au cours de ces mues, l'organisation segmentaire de la larve zoé s'élabore progressivement, et les bourgeons d'où naîtront les appendices postérieurs aux mandibules se développent au cours des derniers stades naupliens. La larve zoé, récoltée dans les pêches de plancton, et obtenue au laboratoire à partir des nauplius, était également déjà connue chez les Crustacés. Cette larve, appelée zoé I ou protozoé, possède deux yeux sessiles, une bouche fonctionnelle, une carapace céphalo-thoracique et un abdomen terminé par un telson ou queue en double palette garnie de longues soies. Très active, elle nage en avant sous l'action de mouvements réguliers des appen-



De haut en bas :

Fig. 1 - *Penaeus japonicus*. Larve nauplius au stade IV, vue de trois quart.

Fig. 2 - *Penaeus japonicus*. Larve zoé au stade I, également appelée protozoé.

Fig. 3 - *Penaeus japonicus*. Larve zoé au stade II.

dices antérieurs fonctionnant comme des avirons. La zoé I doit s'alimenter immédiatement et de façon presque continue : il fallut six années à Fujinaga pour découvrir la nature de la nourriture nécessaire à cette larve. Elle est en effet strictement herbivore, et se nourrit d'algues phytoplanctoniques, dont les dimensions varient entre quelques microns et quelques dizaines de microns de diamètre. Les premiers élevages furent réalisés en nourrissant les larves zoé I avec des cultures d'algues unicellulaires de laboratoire, en particulier la Diatomée *Skeletonema costatum*. Deux autres larves zoé, zoé II et III, furent ainsi découvertes. Ces larves diffèrent de la zoé I par leurs yeux pédonculés, leur carapace pourvue d'un rostre antérieur préfigurant le rostre garni d'épines de l'adulte, et leurs appendices plus nombreux. Ces trois larves zoé vivent un peu plus d'un jour chacune, l'ensemble de la période zoé

durant quatre jours environ. Ces larves zoé, toutes trois herbivores, ont besoin d'une densité élevée de nourriture dans le milieu qui les entoure : pour une Diatomée comme *Skeletonema*, la densité optimale est de l'ordre de 10^3 à 10^4 cellules d'algues par millilitre.

Le stade suivant diffère profondément du stade zoé : dénommée mysis, cette larve a grossièrement l'aspect d'une petite crevette, mais s'en distingue facilement par ses pattes thoraciques biramées, dépourvues de pinces et servant à la nage, son appendice caudal, son rostre, et de nombreux autres détails. Le comportement de cette larve mysis est également bien différent de celui de la jeune crevette : la mysis se tient en pleine eau, la tête en bas, avec de temps à autre des mouvements brusques de remontée. Comme dans le cas des larves zoé, il existe trois stades mysis successifs, mysis I, II et III, qui se distinguent essentiellement par le développement et la complication des appendices. L'ensemble des trois stades mysis dure quatre jours environ. Du point de vue alimentaire, les stades mysis diffèrent profondément des stades précédents : les mysis ont en effet un régime carnivore assez strict, en particulier pour les deux dernières mysis. Lors des premières expériences, Fujinaga s'aperçut que les larves d'*Artémia*, petit Crustacé bien connu des aquariophiles, étaient parfaitement capturées et consommées par les mysis. Bien entendu, il convient de respecter une certaine densité de proies dans le milieu d'élevage, et de déterminer le taux de consommation journalier.

En même temps, les recherches de Fujinaga abordaient le problème de la reproduction des crevettes adultes obtenues par la pêche. L'étude saisonnière de l'état des ovaires des femelles montre un grossissement relatif de l'ovaire rapide pendant le printemps, qui se termine par une modification de coloration à l'examen par transparence : la teinte brun verdâtre caractérise les femelles les plus mûres. Dès 1934, Fujinaga découvrit que ces femelles, mises en bacs d'élevage de dimension suffisante au laboratoire (quelques m³), et maintenues dans une obscurité complète durant la nuit et un éclairage très atténué durant le jour, pondent dans une proportion moyenne de une pour deux au cours des deux ou trois nuits qui suivent leur capture. Une femelle

d'une centaine de grammes peut pondre plusieurs centaines de milliers d'œufs, qui sont libérés dans l'eau de mer. Au cours de la ponte, la femelle se tient en pleine eau, et agite vigoureusement ses appendices en se déplaçant très lentement. Les œufs se développent très rapidement, et l'éclosion a lieu dix à quatorze heures après la ponte. Elle donne naissance au premier stade nauplien, le nauplius I, qui avait déjà été rencontré dans le milieu naturel. Cette découverte est particulièrement importante, puisqu'elle permet de disposer d'un grand nombre de larves à un moment déterminé. Toutefois, la disponibilité de femelles mûres est limitée de deux manières : d'une part, le pourcentage de femelles capturées par les navires de pêche (quelques pour cent), d'autre part, et surtout les femelles mûres n'existent dans la nature qu'à une époque déterminée et limitée à quelques mois au cours de l'année dans la région considérée. Ce point est particulièrement important puisqu'il contrôle l'ensemble du cycle d'élevage et le situe à une période déterminée de l'année, période qui du point de vue de la température de l'eau de mer dans les bassins d'élevage n'est pas nécessairement la meilleure.

L'obtention de pontes importantes permet de réaliser les premiers élevages à petite échelle, et de compléter ainsi les données sur le cycle biologique de la crevette japonaise. Le dernier stade mysis, à la suite d'une métamorphose profonde, donne naissance à une jeune crevette très semblable à l'animal adulte. Elle en diffère encore par certains détails morphologiques (par exemple le nombre et la dimension des épines du rostre, ou les sculptures de la carapace céphalothoracique) et par sa taille encore très petite : 5 mm de longueur, quelques milligrammes de poids individuel. L'acquisition de la morphologie définitive se fait à travers vingt-deux stades successifs séparés par une série de mues. Pendant cette phase, les jeunes crevettes sont dénommées des post-larves : ce ne sont plus des larves, et ce ne sont pas encore tout à fait des animaux adultes. On peut distinguer morphologiquement ces différents stades post-larvaires : P.L. 1, 2, 3, ..., 22. En pratique, pour des conditions de température bien définies (22-24°) on parle également de post-larves au sens chronologique : P 30 par exemple désigne une post-larve âgée de

30 jours depuis la métamorphose de la mysis III, et correspond morphologiquement à une P.L. 12 à 15.

Le comportement des post-larves se modifie graduellement. Les premières post-larves vivent en pleine eau pendant quelques jours, puis recherchent le contact semi-permanent avec un support (parois et fond du bassin d'élevage). Les animaux se nourrissent aussi bien de jour que de nuit, et consomment indifféremment des proies vivantes (*Artemia*) ou de la nourriture fraîche (chair de mollusques bivalves finement coupée). Un peu plus tard, 6 à 10 jours après la métamorphose (P.L. 4 à 6), les post-larves adoptent progressivement le comportement caractéristique des animaux adultes : elles viennent se poser sur le fond du bac d'élevage, et cherchent à s'y enterrer durant la journée. Très vite, ce mode de vie devient rigoureux : les jeunes crevettes demeurent enterrées dans le sable du fond des bassins pendant toute la journée, parfaitement invisibles. Elles en sortent pendant la nuit, nagent alors activement et se nourrissent. Il y a donc à partir de cette période deux phases métaboliques opposées : une phase diurne de repos, au cours de laquelle l'animal est en état de métabolisme basal, ses besoins énergétiques étant limités à la respiration, et une phase nocturne active, au cours de laquelle les dépenses énergétiques sont élevées (alimentation, marche sur le fond, nage en pleine eau, etc.). La vitesse de transit intestinal de la nourriture ingérée est grande : lorsque la nourriture est distribuée le soir précédent, on retrouve dès le matin sur le sédiment du fond des bassins les boudins intestinaux excrétés par les animaux à la fin de la période d'activité. Lorsque la quantité de nourriture distribuée est insuffisante, les animaux réingèrent tout ou partie des excréments rejetés : il y a coprophagie. C'est également durant la nuit que se déroule la phase ultime de la mue, processus particulier à l'ensemble des Arthropodes et qui permet à l'animal d'assurer sa croissance de manière discontinue. Après une préparation assez longue, l'animal quitte l'ancienne carapace chitineuse plus ou moins calcifiée qui recouvre l'ensemble de son corps à travers une ou plusieurs fentes de déhiscence, et augmente rapidement de volume par absorption d'eau dans ses tissus, avant que la nouvelle carapace ne se calcifie et devienne indéformable. Ce

phénomène de la mue se répète une trentaine de fois au cours de la vie de la crevette japonaise, depuis la métamorphose de la larve mysis III. L'intervalle de temps séparant deux mues successives, intervalle qui correspond biologiquement à la notion de cycle d'intermue, est d'autant plus grand que l'animal est âgé. Dans le cas de la crevette japonaise, la durée de l'intermue varie de quelques jours au début de la vie post-larvaire à un mois et demi vers la fin de la vie de l'animal. La croissance de la crevette japonaise est remarquablement rapide : trois mois après la ponte, les animaux atteignent 3 à 5 g de poids individuel (cette taille correspond à la taille moyenne de commercialisation de la crevette bouquet en France), et six mois après la ponte 15 à 20 g, dans de bonnes conditions de température (22 à 24°). On ne sait encore que peu de choses sur la taille maximale et surtout la longévité de l'espèce. Des poids individuels de 100 à 120 g ne sont pas rares, et on cite au Japon l'exemple exceptionnel d'un individu de crevette japonaise atteignant plus de 150 g, soit une longueur de près de 25 cm, dont l'âge est estimé à un peu plus de deux ans. Il n'existe pas à l'heure actuelle d'étude précise et complète sur la vitesse de croissance en taille comme en poids en fonction de la température. Or, la température intervient de manière importante sur la croissance des animaux qui ne régulent pas leur température interne à une valeur constante, et on admet de façon assez schématique, tout au moins à l'intérieur des limites vitales spécifiques, qu'une élévation de température de 10° (par exemple 16° à 26° dans le cas de la crevette japonaise) se traduit par un doublement de la vitesse de croissance.

En même temps, l'observation des animaux adultes maintenus en captivité permet à Fujinaga de compléter les données existantes sur la reproduction de la crevette japonaise (qui se déroule d'ailleurs de la même manière chez une espèce vivante en Méditerranée, et étudiée à la même époque en Tunisie par un chercheur français, J. Heldt (1)). Du point de vue morphologique, les différences existant au niveau des caractères sexuels secondaires étaient connues depuis longtemps : chez les femelles, il existe au niveau de la base de la dernière paire de pattes thoraciques un étui ouvert en avant, le thelycum ;

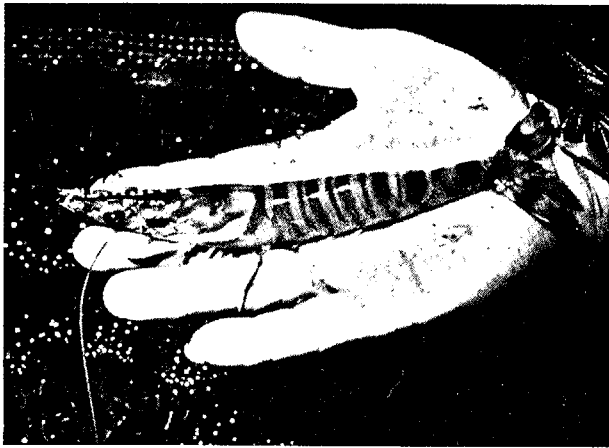


Fig. 4 - *Penaeus japonicus*. Crevette adulte âgée de 18 mois.



Fig. 5 - *Penaeus japonicus*. Crevettes de trois générations distinctes, âgées respectivement de 18 mois, 6 mois et 1 mois. A gauche, on reconnaît les fragments d'une mue du plus grand individu.

cette particularité fait défaut chez les mâles, qui par contre présentent un organe copulateur constitué par la première paire de pattes abdominales qui ont perdu leur rôle natatoire, et qui ont reçu le nom de petasmas. Fujinaga semble être le seul auteur à avoir observé l'accouplement, qui a lieu de nuit et en pleine eau. Durant cet accouplement, qui dure quelques minutes, le mâle dépose à l'aide de son organe copulateur deux étuis cornés contenant les cellules sexuelles mâles (les spermatozoïdes), les spermatophores, dans le thelycum de la femelle. L'accouplement a probablement lieu, comme chez d'autres Crustacés, juste après une mue de la femelle. Les spermatophores sont conservés par la femelle jusqu'à la mue suivante, et restent fixés sur l'ancienne cuticule de l'animal (dénommée exuvie). Un nouvel accouplement doit alors avoir lieu. L'accouplement apparaît relativement tôt au cours de la vie de la crevette, et en particulier avant maturation des ovaires des femelles. La fécondation proprement dite (rencontre des cellules sexuelles mâles et femelles permettant la fusion de deux noyaux) est indépendante de l'accouplement et prend place lors de la ponte : la femelle a ainsi la possibilité d'utiliser les spermatozoïdes déposés depuis quelques jours à quelques semaines lorsqu'elle est sexuellement mûre. On connaît d'ailleurs encore très mal le déroulement précis de ces processus au niveau individuel, et les éléments précédents, fondés sur des études récentes réalisées au Centre Océanologique de Bretagne, sont au moins pour partie des hypothèses de travail vraisemblables.

II - Le début du développement.

L'ensemble des résultats acquis par Fujinaga entre 1933 et 1941 a été publié en 1942 dans une revue scientifique japonaise, le *Japanese Journal of Zoology* (2). Ils auraient pu permettre une application rapide, mais la guerre et ses conséquences vint retarder considérablement le passage au développement. Il faut attendre 1960 pour que soit créée la première ferme à crevettes située à Aio (préfecture de Yamaguchi, côte Sud-Ouest de Honshu sur la Mer Intérieure), dans une baie sableuse de faible profondeur. Et ce n'est qu'à partir de 1966 environ que la rentabilité économique des élevages commerciaux fut atteinte, la production ne dépassant guère 200 tonnes par an au cours de cette première phase.

Parmi les apports nouveaux réalisés au cours de cette période du début du développement, il faut signaler la mise au point d'une technique d'élevage larvaire à grande échelle, dans des bassins de 60 à 200 m³ de volume utile, équipés d'un système de chauffage permettant de maintenir la température de l'eau de mer à 28 °C et d'un circuit d'aération. Dans ces bassins, on place tout d'abord les femelles mûres capturées par les bateaux de pêche, puis on ajoute après la ponte des fertilisants minéraux à dose convenable (nitrate de potasse K NO₃ et phosphate dipotassique K₂ H PO₄) : l'équivalent de 18 µ at.g/l d'azote et 1,15 µ at.g/l de phosphore en ce qui concerne les deux éléments essentiels pour le développement des algues unicellulaires. Cet apport est répété chaque jour jusqu'au vingtième jour après l'éclo-

sion, de manière à maintenir, sous l'effet de l'éclairement solaire, une population de Diatomées donnant à l'eau une coloration brune caractéristique. Ce phytoplancton servira de nourriture aux larves zoé, et permet en outre le développement d'un zooplancton herbivore (Copépodes en particulier) dont les mysis et les post-larves se nourriront en partie. Cette technique a été mise au point par un élève de Fujinaga, J. Kitataka (3), qui réalisa à la même époque une expérience originale portant sur la reproduction en captivité de la crevette japonaise.

Au laboratoire de Takamatsu, situé sur la côte Nord de l'île de Shikoku, en Mer Intérieure, des jeunes crevettes nées de parents sauvages au printemps 1961 furent placées dans des bassins à fond de sable de plusieurs dizaines de m² de surface, construits sous des abris légers pourvus de toiture, mais non de parois verticales. Nourris avec de la chair de mollusques bivalves, ces animaux étaient ainsi soumis à un éclairage naturel atténué et la température de l'eau des bassins était maintenue en hiver à un minimum de l'ordre de 16 °C. Au bout d'un an, en avril-mai 1962, quelques femelles pesant une cinquantaine de grammes étaient trouvées mûres, et des pontes ont été obtenues naturellement dans le bassin d'élevage, et sur des femelles isolées en bac de ponte. Les jeunes crevettes nées pour la première fois au monde à partir de femelles ayant vécu toute leur vie en captivité se reproduisirent à leur tour à la même période de l'année en mai 1963, et quatre générations successives furent ainsi obtenues entre 1962 et 1965. Le nombre

de femelles mûres n'a jamais dépassé 1 à 2 % du nombre total de femelles en élevage, et les pontes obtenues étaient relativement faibles. D'autre part, l'un des objectifs de cette expérience, c'est-à-dire la possibilité de disposer à différentes périodes de l'année de femelles mûres, n'a pas été atteint. Le faible degré de réussite de la reproduction en captivité et l'impossibilité de modifier la date des pontes par rapport à la période naturelle de reproduction des crevettes dans cette région enregistrés au cours de cette expérience de quatre ans par Kittaka conduisirent à l'abandon de ces recherches, qui ne seront pas reprises par la suite au Japon. Aucune hypothèse scientifique rendant compte de ces résultats n'a été proposée, et il faut bien dire que les conditions pratiques de réalisation de cette première expérience n'en facilitaient pas l'interprétation.

Il existait en 1966 plus d'une douzaine de fermes de crevettes au Japon, construites en majorité sur des anciens marais salants surcreusés, et situées presque toutes sur les bords de la Mer Intérieure. La démonstration de la rentabilité économique, jointe à une demande importante en post-larves destinées à des expériences de repeuplement, accélérèrent la multiplication des éclosiers de crevettes, et conduisirent aux premiers développements de nouvelles techniques d'élevage à haute densité et avec nourriture composée.

III - Progrès récents et état actuel des élevages de crevettes au Japon.

Les principaux progrès réalisés depuis 1968 concernent la nourriture des crevettes, et la recherche d'une technique permettant de réaliser des élevages à haute densité. En ce qui concerne la nourriture, c'est d'abord vers les besoins des larves, et notamment des zoés, que se sont orientées les recherches. Hirata montra dès 1972 (4) qu'il était possible de subvenir aux besoins nutritionnels des zoés en cas de mauvais développement des algues phytoplanctoniques en leur fournissant un tourteau de soja présenté sous forme de particules de dimensions convenables. Quelques années plus tard, des aliments composés plus complexes permirent d'obtenir depuis la zoé 1 jusqu'à la P.L. 4 des taux de survie variant entre 50 et 80 %, chiffres tout à fait compa-

rables à ce que l'on obtenait avec des aliments frais vivants ou inertes. Ces travaux, réalisés de manière pragmatique, ne prennent pas en considération les besoins nutritionnels de base des différents stades larvaires, et montrent simplement qu'il est relativement aisé de fournir aux larves et aux jeunes crevettes des substituts alimentaires convenables, en retenant comme référence un taux de survie assez élevé des larves.

La mise au point d'un aliment composé permettant d'atteindre la taille commerciale (15 à 25 g) a été ensuite entreprise par différents chercheurs japonais (Shigueno, Kanazawa, Deshimaru (5), etc.). Assez rapidement, un aliment à base de farines animales et végétales fut expérimenté avec succès. Sa mise au point fait davantage appel à des techniques classiques en nutrition animale qu'à une recherche scientifique originale. Au cours des travaux préliminaires, les chercheurs japonais ont pu mettre en évidence les besoins relativement élevés en protéines (50 à 70 % de la ration en poids sec), avec plusieurs acides aminés essentiels (phénylalanine, lysine, histidine, arginine, thréonine, valine, méthionine, isoleucine, leucine et tryptophane constituent vraisemblablement des acides aminés essentiels pour la crevette japonaise), les besoins en lipides, en vitamines, en stéroïdes et en sels minéraux (calcium et phosphore en particulier). A la suite de ces recherches, un aliment composé était commercialisé dès 1974, et progressivement amélioré au fur et à mesure du progrès des connaissances.

C'est dans le domaine de l'élevage à haute densité que les résultats les plus intéressants ont été obtenus. Jusqu'à 1970, les crevettes étaient élevées jusqu'à la taille commerciale dans des bassins à fond de sable de quelques milliers de mètres carrés alimentés par le jeu des marées à travers des vannes munies de filets empêchant la fuite des jeunes crevettes ou l'entrée des prédateurs. Dans les meilleures conditions, la biomasse ne dépassait guère 250 à 300 g/m² de poids de crevette en fin d'élevage, soit 10 à 20 crevettes de 15 à 25 g par mètre carré. L'idée de Shigueno et de ses collaborateurs fut d'accroître considérablement la circulation de l'eau de mer à travers le sable pendant le jour, afin de permettre aux crevettes de respirer normalement et de maintenir les conditions favorables à l'existence d'une microflore de bactéries

capable de dégrader la matière organique en composés minéraux stables fortement oxydés. Après des essais à petite échelle, des bacs circulaires de 23 m de diamètre contenant 1 000 m³ d'eau équipés d'un double fond ont été mis au point. Alimentés par pompage, avec un taux de renouvellement journalier de l'eau de 2 à 3, complété par une circulation forcée à travers le fond de sable à peu près équivalente, ces bassins ont permis d'atteindre des charges en poids frais de 1,5 à 2 kg/m² en fin de cycle d'élevage, soit, pour 20 à 25 g de poids individuel entre une soixantaine et une centaine de crevettes par mètre carré, cette dernière valeur pouvant être temporairement dépassée. Un dispositif complexe de circulation et d'évacuation de l'eau a pour effet d'accumuler les déchets figurés (excréments, nourriture non consommée, exuvies) au centre du bassin, d'où ils sont facilement évacués par vidange durant la journée lorsque les animaux sont enterrés dans le sédiment.

Cette nouvelle technique, cinq ans seulement après sa mise au point au laboratoire, a atteint le seuil de rentabilité économique avec emploi généralisé d'aliments composés. Malgré les frais entraînés par les structures d'élevage construites en béton et le pompage de volumes d'eau importants, cette technique a pour elle un accroissement de la productivité et une survie globale supérieure, d'où un coefficient de conversion de la nourriture plus élevé. On peut même envisager en régions suffisamment chaudes, et dans la mesure où les larves seraient disponibles à toute période de l'année, d'effectuer deux saisons de grossissement par an dans de telles structures, ce qui réduirait le montant des amortissements de moitié.

A la suite de ces diverses améliorations et modifications des techniques, l'élevage des crevettes japonaises a progressé de manière spectaculaire. En 1976, la production a vraisemblablement dépassé 1 200 tonnes (le 1/10 de la consommation française de crevettes durant la même année). La survie moyenne depuis l'œuf peut être résumée ainsi (d'après Shigueno, 1975 (6)) :

- Taux d'éclosion moyen des œufs = 50 %.
- Taux de survie du nauplius I à la P.L. I = 43 %.
- Taux de survie de P.L. I à la taille commerciale = 47 %.

Le taux de survie de l'œuf à la crevette de taille commerciale est donc de 12,5 % seulement. Pour une production de 1 000 tonnes à 10 g en moyenne, il faut au départ 800 millions d'œufs ce qui représente à raison d'une ponte moyenne de 150 000 œufs, et d'une ponte réussie pour deux femelles mûres plus de 10 000 femelles pesant au total 1 000 kg. Ces chiffres, qui résument l'état actuel de la technique, témoignent également de la prodigieuse fécondité des crevettes japonaises.

IV - Recherches et expérimentations françaises.

Dans le cadre de son programme d'orientation Océan publié en 1968, le Centre National pour l'Exploitation des Océans retenait la crevette japonaise comme l'une des espèces devant faire l'objet d'essais d'aquaculture, compte tenu de la réussite japonaise d'une part, et des données économiques nationales d'autre part (prix de vente élevé, importations importantes). Les premiers essais de transposition en France de l'ensemble des techniques japonaises ont été envisagés dès 1968, et tentés à partir de 1969.

Les expéditions par voie aérienne de femelles sauvages prêtes à pondre du Japon en France n'ont jamais donné de résultats intéressants, les animaux subissant un choc physiologique profond capable de bloquer la ponte. Il a donc fallu se tourner vers les transports de post-larves (P.L. 8 à 15 généralement) en sacs de polyéthylène sous atmosphère d'oxygène. Cette technique donne des résultats acceptables au plan expérimental, mais constitue un lourd handicap au plan de l'économie d'un élevage. En effet, la mortalité due au cannibalisme (lui-même lié à l'absence de nourriture), négligeable pour des durées de 6 à 8 heures, représente plus de 50 % de l'effectif initial pour 24 heures de transport, ce qui revient à doubler le prix unitaire de la post-larve. En outre, le poids total à transporter est élevé : 7 kg d'eau de mer et d'emballage pour 5 000 post-larves au départ, soit à peine 2 500 à l'arrivée.

Néanmoins, ces importations de post-larves du Japon étaient l'unique solution, et permettaient de réaliser les premières expériences de grossissement dans les eaux françaises. Depuis 1970, en divers sites du littoral français méditerranéen et atlantique,

ces expériences de grossissement connurent quelques déboires au cours des deux premières années. Le cap de la première tonne de crevettes grossies et commercialisées en France est franchi en 1973 (7). L'amélioration des techniques d'élevage et en particulier de gestion du milieu permet sans grand accroissement des surfaces expérimentales utilisées d'atteindre 2 tonnes en 1974, puis près de 3 tonnes en 1975. La mortalité durant la période de grossissement de cinq mois environ varie entre 40 et 70 % du nombre initial de post-larves mises en élevage, chiffre voisin des données japonaises. Le taux de conversion brut est également comparable, tout au moins si l'on tient compte de l'aliment frais utilisé en France (crabe vert) : de l'ordre de 12 à 18. Enfin, la vitesse de croissance, qui dépend essentiellement de la température, bonne jusqu'à 20-21°, est encore acceptable à 16-17°. Dans le cadre de cet exposé, il n'est pas nécessaire de développer avec plus de détail les résultats d'ordre technique et économique enregistrés au cours de ces élevages expérimentaux. Ils ont cependant permis de mettre en évidence les « goulots d'étranglement » de l'élevage de la crevette japonaise en France :

- Disposer de post-larves prêtes à passer en bassins extérieurs de grossissement entre le 15 avril et le 15 mai, afin de tirer le meilleur parti possible de l'élévation printanière de la température de l'eau de mer.

- Réduire le coût unitaire de la post-larve de façon à le rapprocher des normes japonaises.

- Disposer d'un aliment composé sec réduisant les frais d'achat de nourriture, de conservation et de distribution.

Au plan scientifique, la solution des deux premiers points passe par une maîtrise des conditions de reproduction en captivité permettant de prévoir la période de ponte avec une précision de l'ordre du mois. Dès la fin de l'année 1973, le CNEXO entreprenait ou faisait entreprendre des études sur ce sujet, en Polynésie française, à Tahiti, et en Bretagne à Brest dans ses propres installations, sur les côtes du Languedoc en Méditerranée chez un de ses contractants dans le domaine de l'aquaculture.

Deux de ces expériences visaient au contrôle de la reproduction par l'intermédiaire des facteurs du milieu :

température et salinité de l'eau de mer, durée de l'éclairement journalier. La troisième, réalisée à Tahiti, avait pour but dans un premier stade de rééditer l'expérience de Kittaka à plus basse latitude.

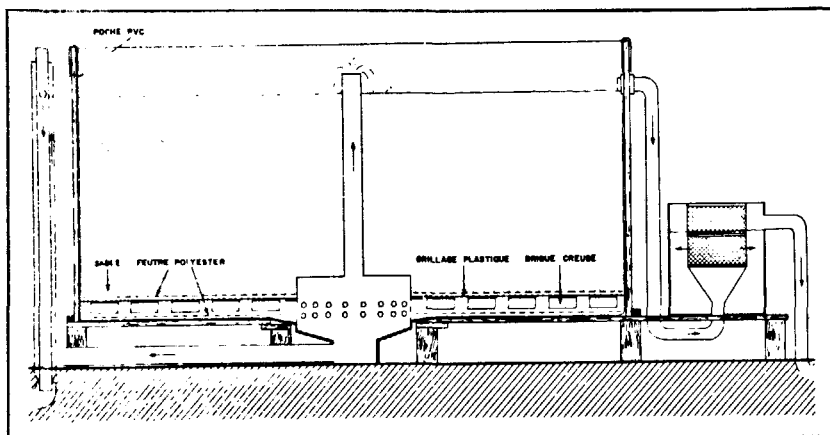
Les premiers résultats furent enregistrés plus tôt qu'on ne l'espérait : entre mi-juin et mi-juillet 1974, un effectif de plus de 200 femelles de crevettes produisit une quinzaine de pontes dans les bassins d'élevage en Méditerranée, sans que l'on puisse établir de lien de causalité entre tel ou tel facteur du milieu et les quelques pontes obtenues. L'élevage des nauplius recueillis ne put être réalisé. Quelques mois plus tard, en septembre et octobre 1974, quatre pontes furent obtenues à Tahiti sur des crevettes élevées à l'extérieur (8), après des tentatives d'intervention sur les femelles en cours de maturation par épédonculation. L'épédonculation, ou ablation unie ou bilatérale des pédoncules oculaires qui contiennent une glande endocrine complexe, a pour but de supprimer l'action inhibitrice d'une hormone sécrétée par cette glande sur l'ovaire, permettant ainsi la poursuite et l'achèvement de la maturation sexuelle. Cette intervention imaginée en 1943 par un chercheur français étudiant la crevette bouquet des côtes du Maroc (9), permet d'obtenir quelques pontes, souvent non viables (les œufs n'éclosent pas, ou ne sont pas fécondés et ne se développent pas), et son efficacité dépend vraisemblablement de l'état de développement de l'ovaire et du stade du cycle d'intermue au moment où elle est pratiquée. Quelques dizaines de milliers de post-larves furent produites à partir de ces pontes, et servirent notamment à constituer un nouvel élevage de futurs reproducteurs. Certains de ces animaux se sont effectivement reproduits en février-mars 1976, soit à l'âge d'un an et demi environ. Cependant, pour d'autres raisons, dont la mauvaise résistance à une température permanente élevée et la sensibilité à diverses maladies dans de telles conditions, les travaux réalisés à Tahiti sur la crevette japonaise seront très réduits, d'autres espèces équatoriales et tropicales donnant de bien meilleurs résultats (*P. monodon*, *P. aztecus*, *P. stylirostris*, *P. vannamei*, *P. merguensis*) en particulier du point de vue de la survie et de la croissance. Près de 3 tonnes de crevettes *Penaeides* ont été produites par le Centre Océanologique du Paci-



Fig. 6 - Bassin construit pour l'élevage de crevettes Pénéides à Vairao, Centre Océanologique du Pacifique, Tahiti.

Ci-dessous :

Fig. 7 - Schéma des bacs expérimentaux utilisés au Centre Océanologique de Bretagne pour l'étude écophysiological de la reproduction en captivité de la crevette *Penaeus japonicus*.



fique. La troisième expérience, réalisée en Bretagne, fut totalement négative.

Ces résultats autorisent quelques conclusions très partielles :

- L'expérience de Kittaka peut être reproduite à une latitude plus basse, avec un taux de pontes très faible (de l'ordre de quelques pour mille du nombre total de femelles). Les pontes ont eu lieu pendant une période d'allongement de la durée des jours (été austral).

- Sur la côte méditerranéenne, à une latitude un peu plus haute que celle de la Mer Intérieure du Japon, la période de ponte est assez strictement localisée autour du solstice d'été, et le taux de ponte avec un éclaircissement naturel atténué (bassins sous serre semi-transparente) semble un peu plus élevé (de l'ordre de quelques pour cent du nombre total de femelles). Cette seconde expérience confirme les résultats obtenus par Kittaka, sans apporter d'éléments nouveaux.

L'expérience décisive fut réalisée un an plus tard, au Centre Océanologique de Bretagne, dans le cadre d'une approche scientifique différente, et avec un contrôle rigoureux des conditions expérimentales. Quelques rappels généraux sont nécessaires à la compréhension de ces recherches et de leur portée.

On sait depuis longtemps que les facteurs physiques du milieu déterminent à travers une chaîne complexe certains phénomènes physiologiques, et en particulier la reproduction. Parmi ces facteurs, la température et la durée d'éclaircissement journalier (ou photopériode) interviennent très fréquemment chez les animaux terrestres (la reproduction de très nombreux oiseaux par exemple, est déclenchée par l'allongement de la durée du jour au printemps). La chaîne de contrôle et de régulation fait intervenir l'organe sensitif correspondant (l'œil dans le cas de la lumière), le système nerveux central, une ou plusieurs glandes endocrines, enfin l'organe effecteur (la gonade dans le cas de la reproduction). Les actions hormonales sont soit stimulantes, soit inhibitrices, et il existe fréquemment des rétroactions également endocrines (feed-backs des anglo-saxons) assurant la régulation de l'ensemble du système concerné.

En ce qui concerne les Arthropodes, on connaît déjà des processus physiologiques faisant intervenir la photopériode. Chez les Insectes par exemple, la diapause hivernale (forme particulière d'hibernation), qui débute en automne, est déclenchée, non par la baisse de température, mais par raccourcissement de la longueur des jours durant cette même saison. Chez un Crustacé Amphipode de la

Baltique, vivant entre quelques mètres et une centaine de mètres de profondeur, la période de reproduction est contrôlée par la photopériode en premier lieu, la température intervenant secondairement. Chez des animaux provenant de populations littorales, Segerstrale a montré expérimentalement que la maturation était déterminée par la photopériode décroissante d'automne, alors que les populations de profondeur de la même espèce, qui ne sont pratiquement plus soumises à la lumière, se reproduisent en début d'été en fonction de la hausse de température du milieu. En d'autres termes, les processus de reproduction sont calés sur le facteur dont les variations sont rigoureusement définies à l'échelle cosmique, dès lors qu'il peut être perçu ; en l'absence d'information sur la photopériode, la température, qui est moins rigoureusement déterminée, prend le relais.

Les nouvelles expériences réalisées en 1975 au C.O.B. (10-11) à partir de l'équinoxe de printemps comportaient trois variantes visant à vérifier l'hypothèse selon laquelle la maturation de la crevette japonaise est avant tout dépendante de la photopériode. Dans chacun des trois bacs une vingtaine de couples de crevettes âgées d'un et deux ans était maintenue dans des conditions écologiques précises et contrôlées en ce qui concerne la température et la photopériode. Partant tous de 13 h de lumière par jour et d'une température de 14 à 16°, les trois bacs atteignaient respectivement au solstice d'été les valeurs suivantes : 16 h de lumière et 26°, 14 h 45 de lumière et 24°, 14 h 15 de lumière et 22°. Les crevettes commencèrent à pondre à peu près simultanément dans les trois bassins début juillet, et les conditions écologiques de juillet furent maintenues. Contrairement à ce qu'avait montré l'étude des animaux sauvages en captivité, les pontes se poursuivirent de manière régulière pendant plus d'un an. La moyenne des pontes obtenues sur une période de huit mois montre que les valeurs de 16 h de jour et 26° sont dans ces conditions les meilleures, les valeurs de 14 h 45 et 24° n'en étant pas très éloignées, et les valeurs de 14 h 15 de jour et 22° étant moins favorables :

Dans ces conditions écologiques correspondant à des hydro-climats tempérés chauds, subtropicaux et tropicaux, la crevette japonaise est capable de se reproduire pendant une longue période, comme cela se passe dans

Tableau I - Nombre d'œufs ou de larves de *Penaeus japonicus* recueillis par ponte et par bac au Centre Océanologique de Bretagne entre le 10 juillet 1975 et le 29 avril 1976. Noter l'arrêt des pontes du bac II depuis fin février 1976, provoqué par une baisse de la photopériode ramenée de 14 h 45 à 12 h mi-janvier 1976.

DATES	BAC I		BAC II		BAC III		DATES	BAC I		BAC II		BAC III		DATES	BAC I		BAC II		BAC III		
	Ponte	Nb ind récoltés	Ponte	Nb ind récoltés	Ponte	Nb ind récoltés		Ponte	Nb ind récoltés	Ponte	Nb ind récoltés	Ponte	Nb ind récoltés		Ponte	Nb ind récoltés	Ponte	Nb ind récoltés	Ponte	Nb ind récoltés	Ponte
1975							23.10							23.12							
10.07							24.10							24.12							
13.07							26.10							25.12							
14.07	18re	1340	18re	7100	18re	N.d.m.b.	27.10						26.12								
15.07							28.10							27.12							
16.07							29.10							28.12							
18.07							30.10							29.12							
18.07	22re	19700	22re	25000	22re	N.d.m.b.	31.10						30.12								
20.07							01.11							31.12							
24.07	42re	49350	42re	150500	42re		02.11						1976								
25.07							03.11						01.01								
28.07	52re	46500	52re	51100	52re	14250	04.11						02.01								
29.07							05.11						03.01								
30.07							06.11						04.01								
31.07	72re	8870	72re	11150	72re	1250	07.11						05.01								
01.08							08.11						06.01								
02.08	82re	10250	82re	30900	82re		09.11						07.01								
03.08							10.11						08.01								
04.08							11.11						09.01								
06.08							12.11						10.01								
07.08							13.11						11.01								
09.08							14.11						12.01								
10.08							15.11						01.02								
11.08							16.11						02.02								
12.08							17.11						03.02								
13.08							18.11						04.02								
14.08							19.11						05.02								
15.08							20.11						06.02								
16.08							21.11						07.02								
17.08							22.11						08.02								
18.08							23.11						09.02								
19.08							24.11						10.02								
20.08							25.11						11.02								
21.08							26.11						12.02								
22.08							27.11						01.03								
01.09							28.11						02.03								
02.09							29.11						03.03								
03.09							30.11						04.03								
04.09													05.03								
05.09													06.03								
06.09													07.03								
07.09													08.03								
08.09													09.03								
09.09													10.03								
10.09													11.03								
11.09													12.03								
12.09													01.04								
13.09													02.04								
14.09													03.04								
15.09													04.04								
16.09													05.04								
17.09													06.04								
18.09													07.04								
19.09													08.04								
20.09													09.04								
21.09													10.04								
22.09													11.04								
23.09													12.04								
24.09													01.05								
25.09													02.05								
26.09													03.05								
27.09													04.05								
28.09													05.05								
01.10													06.05								
02.10													07.05								
03.10													08.05								
04.10													09.05								
05.10													10.05								
06.10													11.05								
07.10													12.05								
08.10													01.06								
09.10													02.06								
10.10													03.06								
11.10													04.06								
12.10													05.06								
13.10													06.06								
14.10													07.06								
15.10													08.06								
16.10													09.06								
17.10													10.06								
18.10													11.06								
19.10													12.06								
20.10													01.07								
21.10													02.07								
22.10													03.07								

Pontes observées du 1^{er} Juillet 75 au 28 Février 76

	Nombre de pontes	Nombre de nauplius par ponte	Nombre de pontes par femelle	Nombre de nauplius par femelle
16 h de lumière, 26°	99	25 300	6	152 000
14 h 45 de lumière, 24°	106	14 800	5,6	82 900
14 h 15 de lumière, 22°	77	11 500	3,2	36 900

la nature chez d'autres espèces de Penaeidae de la ceinture équatoriale.

Cette première expérience apporte d'autres résultats originaux importants. Tout d'abord, le nombre de pontes, qui au lieu d'être cent ou dix fois inférieur au nombre de femelles, est

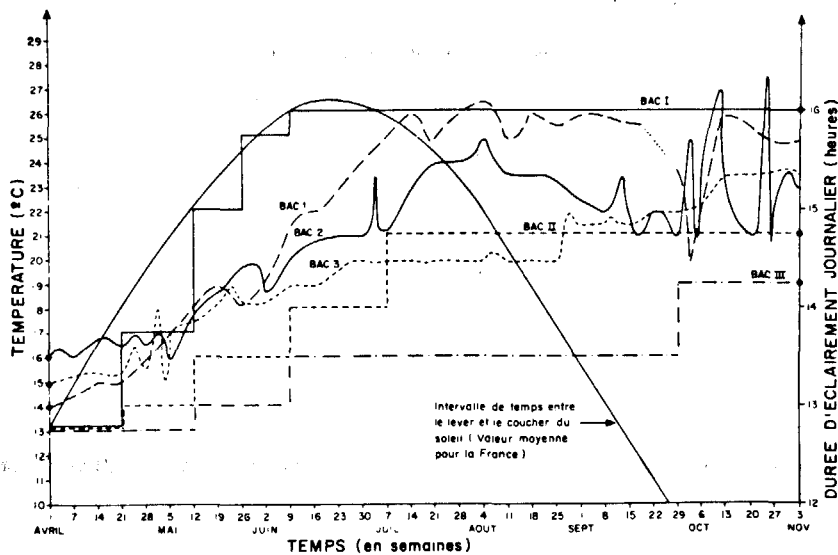


Fig. 8 - Programme de variation de la température et de la photopériode imposé aux trois bacs en expérience entre avril et novembre 1975 au Centre Océanologique de Bretagne, pour l'étude de la production de *Penaeus japonicus*.

Tableau II - Bilan mensuel à fin avril 1976 des pontes de *Penaeus japonicus* obtenues au Centre Océanologique de Bretagne par contrôle écophysologique de la maturation sexuelle des crevettes.

	BAC I		BAC II		BAC III	
	Nombre de pontes	Nombre d'individus	Nombre de pontes	Nombre d'individus	Nombre de pontes	Nombre d'individus
JUILLET	7	145 560	10	227 800	5	23 570
AOÛT	3	33 550	7	112 890	1	150
SEPTEMBRE	8	88 935	10	167 500	3	8 830
OCTOBRE	9	221 500	11	214 200	9	44 050
NOVEMBRE	18	512 450	22	348 900	16	59 050
DECEMBRE	22	1 123 550	17	301 400	15	235 800
JANVIER	16	210 200	20	136 900	13	416 850
FÉVRIER	16	171 800	9	55 800	15	99 250
MARS	14	85 100	-	-	11	85 100
AVRIL	18	38 800	-	-	8	16 600

Au plan scientifique, bien des questions restaient sans réponse, et le problème posé par le taux moyen de fécondité, par ponte ou par femelle, n'était pas le moindre. La poursuite de ces recherches en 1976 et au cours des premiers mois de 1977 a permis de résoudre certaines inconnues.

La démonstration de l'effet positif d'une température et d'une photopériode élevées demandait à être complétée en recherchant le rôle respectif de chacun des deux facteurs. Une expérience à partir des premières crevettes nées au C.O.B. en captivité en juillet 1975 fut réalisée dans deux bacs distincts en fin d'été 1976. Un des bacs était mené progressivement à un régime de type tropical (16 h de lumière, 26°), le second étant porté à la même température (26°), mais maintenu à une photopériode de 10 heures : dans ces conditions, la reproduction a débuté à la période prévue dans le premier bac en novembre 1976, alors que les animaux

du second bac ne se sont pas reproduits, et montrent à l'observation des ovaires parfaitement immatures. Cette expérience démontre l'action essentielle de la photopériode sur la phase principale de la reproduction, la maturation de l'ovaire. Bien entendu, ceci est compatible avec l'action bénéfique des températures élevées en ce qui concerne la dernière étape du processus de reproduction, c'est-à-dire la ponte. En même temps, cette expérience permet de préciser les valeurs de la photopériode : pour 10 heures d'éclairage, il n'y a pas maturation ; les premières maturations apparaissent, en nombre limité, pour 14 heures d'éclairage.

L'obtention dans des bacs différents de pontes depuis juillet 1975 permet enfin d'aborder pour la première fois les problèmes de génétique. Une expérience encore en cours actuellement apporte les premiers éléments existants en ce qui concerne les *Penaeides*. Deux pontes recueillies

en juillet et septembre 1975 dans deux bacs différents, ont été élevées et deux séries d'individus ont été soumises en processus de maturation fin 1976 : femelles nées en juillet 1975 et mâles nés en septembre dans un bac, mâles nés en juillet 1975 et femelles nées en septembre dans le second bac. Les pontes ont débuté à la date prévue par la programmation écophysologique, mais les résultats sont très différents. Dans le premier cas, les moyennes de nauplius par ponte et de pontes par femelle correspondent aux chiffres déjà obtenus au cours des expériences précédentes. Dans le second cas, par contre, la fécondité moyenne se révèle beaucoup plus élevée. Après une première période de trois mois, où les pontes enregistrées étaient du type habituel, une série d'une quinzaine de très fortes pontes totalisant près de 5 millions de nauplius a été obtenue entre février et mars 1976. La valeur la plus élevée est une ponte de 1,025 million de larves recueillies, chiffre dépassant très largement les données classiques pour la crevette japonaise. Cette valeur est d'autant plus remarquable que les reproducteurs femelles nées en septembre 1975 au C.O.B. sont âgés de dix-huit mois et pèsent 55 g en moyenne (les données japonaises pour une ponte de 150 000 œufs correspondent à un poids de 85 à 90 g, soit très vraisemblablement des animaux de deux ans).

Il est actuellement impossible d'affirmer le fondement génétique de cette fécondité remarquable des femelles nées en septembre 1975. On peut cependant remarquer que les animaux mis en expérience au C.O.B. début 1975 provenaient de deux générations différentes importées du Japon en 1973 et 1974 sous forme de post-larves. Des individus des deux sexes de chaque génération ont été mis en présence dans chacun des trois bacs de la première expérience. Dans ces conditions, des croisements consanguins entre individus d'une même génération et des croisements non consanguins entre individus d'origine différente ont pu avoir lieu. Une hypothèse peut être proposée, en admettant que la consanguinité diminue la fécondité des femelles (ce qui se produit effectivement chez des invertébrés marins comme les huîtres) : les individus nés en juillet 1975 proviendraient d'un croisement consanguin, et ceux nés en septembre d'un croisement non consanguin. Dans ces conditions, seules les femelles de sep-

tembre fécondées par des mâles non consanguins, pourraient fournir des pontes de plusieurs centaines de milliers d'œufs, voire plus d'un million. S'il est vrai que le croisement femelles de juillet 1975 × mâles de septembre 1975 n'a donné que des pontes moyennes, il faudrait encore réaliser un croisement consanguin sur la génération de septembre 1975, et également obtenir des pontes de femelles de cette génération fécondées par d'autres mâles que ceux de juillet 1975, pour confirmer cette inter-prétation.

Cette hypothèse, certes encore peu fondée du point de vue expérimental, est cependant la seule qui puisse rendre compte à ce jour des très fortes pontes enregistrées avec les femelles de septembre 1975. En même temps, elle constitue la première approche génétique chez les crevettes *Penaeides* et représente un point de départ fort intéressant du double point de vue scientifique et appliqué.

Ainsi, en moins de deux ans, il a été possible d'apporter les preuves expérimentales du rôle de la photopériode et de la température sur le déterminisme de la maturation sexuelle et de la ponte, données d'autant plus importantes qu'elles permettent de comprendre les observations effectuées dans la nature. En effet, la crevette japonaise a une très large répartition dans l'océan Indo-Pacifique, et selon la latitude du lieu considéré, donc de la longueur des jours, on peut prédire dans quelles conditions temporelles se réalisera la reproduction. Limitée à une période de un ou deux mois centrée sur le solstice d'été aux latitudes les plus élevées, la reproduction se produit pendant quatre à cinq mois en zone subtropicale (certains auteurs distinguent deux pics de pontes dans ces régions, l'un centré sur le mois de mai — pontes de type A — le second centré sur août-septembre — pontes de type B —, et peut exister toute l'année dans les régions de très basse latitude (cas du Nord de Madagascar par exemple, où la crevette japonaise existe sur les fonds sableux). Ce schéma, qui s'applique certainement aux autres espèces de *Penaeides* ayant vis-à-vis de la lumière le même comportement, est d'autre part susceptible de généralisations. Des essais sont déjà en cours sur *P. kerathurus*. Au plan de la recherche de base, ce domaine de la biologie marine qui vise à apporter la dé-

monstration expérimentale du rôle des facteurs du milieu sur les grandes fonctions physiologiques des organismes, constitue certainement une des voies de recherche les plus fécondes à l'heure actuelle. Les retombées pratiques de ces travaux d'écophysiologie sont également importantes, dès lors que l'espèce étudiée fait ou peut faire l'objet d'un élevage.

Malgré l'intérêt scientifique et pratique des travaux sur le contrôle écologique de la reproduction de la crevette japonaise, il convient en matière de conclusion de souligner le caractère « moyen » des résultats obtenus. Toutes les expériences faites ont porté sur des effectifs certes faibles, mais cependant compris entre 10 et 20 femelles. Dans de telles conditions, l'interprétation des données expérimentales ne peut être que globale, et ne permet pas d'accéder directement au comportement individuel. La durée précise du cycle d'intermue en fonction de l'âge et de la taille, les séquences de ponte chez une même femelle vis-à-vis de l'accouplement et du cycle d'intermue par exemple ne peuvent encore être définies de manière rigoureuse. Le nombre même de pontes correspond à un chiffre minimal, puisque deux ou plusieurs femelles sont susceptibles de pondre la même nuit, sans qu'il soit possible ensuite de distinguer les larves des différentes pontes. Ces limitations, dans ce cas comme dans d'autres, sont malheureusement imposées par les installations techniques disponibles, installations dont l'importance a été méconnue depuis des dizaines d'années dans notre pays en ce qui concerne la biologie marine. Le parallèle entre la situation actuelle et les réalisations entreprises dans les grands laboratoires universitaires de biologie marine à la fin du XIX^e siècle, témoigne tout autant d'une absence de compréhension de ces problèmes logistiques et d'un manque d'ambition scientifique de la part des responsables de la recherche, que d'un intérêt trop souvent limité aux déclarations d'intention de la part de l'Etat. On ne peut que souhaiter que ces recherches sur la reproduction de la crevette japonaise apportent un argument de plus à une prise de conscience de l'intérêt théorique et pratique des recherches d'écophysiologie marine portant sur des espèces susceptibles d'être élevées, et des implications matérielles indispensables.

bibliographie

- [1] J. Heldt, 1939 — La reproduction chez les crustacés Décapodes de la famille des *Penaeides*. *Annales Inst. Océanogr.*, 18 (2) : 31-206.
- [2] M. Hudinaga, 1942 — Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jap. Journ. Zool.*, 10 : 305-393, pls XVI-XVII.
- [3] M. Hudinaga et J. Kittaka, 1967 — The large scale production of the young kuruma prawn, *Penaeus japonicus* Bate. *Inf. Bull. Planktol. Japan, Comm. Number Dr. Matsue*, pp. 35-46.
- [4] H. Hirata, Y. Mori et M. Watanabe, 1975 — Rearing of prawn larvae, *Penaeus japonicus*, fed soy-cake particles and diatoms. *Mar. Biol.*, 29 : 9-13.
- [5] O. Deshimaru et K. Shigueno, 1972 — Introduction to the artificial diet for prawn (*Penaeus japonicus*). *Aquaculture*, 1 : 115-133.
- [6] K. Shigueno, 1975 — Shrimp culture in Japan. *Assoc. inter. techn. Promotion edit.*, Tokyo, pp. I-XVI, 1-153.
- [7] L. Laubier, 1974 — *Aquaculture 1974*. *La revue marit.*, 297 : 419-436.
- [8] Aquacop, 1975 — Maturation and spawning in captivity of *Penaeid* shrimp : *Penaeus merguensis* de Man, *Penaeus japonicus* Bate, *Penaeus aztecus* Ives, *Metapenaeus ensis* de Haan, and *Penaeus semisulcatus* de Haan. *Proceed. 6th ann. meeting, World Mariculture Society, January 27-31, 1975, Seattle-Washington*, pp. 123-132.
- [9] J.B. Panouse, 1943 — Influence de l'ablation du pédoncule ovulaire sur la croissance de l'ovaire chez la crevette *Leander serratus*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 217 : 553-555.
- [10] A. Bonichon-Laubier, 1975 — Induction de la maturation sexuelle et ponte chez la crevette *Penaeus japonicus* Bate en milieu contrôlé. *C.R. Acad. Sc. Paris, sér. D*, 281 : 2013-2016.
- [11] A. Bonichon-Laubier et L. Laubier, 1976 — Reproduction contrôlée chez la crevette *Penaeus japonicus*. *Conférence technique F.A.O. sur l'Aquaculture, Kyoto, 26 Mai-2 Juin 1976, Doc. N° FIR : AQ/Conf/76/E.38, 8 p.*

L'élevage de la crevette *Penaeus Japonicus* en France

Premiers résultats et perspectives
