

# Écophysiologie de la reproduction chez la crevette *Penaeus japonicus* Trois années d'expérience en milieu contrôlé

Température  
Photopériode  
Reproduction  
*Penaeus japonicus*  
Élevage contrôlé  
Temperature  
Photoperiod  
Reproduction  
*Penaeus japonicus*  
Controlled breeding

Annie Laubier-Bonichon  
Cnrs, Centre Océanologique de Bretagne, BP 337, 29273 Brest.

Reçu le 17/11/77, révisé le 6/1/78, accepté le 10/1/78.

## RÉSUMÉ

— Le rôle des deux facteurs externes impliqués dans le déterminisme de la maturation sexuelle et de la ponte, la photopériode et la température, a été étudié expérimentalement chez une espèce de Pénéide à large répartition géographique, la crevette *Penaeus japonicus* Bate. Soixante animaux appartenant à deux classes d'âges différentes (1973 et 1974) ont permis la réalisation de trois séries d'expériences. Dans chacun des trois bacs utilisés, on a fait varier la photopériode et la température, les autres conditions étant identiques, de manière à réaliser un bac chaud à photophase longue (26°C et 16 heures d'éclairage quotidien), un bac froid à photophase courte (20°C et 13 h 30 mn d'éclairage quotidien) et un bac intermédiaire (24°C et 14 h 45 mn d'éclairage journalier). Les expériences ont débuté en avril 1975, et les premières pontes ont été obtenues dans les trois bacs à la mi-juillet suivante. Les conditions existant à cette date ont été maintenues durant quelques mois, ce qui a permis de définir des valeurs optimales. Du point de vue quantitatif, il y a des différences sensibles entre les trois bacs : le nombre et l'importance des pontes montrent au cours des 3 premiers mois une prééminence du bac 2 (conditions écologiques moyennes), mais après 6 mois d'expérience, c'est le bac 1 à photophase et température élevée qui donne les meilleurs résultats. —

Après 6 mois de ponte, dans le bac 2, une réduction de la photophase à 12 heures aboutit à l'arrêt des pontes dans les 3 semaines qui suivent. Une reprise des pontes, après 3 mois et demi d'arrêt, a été obtenue 15 jours après la remontée de la photophase à 15 heures. Une expérience similaire, réalisée quelques mois plus tard dans le bac 3, a donné le même résultat.

Les contrôles d'état de maturité ovarienne des femelles sont en bonne concordance avec le rythme des pontes. Les résultats globaux rapportés à une femelle donnent un nombre de pontes compris entre 15 et 7,3 pontes, chaque femelle fournissant entre 223 000 et 99 000 œufs, selon le bac considéré. Le bac 2 reste de ce point de vue intermédiaire entre le bac 1, qui donne les résultats les plus élevés, et le bac 3. Le poids maximal atteint par une femelle est de 134 g, par un mâle de 80 g. L'intermue moyen est d'environ 50 jours. Quelques animaux ont atteint dans ces conditions près de 3 ans et demi.

Toutes les pontes sont parfaitement viables, et ce point, joint à la périodicité élevée des pontes pour une même femelle, conduit à proposer une hypothèse de fonctionnement de l'ovaire. Du point de vue écophysiologique les expériences rendent bien compte du comportement sexuel de l'espèce dans les divers points de son aire de répartition.

*Oceanol. Acta*, 1978, 1, 2, 135-150.

## Ecophysiology of reproduction in the prawn *Penaeus japonicus* Three years experiment in controlled conditions

—The studies of the influence of external factors interfering in the reproduction of crustacean are still very few, especially those in which two factors act simultaneously on the physiological processes of the reproduction. The role of two external factors, photoperiod and temperature, involved in the induction of sexual maturation and spawning, has been studied experimentally for a penaeid species of wide geographical distribution, the prawn *Penaeus japonicus* Bate. About sixty couples of prawns belonging to two different year-classes, 1973 and 1974, which had never reproduced before for different reasons, have been used for the experiment. The two year-classes have been reared in France from postlarvae introduced directly from Japan, therefore coming from wild parents. These two year-classes of animals have allowed the setting up of three series of experiments, males and females of both stocks, being distributed in three identical rearing tanks. In each tank, photoperiod and temperature have been controlled in such a way to provide a hot tank with a long photoperiod (26°C and 16 hours of light per day), a cold tank with short photoperiod (20°C and 13 hrs. 30 min. of light per day), and an intermediary tank (24°C and 14 hrs. 45 min. of light per day). The two last tanks were formed at the beginning of the experiment to define the limiting conditions of maturation. Experiments started in April 1975, and the first spawnings occurred in the three tanks in mid-July of the same year. The condition existing at that time have been maintained during a few months, which enabled a definition of the optimal values of temperature and photoperiod to be made. Therefore the three experimental conditions allowed normal development of the sexual maturation. However, from a quantitative point of view, there are considerable differences between the three tanks: number and importance of spawnings show during the first 3 months a pre-eminence of tank 2 (intermediate conditions), but after 6 months the balance was different and tank 1 with high temperature and long photoperiod gave the best results. —

During this first phase of the experiment, it was not possible to define the limiting conditions, and a second experiment has been conducted in tank 2 from January 1976. A short photoperiod (12 hours of light per day) lead to an arrest of spawning within the following 3 weeks. Renewal of spawning after 3 and a half months of arrest for a photoperiod of 12 L have been obtained 15 days after raising the photoperiod at 15 L. A similar experiment has been achieved in tank 3 a few months later; it gave the same result for a photoperiod of 12 hours 45 L only.

Experiments have been pursued to their very end, the death of the animals. In addition to the data concerning the reproduction, the experiment enabled the collection of other data regarding intake of food, growth, moulting rhythm, longevity, etc. On a few occasions all the animals were removed for observations: they allowed measurements of weight increase of the animals and controls of the ovarian maturation stage.

The ovarian maturation controls of the females fit well with the rhythm of spawning. The total results referred to one female give a number of spawnings between 15 and 7,3, each female producing between 223 000 and 99 000 eggs, according to the tank. Tank 2 remains intermediate between tank 1, which gives the highest figures, and tank 3. The maximum weight observed is 134 g for a female, and 80 g for a male. The growth of males is strongly reduced after 60-65 g of individual weight. Females continue to grow beyond 100 g, and reproduction does not seem to interfere with growth. The average moulting rhythm is about one moult each 50 days; the intermoult length depends on photoperiod, and a sudden shortening of the photoperiod has increased the duration of the intermoult cycle to nearly 100 days. In these rearing conditions, a few animals reach nearly three and a half years.

All spawnings are perfectly viable, and this fact, together with the high periodicity of spawning for a given female, leads to propose an hypothesis for the ovarian functioning. Each female should spawn during some successive nights (sequential spawning), then a rematuration process related with the intermoult cycle should allow it to spawn again in the same conditions 2 to 3 months later.

From an ecophysiological point of view, the experiments account well for the sexual behaviour of the species in the different parts of its geographical area. The internal clock which controls the physiological processes is not very strong, and the adaptations recorded in the wild seem to be of phenotypic origin.

## INTRODUCTION

Les recherches consacrées à l'action des facteurs externes sur le déterminisme des cycles reproducteurs chez les Crustacés, et particulièrement chez les Malacostracés, sont encore très peu nombreuses, et bien souvent limitées à un seul facteur écologique. Les études expérimentales combinant l'influence de deux facteurs, tels que la température et la photopériode, sont par conséquent très rares. Chez un Amphipode de la Baltique, *Pontoporeia affinis* Lindström, le rôle respectif de la baisse de température et du raccourcissement des jours en automne a pu être établi expérimentalement par Segerstråle (1970, 1971); le comportement sexuel différent de deux populations, l'une littorale, l'autre profonde, conduit à attribuer un rôle essentiel au facteur photopériodique pour les animaux littoraux qui le perçoivent, les fluctuations de la température prenant le relais pour les animaux vivant en profondeur. Chez les Crustacés Décapodes, les résultats sont plus fragmentaires, et concernent essentiellement des écrevisses (*Cambarus*, *Cambarellus*, *Orconectes*), des crevettes Palaemonidae (*Palaemonetes*) et quelques Brachyourses. Les données recueillies sont peu homogènes, comme on peut s'y attendre d'après les exemples classiques fournis par les Oiseaux et les Mammifères : d'une espèce à l'autre, les réactions sont profondément différentes. Ainsi, chez les écrevisses *Cambarus virilis* et *Cambarellus shufeldti*, des durées d'éclaircissement journalier longues ont un effet stimulant sur le développement ovarien (Stephens, 1952; Lowe, 1961). Chez une autre écrevisse appartenant au genre *Orconectes*, la croissance ovarienne semble favorisée par une photopériode à jour court (Armitage *et al.*, 1973; Rice, Armitage, 1974). Chez le crabe *Menippe mercenaria* (Lay), les pontes sont plus fréquentes durant les mois les plus chauds, mais pas nécessairement durant les mois où la photophase est la plus longue (Cheung, 1969). Chez le crabe côtier *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), les femelles auraient besoin de subir l'action d'une photophase courte hivernale pour pouvoir ensuite entrer en vitellogenèse lorsque la photophase croît (Pradeille-Rouquette, 1976).

En ce qui concerne les crevettes *Penaeidea* littorales, il existe de nombreuses données à caractère descriptif sur l'état de développement ovarien des femelles capturées par la pêche, en fonction de la saison. Pour quelques espèces comme *Penaeus duorarum* (Burkenroad) dans le golfe de Guinée (Garcia, 1976) ou *P. indicus* (Milne Edwards) dans le Nord de Madagascar (Marcille, 1977), les variations d'abondance des larves dans le plancton ont également été étudiées, ainsi que l'entrée des jeunes postlarves dans les lagunes littorales. Les travaux de ce type n'ont jamais mis en évidence une corrélation entre la ou les périodes de maturation ovarienne et un facteur écologique, suggérant l'existence d'un véritable contrôle écophysio-physiologique de la reproduction, et il semble au contraire que dans la zone équatoriale, ces crevettes se reproduisent tout au long de l'année. Ces conclusions n'ont cependant pas fait l'objet de vérifications expérimentales.

Dans le cas d'une autre crevette Pénéide à très large répartition latitudinale, *Penaeus japonicus* Bate, nous

avons entrepris depuis quelques années une étude expérimentale visant dans un premier temps à obtenir l'induction de la maturation ovarienne et la ponte en captivité, puis à élucider le rôle des facteurs externes impliqués dans le déterminisme de la reproduction. Les résultats préliminaires ont montré qu'il était possible d'obtenir la maturation et la ponte chez les Pénéides dans des conditions de photopériode et de température contrôlées; le maintien des conditions écologiques favorables pendant une durée de 3 mois paraît conduire à l'acquisition d'un comportement sexuel différent du type parental (Laubier-Bonichon, 1975). La poursuite de la même expérience a confirmé et précisé ces résultats préliminaires. A l'issue de 4 mois au cours desquels les femelles se sont reproduites de façon continue, les conditions écologiques donnant les meilleurs résultats correspondaient à un climat subtropical d'été, température de 24°C et photophase de 14 h 45 mn (Laubier-Bonichon, Laubier, 1976).

Cette expérience a été menée jusqu'à son terme naturel (mort de la totalité des animaux) pendant une durée de près de 3 ans. Il a été possible de préciser le rôle de la photopériode vis-à-vis de la température, et son action sur le déterminisme de la reproduction et sur la durée du cycle d'intermue. En même temps, cette expérience de longue durée apporte de nombreuses données nouvelles sur la fécondité moyenne des femelles, la longévité, l'évolution du taux de mortalité, le poids maximal atteint, etc.

La crevette *Penaeus japonicus* présente un intérêt particulier pour l'étude de déterminismes écophysio-physiologiques. Elle habite des fonds de sable propre, entre 10 et 50 m de profondeur environ, et son aire de répartition est particulièrement vaste : originaire de l'océan Indo-Pacifique, cette espèce a franchi le canal de Suez et s'est implantée en Méditerranée sur les côtes de Turquie (37°N et 26°E); au Japon, elle atteint la même latitude et rencontre sa limite orientale; présente à Madagascar et en Australie, elle atteint sur les côtes orientales d'Afrique du Sud sa limite Sud (33°S). Le cycle de reproduction dans les conditions naturelles a été étudié principalement au Japon : la reproduction se déroule durant les mois de mai, juin, juillet et août, avec de légères modifications selon la latitude considérée (Hudinaga, 1942). Dans le cadre du développement de l'élevage de cette crevette, il a été démontré que des femelles maintenues en captivité mais soumises à un éclaircissement naturel atténué, présentent, pour une très faible proportion des animaux en expérience, des débuts de maturation ovarienne au cours du printemps, soit à la même époque que dans la nature. Soumis quelques semaines plus tard à une élévation de température, ces animaux ont fourni quelques pontes viables. L'expérience a été répétée plusieurs années de suite entre 1962 et 1966, sans progrès (J. Kittaka, comm. pers.). Les élevages industriels ou artisanaux (plus de 1 000 t par an) et un vaste programme de repeuplement en mer intérieure par immersion de juvéniles nécessitent actuellement près de 250 000 000 de jeunes crevettes chaque année, et ces animaux obtenus à partir de femelles sauvages pêchées en mer pendant la période de reproduction constituent l'une des limitations au développement de ces élevages.

Sur les côtes Nord-Est de Madagascar, en zone équatoriale, *P. japonicus* ne présente pas de période annuelle de reproduction, mais paraît se reproduire toute l'année (Marcille, 1977). Naturellement soumise à des conditions de température et de photopériode bien différentes, *P. japonicus* présente des comportements sexuels distincts d'une région à une autre.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Les géniteurs

L'expérience s'est déroulée de 1975 à 1977, à partir de deux lots d'animaux provenant du Japon et importés en France sous forme de postlarves en mai 1973 et juin 1974. Ces crevettes ont été produites en écloserie commerciale, à partir des pontes de quelques dizaines de femelles sauvages ayant pondu à peu près simultanément. En l'absence de données exactes au jour près, la date de naissance de ces deux lots est fixée au 1<sup>er</sup> mai de chacune des deux années 1973 et 1974, l'erreur possible n'excédant pas 10 jours en plus ou en moins.

Lors du début de l'expérience de maturation sexuelle en captivité, le 4 avril 1975, les crevettes appartenant aux deux classes d'âge n'ont pas la même histoire. Les crevettes de la classe 1973, après une période de grossissement estival dans la nature, ont fait l'objet d'un essai de maturation au cours de l'année 1974, en laboratoire; cet essai n'ayant pas permis d'observer de signe de maturation sexuelle, l'expérience fut interrompue, et nous avons recueilli en octobre 1974 ces animaux dont le poids individuel moyen était alors de 31 g. Ces crevettes ont été ensuite maintenues à la température de 18°C et à une photopériode de 10 heures lumière/14 heures obscurité, jusqu'à la date de la mise en expérience. Le 4 avril 1975, le poids individuel moyen était de 60 g pour les femelles et de 45 g pour les mâles. Les individus de la classe 1974 ont été reçus les 24 et 28 mars 1975, en provenance d'un élevage de terrain situé sur les côtes méditerranéennes françaises (Palavas-les-Flots, près de Montpellier). Le poids individuel moyen était au 1<sup>er</sup> avril 1975 de 12 g seulement pour des animaux âgés de 11 mois, la plus grosse femelle atteignant 18 g et des poids individuels de 7 à 8 g n'étant pas rares. Ces animaux avaient certainement subi des conditions défavorables, et présentaient en outre les signes de diverses maladies : vibrioses, bactéries chitinolytiques, mycose branchiale. Durant les premiers jours après leur arrivée au Centre Océanologique de Bretagne, de nombreux individus sont morts; les survivants ont été complètement guéris après deux mues. Cet état sanitaire déplorable n'a pas permis de faire un dénombrement précis des mâles et des femelles reçus, lors de la répartition des animaux dans les trois bacs de maturation. Il a donc été nécessaire de procéder à une reconstitution *a posteriori* de la population initiale de chaque bac, à partir des décès observés et des recensements effectués dans les bacs pour contrôler l'état de développement des ovaires.

### Les bacs de maturation

Les animaux ont été répartis dans trois bacs d'expérience parfaitement identiques, permettant de mener parallèlement trois essais en faisant varier indépendamment la température, la photopériode et l'intensité d'éclairage. Ces bacs cylindriques, de 2,90 m de diamètre pour 1,50 m de hauteur, sont équipés d'un double fond communiquant avec un dispositif de vidange avec trop-plein extérieur réglable. Un exhausteur central en relation avec le volume du double fond assure la circulation de l'eau à travers le sable et son aération. Une couche de sable de 15 cm environ d'épaisseur disposée sur un feutre en tissu synthétique permet l'enfouissement normal des animaux durant la journée. La hauteur d'eau libre au-dessus du sable est de 1,10 m, ce qui correspond à un volume de 6,60 m<sup>3</sup>. La circulation de l'eau dans chaque bac se fait en système semi fermé : l'apport d'eau fraîche est de 400 à 500 l/h. Cette eau traverse en amont un bac de chauffage, où elle est portée à la température désirée par un jeu de résistances chauffantes sous gaine de silice. La température de l'eau dans les bacs de maturation est enregistrée en permanence avec un thermographe à plongeur.

Chaque bac est isolé individuellement et totalement de la lumière extérieure, et l'éclairage est assuré par des tubes fluorescents suspendus à 50 cm au-dessus de l'eau, totalisant 14 600 lm et donnant en surface un éclairage variant entre 500 et 1 500 lx selon la zone considérée. Les durées journalières d'éclairage sont commandées par trois interrupteurs horaires. Les autres facteurs physicochimiques n'ont pas été contrôlés, mais les mesures faites régulièrement ont montré leur grande stabilité : salinité comprise entre 35,10 et 35,30 ‰, taux d'oxygène dissous toujours voisin de la saturation, pH compris entre 8,1 et 8,3.

Dès l'observation des premières pontes dans les bacs de maturation en juillet 1975, le système d'évacuation a été modifié pour une récupération aisée des larves : un trop-plein superficiel se déverse dans un collecteur adapté d'un incubateur à œufs de poisson et équipé d'une toile synthétique à maille de 180 µm de côté.

La dimension des bacs de maturation permet de contrôler de manière assez précise le déroulement de l'expérience. Ce contrôle concerne la prise de nourriture, le rythme de mues, le rythme de pontes et le taux de mortalité. Il est effectué systématiquement chaque jour; en même temps, le fonctionnement correct du système d'élevage (chauffage de l'eau, éclairage, alimentations en eau et en air) est vérifié.

### La nourriture

La nourriture est distribuée chaque jour sans exception. Le régime est constitué de moules fraîches, nettoyées et lavées à l'eau douce, puis ouvertes au couteau et non décortiquées. La ration égouttée est pesée, puis les coquilles sont déposées directement sur le fond des bacs de maturation, sans mangeoire. Le jour suivant, les coquilles sont récupérées à l'aide d'un filet, à nouveau égouttées et pesées afin d'évaluer le poids de chair

fraîche consommé. La quantité distribuée est ajustée en fonction de la prise de nourriture des jours précédents. La présence ou l'absence de restes des muscles adducteurs sur les valves des moules permet de vérifier si la ration est suffisante (muscles présents) ou insuffisante (muscles absents, coquilles parfaitement nettoyées).

### **Le rythme de mue**

Lors du ramassage des coquilles de moules, les exuvies présentes sont également récoltées et comptées. La mue se déroule de nuit, et en principe on devrait retrouver le matin suivant une exuvie complète. En fait, il ne subsiste le plus souvent qu'une partie de l'exuvie, soit que le reste ait été enfoui dans le sable par l'animal lui-même, soit qu'il ait été consommé par d'autres crevettes. Afin de ne pas risquer de compter plusieurs fois la même exuvie, seul le céphalo-thorax est pris en compte. L'exuvie fraîche est rosée et transparente; l'exuvie âgée de 24 à 48 heures est jaunâtre et à peu près opaque. On peut ainsi dater la mue avec une précision satisfaisante. Il est impossible de reconnaître le sexe des exuvies : la partie sternale à cuticule mince est consommée presque immédiatement. Les données ne permettent donc qu'une estimation grossière de la durée moyenne de l'intermue, quel que soit le sexe. L'expérience a cependant montré une importante variation de durée de cette intermue moyenne selon les conditions de photopériode.

### **Le rythme de ponte**

Les femelles pondent durant la nuit, et nous n'avons jamais observé la ponte, dont une description a été fournie par Hudinaga (1942). L'éclosion des œufs a lieu dans le bac de maturation lui-même. La méthode de collecte et de comptage des œufs et des larves a été décrite antérieurement (Laubier - Bonichon, Laubier, 1976). Il est certain que les chiffres obtenus pour chaque ponte sont inférieurs aux valeurs réelles. En effet, les œufs déposés quelques heures sur le fond de sable des bacs de maturation sont attaqués par divers animaux interstitiels; en particulier, une planaire non identifiée, parfois présente en très grande abondance, s'est montrée capable malgré sa petite taille d'avaler un œuf entier. Dans la mesure où les conditions sont semblables dans les trois bacs, les chiffres obtenus sont comparables entre eux, et fournissent de toute manière le meilleur indice quantitatif de maturation possible. Les comptages sont pour la plupart effectués sur les stades naupliens 2 et 3, ce qui permet de vérifier la viabilité des pontes, qui a toujours été totale. Les nombreux élevages larvaires réalisés à partir de ces pontes se sont d'ailleurs toujours développés normalement.

### **Le taux de mortalité**

La mortalité est estimée à partir du ramassage des cadavres de crevettes dans les bacs de maturation. Cette estimation est compliquée par le fait que la mort a généralement lieu de nuit; on ne retrouve le matin que des restes déjà mutilés et en partie consommés, pour

lesquels il est souvent impossible de reconnaître le sexe et *a fortiori* de préciser le poids ou la taille. Par contre, il est possible de distinguer plusieurs sources de mortalité. Il y a tout d'abord les animaux volontairement sacrifiés pour suivre l'évolution de l'ovaire du point de vue histologique : ces sacrifices ont été limités et interrompus à partir du début des pontes. Une seconde source de mortalité correspond aux décès accidentels : saut des animaux hors des bacs durant la nuit, entraînement d'animaux de petite taille dans le trop-plein d'évacuation, difficultés rencontrées lors de la mue, difficultés que l'animal aurait pu surmonter s'il n'avait pas été attaqué par ses congénères. Le cannibalisme est heureusement exceptionnel chez cette espèce, et n'apparaît que dans des conditions de déséquilibre : surcharges, état sanitaire déficient, faiblesses de l'animal lors de la mue. Enfin, la mortalité naturelle proprement dite affecte surtout les animaux les plus âgés. L'approche de la mort se manifeste très souvent chez ces grands exemplaires par l'apparition d'une teinte rouge vermillon au niveau des appendices abdominaux et thoraciques, et de certains segments abdominaux. Cette coloration fatale n'apparaît jamais chez des animaux de taille moyenne, et la présence de ce caractère chez une crevette précède toujours de peu sa mort.

### **La croissance et l'état de développement ovarien**

Des contrôles de l'ensemble de la population présente dans chaque bac ont été faits périodiquement tout au long de l'expérience. Le bac contrôlé est entièrement vidé durant la journée, les crevettes sont extraites du sable une à une, identifiées (sexe, présence ou absence de spermatophores et état de développement ovarien chez les femelles), puis pesées. Lorsque toutes les crevettes ont été retirées, l'alimentation en eau est rouverte, et les animaux conservés pendant quelques heures dans un bac de stockage provisoire sont replacés dans le sable dès que le niveau de l'eau dans le bac de maturation est suffisant. Au cours de ces manipulations, les animaux subissent un choc physiologique qui se manifeste de deux manières au moins : certains animaux meurent au cours de la première ou de la seconde nuit suivant le contrôle, le nombre d'exuvies recueillies augmente au cours des jours suivants.

### **Les conditions écologiques expérimentales**

Les animaux ayant subi jusqu'au début de l'expérience (1<sup>er</sup> avril 1975) les conditions d'éclairage naturelles, on a choisi de reproduire expérimentalement le rythme nycthéral pour la date et la latitude considérées, soit 12 h 45 mn d'éclairage quotidien. La température dans les trois bacs est de 15°C au départ. Au cours des 3 mois suivants, on a cherché à créer un bac chaud à photophase longue, le bac 1 (26°C et 16 heures d'éclairage quotidien à partir du 21 juin 1975), un bac froid à photophase courte, le bac 3 (20°C et 13 h 30 mn d'éclairage quotidien), enfin un bac intermédiaire, le bac 2 (24°C et 14 heures d'éclairage au 21 juin 1975). Les variations de la température et de la photophase dans chacun des trois bacs sont indiquées de manière

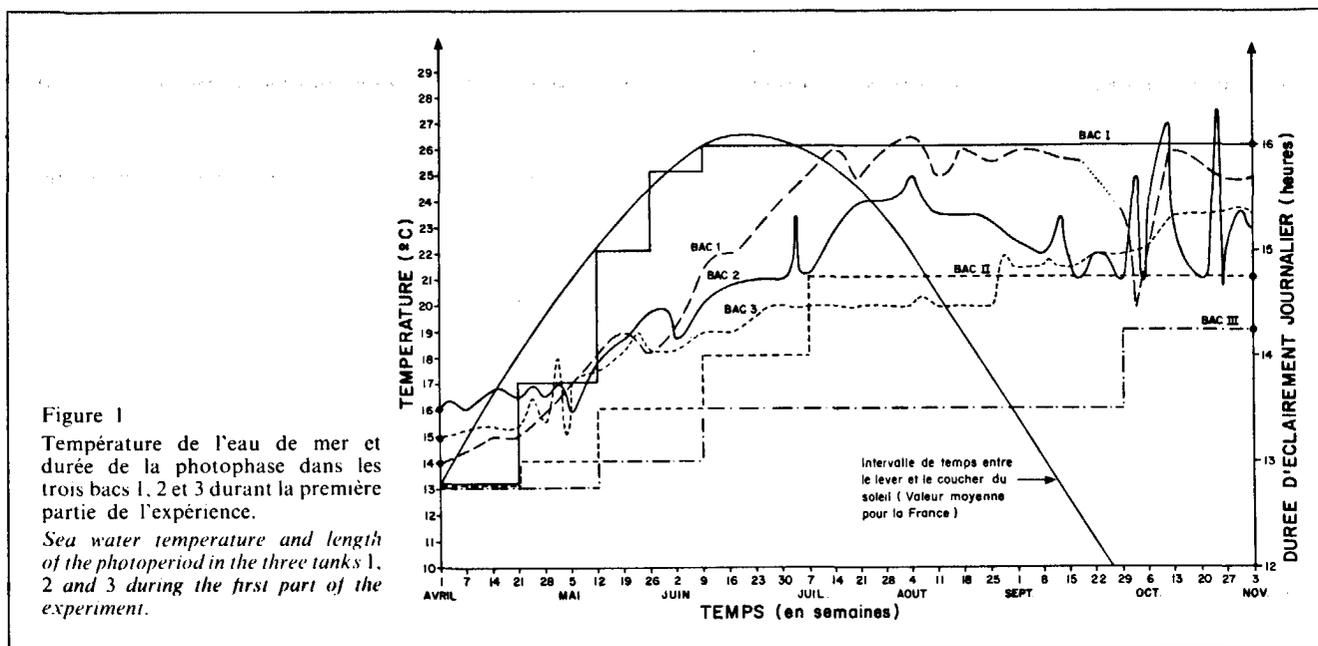


Figure 1

Température de l'eau de mer et durée de la photophase dans les trois bacs 1, 2 et 3 durant la première partie de l'expérience.

Sea water temperature and length of the photoperiod in the three tanks 1, 2 and 3 during the first part of the experiment.

détaillée en fonction du temps sur les figures 1, 2, 3 et 4. La figure 1 concerne la période qui s'étend du début de l'expérience à la fin octobre 1975, pour les trois bacs, les figures 2, 3 et 4 représentent pour chacun des bacs, et à partir du début des pontes, les variations ultérieures. Les valeurs de photophase sont précises; en ce qui concerne la température, les enregistrements montrent un certain nombre de défaillances, heureusement de faible amplitude (défaut d'isolement électrique, modification du débit d'eau de mer). Par rapport à la valeur affichée, la température réelle ne diffère que de 2 à 3°C au cours de ces défaillances, toujours de courte durée.

Dans le bac 1, les conditions écologiques restent constantes jusqu'au 11 janvier 1977, date à laquelle les animaux restants sont regroupés dans le bac 3. Dans ce dernier bac, la température est progressivement élevée jusqu'à 23-24°C environ, et la photophase passe de 13 h 30 mn à 14 h 15 mn fin septembre 1975, puis à 14 h 45 mn en juin 1976. La durée d'éclairage journalier est ensuite ramenée fin octobre 1976 à 12 h 45 mn, et maintenue à cette valeur jusqu'au 11 janvier 1977; en même temps, la température est abaissée jusqu'à 20°C. A cette date, les animaux provenant du bac 1 sont ajoutés aux crevettes encore vivantes dans le bac 3. Le bac composite qui résulte de ce mélange, le bac 1-3, est soumis à une photophase de 14 heures, l'intensité lumineuse étant en même temps réduite à une valeur de 6 500 lm, soit un éclairage à la surface de l'eau de 225 à 675 lx, et la température réduite à 18°C. Enfin, dans le bac 2, la photophase passe de 14 heures à 14 h 45 mn dès le début du mois de juillet 1975, et conserve la même valeur jusqu'à la mi-janvier 1976. A cette date, la photophase est brusquement ramenée à 12 heures, la température passant de 22 à 20°C. Ces valeurs sont maintenues pendant plus de 3 mois. La photophase est relevée progressivement de 12 à 15 heures en une quinzaine de jours en mai 1976; la température est également légèrement augmentée. Fin septembre 1976, la photophase est portée à 16 heures, et conserve cette valeur jusqu'à la fin de l'expérience le 31 janvier 1977.

Dans le bac 1, on a cherché à vérifier si le maintien d'une température élevée et d'une photophase longue pendant une période prolongée conduirait les animaux à acquérir un comportement sexuel caractéristique de la région équatoriale, avec reproduction toute l'année. Le bac 2, après quelques mois à température moyennement élevée et photophase longue, a été utilisé pour élucider les rôles respectifs de la température et de la photophase. Dans le bac 3, une expérience semblable de confirmation a été réalisée fin 1976. Le bac 1-3 a enfin été utilisé en 1977 pour aborder l'étude de l'effet de l'intensité d'éclairage dans des conditions de photophase longue.

## RÉSULTATS

### Développement ovarien

Chez *P. japonicus*, et de manière générale dans la famille des Penaeidae, les différentes étapes de la maturation ovarienne sont caractérisées par un certain nombre de traits morphologiques visibles à l'observation directe par examen en transparence, sans qu'il soit nécessaire de recourir à un examen histologique, ou à une mesure du rapport gonado-somatique, techniques qui impliquent le sacrifice de l'animal. Les deux principaux caractères visibles sur le vivant concernent la taille et la couleur de l'ovaire. Ces caractères sont subjectifs, et l'observateur a toujours tendance à multiplier le nombre de stades. C'est la principale raison pour laquelle les nombreux auteurs qui ont étudié cette question chez les Penaeidae ne s'accordent guère sur le nombre de stades de maturation ovarienne et sur leur signification. Les étapes de la vitellogenèse sont d'ailleurs peut-être plus ou moins marquées selon les espèces considérées. Nous avons dans la pratique utilisé une échelle de cinq valeurs affectables d'un signe + ou -, lors des contrôles périodiques des bacs de maturation, mais il paraît plus raisonnable de s'en tenir à une échelle simplifiée pour la présentation des résultats. L'échelle adoptée est

relativement ancienne, puisqu'elle a été définie par King (1948) dans le cas de la crevette *Penaeus setiferus* (L.). Cet auteur a préconisé l'utilisation de cinq stades désignés par les symboles U, D, Y, R et Sp. Le stade U (undeveloped) est caractérisé par la transparence de l'ovaire, difficile à isoler par dissection; le stade D (developing) correspond au moment où l'ovaire devient opaque et montre à la dissection d'assez nombreux chromatophores. La taille de l'ovaire augmente ensuite, et la gonade acquiert une teinte jaune, puis orangé : ce stade est le stade Y (yellow stage); enfin, l'ovaire s'épaissit encore et prend une nuance gris-vert olive caractéristique de la maturité : c'est le stade R (ripe), que l'on subdivise fréquemment en deux sous-stades, le sous-stade le plus avancé étant caractérisé par l'aspect festonné des deux diverticules ovariens abdominaux. En fait, cette subdivision ne se justifie pas, et présente l'inconvénient d'alourdir inutilement la nomenclature : chez *P. japonicus*, de deux femelles au stade R, c'est bien souvent celle qui pourrait être classée à la limite du stade Y qui pond la première. Il sera nécessaire de revenir sur ces stades, de nouvelles données sur le fonctionnement de l'ovaire chez les Penaeidae conduisant à ne leur accorder qu'une valeur pragmatique permettant les comparaisons entre différents observateurs. Le dernier stade de King, Sp (spent) correspond à un ovaire vidé récemment, et son identification pose quelques problèmes : l'ovaire apparaît nettement délimité morphologiquement, mais il a un aspect opaque et une taille plus ou moins importante. Nous avons primitivement qualifié de translucides les ovaires à ce stade.

L'examen des femelles dans les trois bacs de maturation a été fait périodiquement, à des intervalles de temps suffisamment grands pour ne pas perturber les animaux. Le tableau 1 indique pour les différents recensements effectués le nombre de femelles de chaque stade, l'effectif total et le nombre d'animaux fécondés. Les femelles portant encore des spermatophores plus ou moins usés, et les femelles dépourvues de spermatophores mais dont le thélycum présente encore une masse blanchâtre de

sperme, ont été comptées séparément; la seconde catégorie est toujours très faiblement représentée.

Malgré le petit nombre d'observations, ces données sont intéressantes dans la mesure où l'interprétation que l'on peut en faire est largement vérifiée par l'étude des pontes collectées dans chaque bac.

Dans le bac 1, après une longue période de pontes jusqu'en automne 1976, le nombre et l'importance des pontes diminuent brusquement en décembre, où deux pontes totalisant 10 000 œufs sont obtenues; en janvier 1977, avant la pêche du bac, une ponte unique termine le cycle de pontes pour ce bac. Étant donné qu'il reste encore dix femelles vivantes à cette date, l'interprétation la plus vraisemblable est que les femelles ont leurs ovaires vides et on observe en effet le 11 janvier 1977 huit femelles sur dix au stade Sp.

Le bac 2 présente comme le bac 1 une proportion importante de femelles aux stades Y et R en novembre 1975, et un pourcentage élevé de femelles fécondées. Le 15 mars 1976, la plupart des femelles sont au stade Sp; or, les pontes du bac 2 sont interrompues depuis février 1976, en relation avec une forte diminution de la photophase appliquée à la mi-janvier. Dans ces conditions, les femelles qui ont pondu récemment restent bloquées au stade Sp, sans qu'il y ait de phénomène de rematuration. Quelques mois plus tard, les pontes dans le bac 2 reprennent à la suite d'une remontée de la photophase : sur trois femelles au total, deux sont en effet au stade R le 1<sup>er</sup> septembre 1976. A la fin de l'expérience, l'unique femelle survivante est au stade Sp.

Enfin, le bac 3 montre dès le premier recensement en novembre 1975 une proportion plus grande de femelles aux stades U, D et Sp que dans les bacs 1 et 2; de même, le pourcentage de femelles fécondées est beaucoup plus faible. La situation se maintient en février 1976. Au cours de cette période, il faut noter des pontes importantes en décembre 1975, qui expliquent peut-être le nombre élevé de femelles au stade Sp observées en février 1976. Les pontes diminuent progressivement au cours du printemps 1976, bien que la photophase soit longue.

Tableau 1

État de développement ovarien des femelles dans les trois bacs de maturation. U, non développé; D, en voie de développement; Y, stade « jaune »; R, mûr; Sp, vide; F, fécondées; T, total

Ovarian maturation stages of the females in the three rearing tanks. U, undeveloped; D, developing; Y, yellow stage; R, ripe; Sp, spent; F, fecundated; T, total.

	Bac 1							Bac 2							Bac 3						
	U	D	Y	R	Sp	F	T	U	D	Y	R	Sp	F	T	U	D	Y	R	Sp	F	T
10/11/75			3	8	7	16 + 2	18	1	3	10	4	15	18		2	3	6	5	8	13	24
24/02/76															1	1	2	7	10	15	21
15/03/76								3				13	11	16							
07/04/76															2	1	5	3	8	9 + 2	19
01/09/76										2	1	2	3	8		1	1	1	5		11
11/01/77			2		8	9	10							5		1		2	3 + 2		8
02/02/77												1		1							

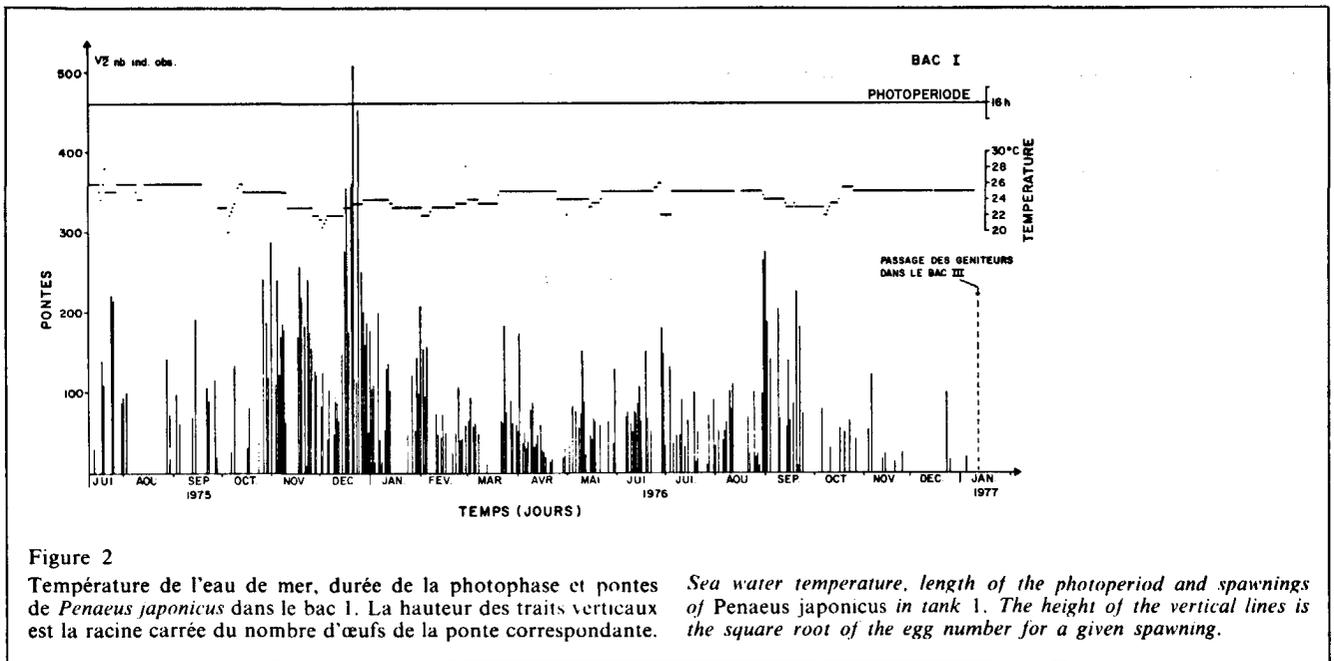


Figure 2

Température de l'eau de mer, durée de la photopériode et pontes de *Penaeus japonicus* dans le bac 1. La hauteur des traits verticaux est la racine carrée du nombre d'œufs de la ponte correspondante.

Sea water temperature, length of the photoperiod and spawnings of *Penaeus japonicus* in tank 1. The height of the vertical lines is the square root of the egg number for a given spawning.

Peut-être y a-t-il là, comme dans le bac 1, un phénomène d'épuisement ? Le 1<sup>er</sup> septembre 1976, la pêche montre une forte proportion de femelles au stade U. Ces animaux correspondent au moins pour partie aux animaux classés au stade Sp quelques mois auparavant, et dont le cycle ovarien repart. Une réduction de la photopériode fin septembre 1976 interrompt totalement les pontes, et en janvier 1977, une femelle sur huit seulement a atteint le stade Y, les sept autres étant soit au stade U, soit au stade Sp. Pendant toute la durée de l'expérience, le taux de fécondation des femelles de ce bac est demeuré faible par rapport aux bacs 1 et 2. La proportion de mâles étant en moyenne plus élevée dans le bac 3, il est vraisemblable que les conditions écologiques du bac 3 ne favorisent pas l'activité sexuelle des mâles.

Enfin, le recensement effectué le 10 novembre 1975 sur l'ensemble des trois bacs montre une légère prééminence du bac 2 en ce qui concerne le nombre de femelles aux stades Y et R. A cette époque, le nombre de pontes et le nombre total d'œufs récoltés sont plus élevés dans le bac 2 que dans le bac 1, constatation qui nous avait conduit dans une publication préliminaire à souligner sur le plan quantitatif la nette supériorité des conditions écologiques du bac 2 (Laubier-Bonichon, 1975).

### Reproduction et pontes

Le tableau en annexe fournit l'ensemble des pontes observées dans les trois bacs de maturation au cours de l'expérience, avec la date de la ponte, son numéro d'ordre dans le bac considéré, et le nombre total d'œufs ou de larves recueillis. Les figures 2, 3 et 4 représentent pour chaque bac les mêmes données sous forme graphique; les nombres d'œufs par ponte ont été transformés en racines carrées afin d'en faciliter la représentation.

### Données globales

La comparaison des résultats obtenus dans les trois bacs de maturation est compliquée du fait des variations

continues de l'effectif de femelles présentes dans chaque bac. Afin de tenir compte de ces variations, les diverses valeurs retenues ont été calculées pour chaque intervalle de temps à effectif de femelles constant : nombre total de pontes, nombre total d'œufs ou de larves dénombrés, nombre de pontes par femelle et nombre de larves par femelle. Les valeurs obtenues pour chaque intervalle sont ensuite cumulées pour l'ensemble de la période de ponte, dans chacun des trois bacs de maturation. Le tableau 2 fournit les résultats globaux ainsi obtenus. Les totaux indiqués pour le nombre de pontes et le nombre d'œufs dans chaque bac montrent immédiatement, quoique de manière grossière, la prééminence des conditions écologiques du bac 1 par rapport aux valeurs adoptées dans les bacs 2 et 3. Par contre, les mêmes données rapportées au nombre de femelles doivent encore être corrigées pour deux raisons : la durée totale d'observation envisagée n'est pas la même (530 jours pour les bacs 1 et 2, 407 jours seulement pour le bac 3), et le bac 2 a d'autre part été soumis pendant 3 mois et demi environ à une photopériode qui a eu pour effet de bloquer les pontes pendant une durée équivalente. Ramenés à une période de ponte, égale dans les trois bacs, de 530 jours, les résultats sont les suivants :

- bac 1 : 222 700 œufs par femelle, 15 pontes par femelle;
- bac 2 : 143 300 œufs par femelle, 8,4 pontes par femelle;
- bac 3 : 98 600 œufs par femelle, 7,3 pontes par femelle.

L'interprétation de ces résultats reste délicate. En particulier, la prééminence des conditions écologiques du bac 1 tient-elle à leurs valeurs propres, ou à leur constance au cours du temps ? Quels sont les effets du choc auquel ont été soumis les animaux du bac 2 le 15 janvier 1976, lorsque la photopériode a été ramenée de 14 h 45 mn à 12 heures ? Malgré ces difficultés, le nombre moyen d'œufs par femelle supérieur dans les meilleures conditions à 200 000 œufs/femelle, la démonstration de l'exis-

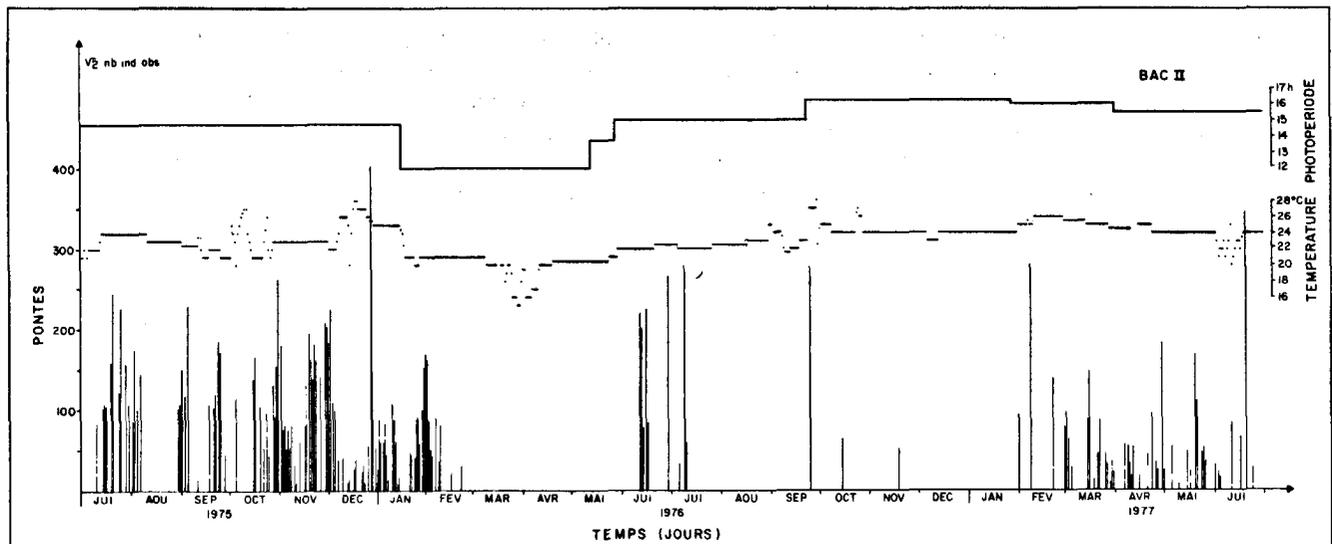


Figure 3

Température de l'eau de mer, durée de la photophase et pontes de *Penaeus japonicus* dans le bac 2. La hauteur des traits verticaux est la racine carrée du nombre d'œufs de la ponte correspondante.

Sea water temperature, length of the photoperiod and spawnings of *Penaeus japonicus* in tank 2. The height of the vertical lines is the square root of the egg number for a given spawning.

tence d'un mode de ponte séquentiel, constituent des résultats originaux pour les Penaeidae dans leur ensemble. Il serait hasardeux à partir de données obtenues sur de petites populations de pousser plus avant l'interprétation. En particulier, l'existence chez une même femelle de deux ou trois périodes de pontes séquentielles séparées par des intervalles de temps de 3 à 4 mois permettant la rematuration de l'ovaire, demeure une hypothèse vraisemblable de travail.

#### Analyse des données pour chaque bac

Le bac 1, après avoir été soumis à une montée en température de 15 à 26°C en 3 mois et à un accroissement de la photophase calqué sur les conditions naturelles pour la latitude considérée, est demeuré pendant toute la durée de l'expérience dans les mêmes conditions écologiques. Les pontes ont démarré dès le 13 juillet 1975. Au cours des mois de juillet, août, septembre et octobre, les pontes ont été peu nombreuses, et le nombre d'œufs

par ponte n'a pas atteint de valeurs élevées. En novembre, puis en décembre 1975, les pontes deviennent à la fois plus nombreuses et plus importantes. Au cours du mois de décembre, quatre pontes dépassent 100 000 œufs, deux d'entre elles atteignant plus de 200 000 œufs. A partir de janvier 1976, les pontes restent assez nombreuses, mais le nombre d'œufs par ponte est peu élevé, à l'exception d'une courte période en août et septembre 1976, où plusieurs pontes de plus de 40 000 œufs sont observées. Les pontes deviennent ensuite plus rares, jusqu'en janvier 1977, date à laquelle les animaux survivants sont transférés dans le bac 3. Les deux pics observés (décembre 1975 et août-septembre 1976) sont difficiles à expliquer. La diminution progressive du nombre de pontes et de la moyenne d'œufs par ponte peut être rapprochée, d'une part de la diminution du nombre de femelles, d'autre part d'un certain épuisement des femelles ayant déjà pondu des quantités d'œufs relativement importantes.

A partir du 11 janvier 1977, les dix femelles survivantes exposées dans le bac 1-3 à une photophase de 14 heures, mais avec une intensité d'éclairement réduite (225 à 675 lx contre 500 à 1 500 lx à la surface de l'eau), cessent totalement de pondre jusqu'à leur mort.

Le bac 2 correspond du point de vue photophase à une latitude plus basse que le bac 1, puisqu'il reste maintenu à partir du début juillet 1975 à une photophase de 14 h 45 mn, pour une température théorique de 24°C (en pratique, du fait de défaillances matérielles de l'installation, la température a fréquemment varié entre 22 et 24°C). Les pontes débutent le 10 juillet, et se poursuivent régulièrement jusqu'en février 1976. La modification brutale de photophase survenue le 15 janvier 1976 (passage de 14 h 45 mn à 12 heures, avec une légère baisse de la température), provoque un arrêt total des pontes à partir du 22 février, les deux dernières pontes observées les 16 et 22 février comptant respectivement 500 et 1 000 œufs. En fait, les dernières pontes importantes ont lieu durant la première semaine de février. En d'autres termes, le changement de photophase a

Tableau 2

Nombre de pontes et nombre d'œufs ou de larves pour chaque bac de maturation. Valeurs totales et valeurs rapportées à un individu femelle pour chaque bac.

Number of spawnings and number of eggs or larvae in each rearing tank. Total figures and figures related to one female for each tank.

	Bac 1	Bac 2	Bac 3
Période d'observation	21/07/75- 11/01/77	10/07/75- 30/12/76	11/07/75- 01/09/76
Nombre total de pontes	216	118	111
Nombre total d'œufs ou de larves	3 387 000	1 956 600	1 261 700
Nombre de pontes/ femelles	15	6,6	5,6
Nombre d'œufs ou de larves/femelle	222 710	113 300	75 720

presque totalement déterminé l'arrêt des pontes 3 semaines plus tard. Pendant 3 mois, le bac 2 demeure soumis à ces conditions, qui bloquent totalement les pontes. Au cours du mois de mai, la photophase est relevée en deux temps de 12 à 15 heures, soit beaucoup plus rapidement que dans la nature. Dès le 11 juin 1976, soit moins d'une quinzaine de jours après, les pontes reprennent, et quatre pontes de plus de 40 000 œufs sont obtenues entre le 11 et le 30 juin. Au cours des mois suivants, les pontes sont de moins en moins nombreuses, ce qui peut s'expliquer compte tenu de la mortalité importante qui s'exerce dans le bac 2 entre les mois de juillet et septembre 1976.

Le bac 3, qui a été maintenu à une température assez basse, a été l'objet de plusieurs modifications de la photopériode. Initialement fixée à 13 h 30 mn à l'époque du début des pontes, la photophase a été portée 3 mois plus tard à 14 h 15 mn, puis à 14 h 45 mn au début du mois de juin 1976. Au cours de cette période, les pontes sont très peu nombreuses, et peu abondantes, tant que la photophase est maintenue à 13 h 30 mn. A partir de la mi-octobre, soit une quinzaine de jours après le changement de photophase (de 13 h 30 mn à 14 h 15 mn début octobre), les pontes deviennent beaucoup plus nombreuses, et quelques valeurs sont observées, comme dans le bac 1, au cours du mois de décembre 1975, avec une ponte de plus de 100 000 œufs. Les pontes deviennent ensuite moins nombreuses durant le premier semestre 1976, alors que les conditions écologiques demeurent constantes. Fin septembre 1976, la photophase est abaissée à 14 heures, puis 3 semaines plus tard à 12 h 45 mn. Cette expérience, qui avait pour but de préciser les valeurs de photophase induisant l'arrêt des pontes, montre que l'effet inhibiteur est atteint pour 12 h 45 mn.

Les animaux survivants dans le bac 3 le 11 janvier 1977 sont maintenus avec les crevettes provenant du bac 1 dans le bac 1-3. Sous une photophase longue, mais avec une intensité affaiblie et une température basse, les pontes ne reprennent plus jusqu'au terme de l'expérience.

### Cycle d'intermue

Les mues ont été recueillies de façon systématique à partir de février 1976. Les données obtenues ne permettent pas de déterminer le sexe de l'animal, ce qui

constitue une importante limitation. Une seconde difficulté est introduite par l'évolution de l'effectif au cours de l'expérience. Afin de simplifier les calculs, l'effectif moyen présent au cours d'une période d'observation est établi d'après le nombre d'animaux présents à la fin de cette période et le nombre de jours de présence pour les crevettes mortes durant l'observation. Le calcul suppose que la probabilité de mue est constante au cours de chaque période d'observation, et identique pour les deux sexes. Ces hypothèses sont sans doute fausses. Pour chaque période d'observation, deux valeurs sont calculées : le nombre moyen d'intermues par individu et la durée moyenne d'une intermue. Soit P l'effectif total des deux sexes présent au cours d'une période de J jours, et M le nombre d'exuvies recueillies, le nombre moyen d'intermues par individu N est de :

$$N = \frac{M - 1}{P},$$

et la durée moyenne de l'intermue en jours I est de :

$$I = \frac{J}{N}.$$

Le tableau 3 regroupe les valeurs de I calculées pour les trois bacs 1, 2 et 3, entre février 1976 et janvier 1977, ainsi qu'une valeur unique correspondant à une durée d'observation de plus de 8 mois pour le bac 1-3 à partir du 11 janvier 1977. L'effectif moyen présent pendant la période d'observation est également indiqué pour les deux sexes : dans la mesure où la durée de l'intermue diffère d'un sexe à l'autre, la sex-ratio est susceptible d'intervenir dans l'interprétation du résultat moyen calculé.

Ces chiffres évidemment très approximatifs montrent toutefois une assez bonne concordance entre les bacs 1, 3 et 1-3, qui ont été soumis à des conditions écologiques très éloignées, mais relativement constantes pendant la durée de l'observation. La durée du cycle d'intermue varie entre 43 et 56 jours, exception faite de la première période d'observation dans le bac 3, où une valeur de 78,3 jours est difficile à expliquer. Le bac 2 montre une variabilité beaucoup plus élevée, depuis 99,8 jours en février jusqu'à 47 jours en juillet de la même année. Deux valeurs intermédiaires de 74 et 58 jours rapprochent ces durées extrêmes. Au cours de cette période, les

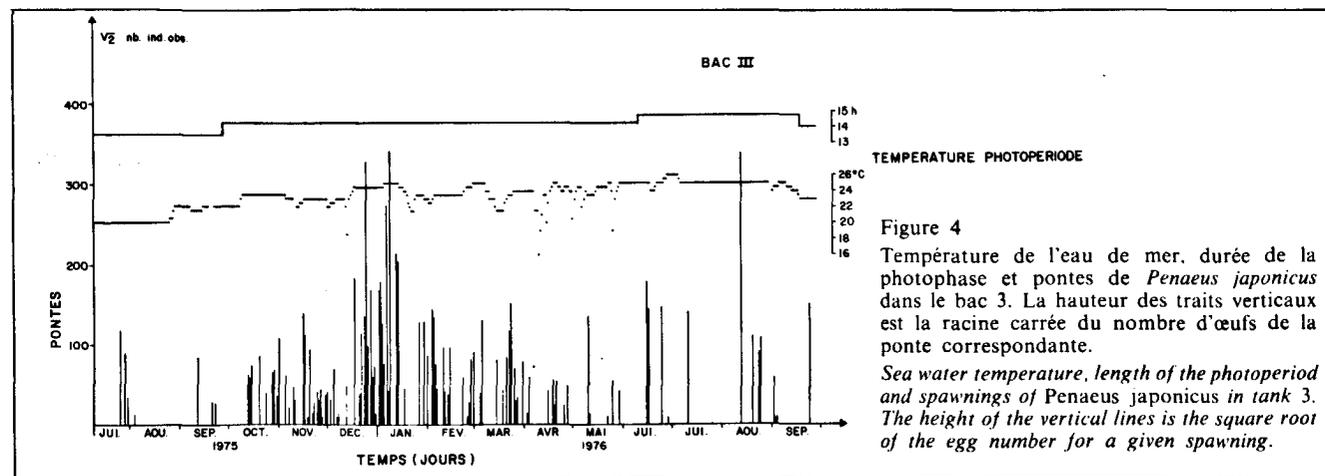


Figure 4

Température de l'eau de mer, durée de la photophase et pontes de *Penaeus japonicus* dans le bac 3. La hauteur des traits verticaux est la racine carrée du nombre d'œufs de la ponte correspondante.

Sea water temperature, length of the photoperiod and spawnings of *Penaeus japonicus* in tank 3. The height of the vertical lines is the square root of the egg number for a given spawning.

conditions écologiques du bac 2 ont été brusquement modifiées une première fois mi-janvier 1976 (photophase ramenée de 14 h 45 mn à 12 heures, température de 22 à 20°C), ce qui a eu pour résultat majeur d'interrompre totalement les pontes 15 jours plus tard. Il est très vraisemblable que cette modification brusque de la photophase ait également perturbé le cycle d'intermue des crevettes. Le retour aux conditions écologiques initiales a été réalisé en deux temps, en mai 1976, et il est remarquable de constater qu'en juin-juillet, la durée du cycle d'intermue dans le bac 2 retrouve une valeur fréquemment rencontrée dans les autres bacs, soit 47 jours. Les relations existant entre la durée du cycle d'intermue et la photopériode chez les Crustacés Décapodes ont été bien souvent mises en évidence expérimentalement (Aiken, 1969). Dans le cas du bac 2, il s'agit davantage d'un effet perturbateur provoqué par une importante variation de photopériode, que d'un véritable contrôle. D'une manière générale, ces données globales n'apportent aucun argument à la thèse selon laquelle la croissance et la reproduction se déroulent chez les Crustacés de façon antagoniste.

### Croissance pondérale et longévité

Les données qui concernent la croissance en poids et la longévité restent relativement fragmentaires (nombre d'observations réduit, impossibilité de marquage individuel). Toutefois, en l'absence presque totale de données concernant la croissance de *Penaeus japonicus* au-delà de 1 an environ (cf. Choe, 1971; Shigueno, 1975), la longévité en captivité, et les relations entre croissance et reproduction chez cette espèce, il paraît intéressant

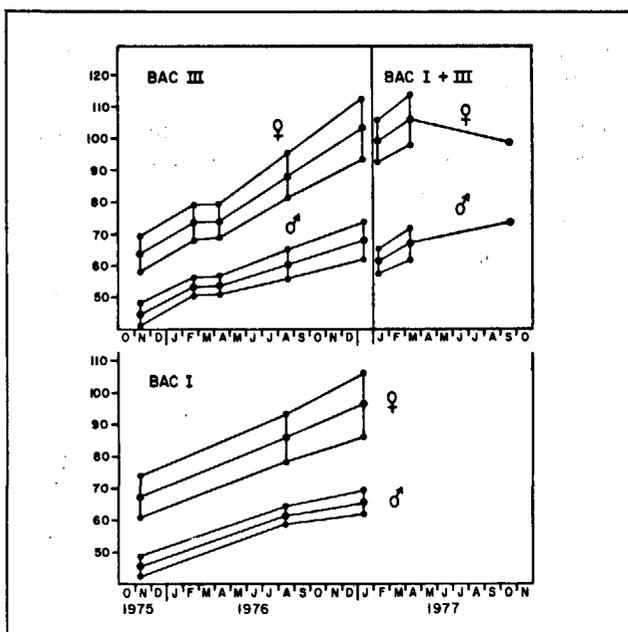


Figure 5

Poids individuels moyens des mâles et des femelles de *Penaeus japonicus* au cours de l'expérience, pour les bacs 1, 3 et 1-3. Intervalle de confiance au niveau de probabilité de  $P = 0,05$ .

Individual average weights of males and females of *Penaeus japonicus* during the experiment, in tanks 1, 3 and 1-3. 95% confidence limits.

de rapporter les résultats obtenus. Le tableau 4 fournit pour les trois bacs 1, 3 et 1-3, soumis à des conditions climatiques assez différentes, le nombre d'individus de chaque sexe échantillonné le jour de la pesée, le poids moyen individuel correspondant et le coefficient de variation de la moyenne. La figure 5 fournit les valeurs

Tableau 3

Variation de la durée moyenne du cycle d'intermue dans les quatre bacs utilisés pendant l'expérience. I, intermue exprimée en jours. Variation of the average intermoult in the four tanks and during the experiment. I, intermoult in days.

Période d'observation	Bac 1			Bac 2			Bac 3			Bac 1-3		
	♂	♀	I	♂	♀	I	♂	♀	I	♂	♀	I
01/02/76-15/02/76	20	14	56,6									
01/02/76-19/03/76				11	16	99,8						
01/02/76-13/04/76							24	21	78,3			
16/02/76-09/05/76	19	14	50,4									
20/03/76-30/05/76				11	15	73,7						
14/04/76-09/08/76							21	13	51,9			
10/05/76-10/07/76	18	14	43,4									
31/05/76-06/06/76				10	15	58,3						
07/06/76-23/08/76				8	10	47						
11/07/76-07/11/76	16	12	44,1									
17/08/76-29/10/76							18	10	43,8			
08/11/76-11/01/77	14	10	49,2									
05/11/76-11/01/77							16	8	52			
12/01/77-22/09/77										6	8	46,4

moyennes des poids des individus de chaque sexe pour un intervalle de confiance au niveau de probabilité de  $P = 0,05$ .

Il n'apparaît pas de différences importantes entre les bacs 1, 3 et 1-3. Plus faible que celui des femelles dans le bac 1, le coefficient de variation du poids moyen des mâles est par contre plus élevé dans le bac 3. Les valeurs de ce coefficient sont très voisines dans le bac 1-3. En ce qui concerne la vitesse de croissance, elle est nettement ralentie chez les mâles à partir de 60 à 65 g de poids individuel, le poids maximal enregistré pour un mâle étant de 80,8 g. Bien entendu, il n'est pas possible de savoir si ce ralentissement de la croissance est lié à un allongement de la durée d'intermue, à une réduction du taux de croissance à la mue, ou plus vraisemblablement à une combinaison des deux. Chez les femelles, la croissance se poursuit au-delà de 100 g sans marquer d'infléchissement, et un poids individuel de 132,4 g pour une femelle âgée de 34 mois représente le maximum atteint au cours de cette expérience. Un nombre élevé de femelles a atteint et dépassé un poids de 110 g.

La longévité est difficile à évaluer compte tenu de la présence dans chaque bac de crevettes provenant de deux classes d'âge distincte. On peut cependant admettre que tous les animaux survivants en août 1976 proviennent de la classe 1974. Les données obtenues sur la mortalité dans les différents bacs (fig. 6) ne sont pas suffisamment précises pour calculer la table de vie correspondante. Le taux de mortalité dans le bac 1 est cependant beaucoup moins élevé que dans les bacs 2 et 3, le bac 2 ayant

le taux de mortalité le plus fort. Dans le bac composite 1-3, le taux de mortalité est élevé, ce qui est évidemment en relation avec l'âge des animaux qui ont plus de 2 ans et demi en janvier 1977. La longévité maximale observée au cours de l'expérience ne diffère pas sensiblement d'un sexe à l'autre. Au 15 octobre 1977, il subsiste encore deux mâles et deux femelles qui sont donc âgés de près de 3 ans et demi. L'état sanitaire particulièrement médiocre des animaux de la classe 1974 lors de leur arrivée au Cob, leur poids alors anormalement faible pour leur âge, sont peut-être à l'origine d'une réduction de la durée de vie et surtout de la croissance : en effet, d'après les auteurs japonais, des poids individuels de 130 à 150 g pour les femelles ne sont pas exceptionnels, bien que les données provenant des éclosions commerciales montrent que la moyenne des femelles pèsent entre 90 et 100 g seulement (Shigueno, 1975). Il n'existait par contre aucune donnée concernant la longévité, et l'âge de 3 ans et demi obtenu en élevage est très élevé par rapport aux estimations existantes.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La ponte de *Penaeus japonicus* dans la nature est inconnue, comme celle de la totalité des Penaeidea. Les observations réalisées au cours de cette expérience de maturation permettent de proposer l'hypothèse selon laquelle la ponte se déroule de manière séquentielle — une même femelle étant susceptible de pondre 4 ou 5 nuits d'affilée —

Tableau 4

Croissance en poids des individus des deux sexes dans les trois bacs d'expérience 1, 3 et 1-3. N, effectif; Pm, poids individuel moyen; Var, coefficient de variation exprimé en pour-cent.

*Weight increase of both sex individuals in the three tanks of experiment. N, number of individuals; Pm, individual mean weight; Var, coefficient of variation (%)*

Date	Sexe	Bac 1			Bac 3			Bac 1-3		
		N	Pm	Var	N	Pm	Var	N	Pm	Var
10/11/75	♀	18	67,6	19,8	24	63,7	21,2			
	♂	21	45,6	15	26	44,7	20,6			
24/02/76	♀				21	73,9	12,6			
	♂				22	53,8	13,8			
07/04/76	♀				19	74,4	13,8			
	♂				23	54	14,7			
13/08/76	♀	14	86	15,6						
	♂	17	61,5	10,5						
31/08/76	♀				11	88,2	11,8			
	♂				18	60,6	15,5			
11/01/77	♀	10	96,4	14,6	8	103,1	11,6			
	♂	14	65,6	9,5	16	68,1	16,2			
11/01/77	♀							18	99,4	13,3
	♂							17	61,3	13,1
10/03/77	♀							15	106,3	13,9
	♂							13	67,2	12,3
22/09/77	♀							2	98,3	11,2
	♂							2	74,3	12,4

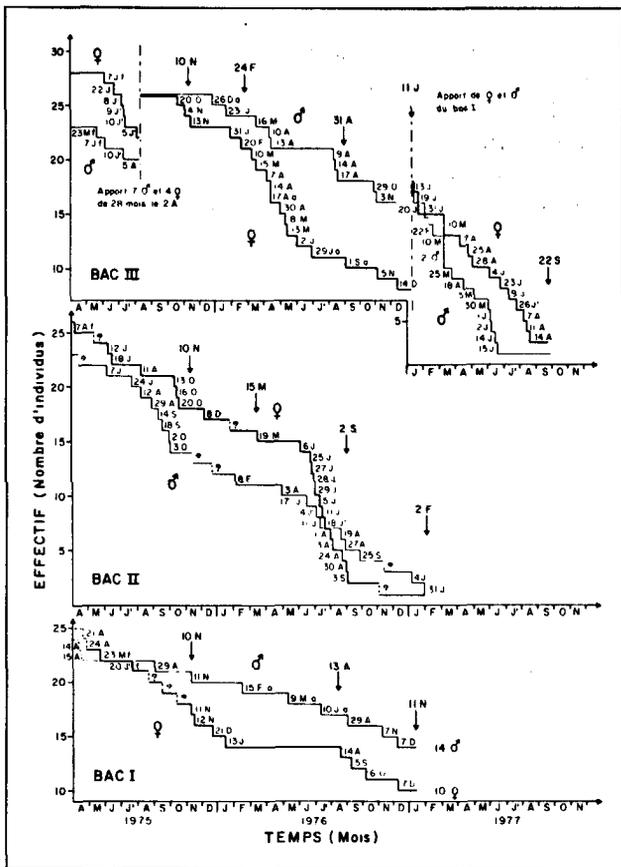


Figure 6

Variation du nombre de mâles et de femelles de *Penaeus japonicus* dans les bacs 1, 2, 3 et 1-3. Les traits verticaux indiquent la date de la mort, parfois accompagnée d'une précision sur sa cause (f, fixation pour histologie; a, mort accidentelle). En traits pointillés, le sexe, la date, ou les deux, sont inconnus. Les flèches verticales indiquent la date des recensements.

Evolution of the number of males and females of *Penaeus japonicus* in the tanks 1, 2, 3 and 1-3. Vertical continuous lines indicate the date of the death, sometimes with an indication of its origin (f, fixed for histological purpose; a, death by accident). In dotted lines, the sex, the date of the death or both are unknown. Vertical arrows give the dates of the general samplings.

un processus de rematuration permettant d'autre part à une femelle déterminée de fournir plusieurs séquences de pontes au cours de sa vie. Dans le cas du bac 1, on pourrait ainsi admettre une séquence moyenne de pontes en 5 nuits, et trois séquences de pontes pour une même femelle tous les 3 à 4 mois. Cette hypothèse rend bien compte de deux observations qui n'avaient pas jusqu'à présent reçu d'explications satisfaisantes. Le premier point concerne la viabilité des pontes, pour laquelle de façon quasi unanime les chiffres avancés par les différents auteurs varient légèrement, mais ne dépassent généralement pas 60 à 70 % de taux d'éclosion (Shigueno, 1975). Il est possible que l'émission d'œufs non mûrs et souvent non fécondés soit liée aux traumatismes divers auxquels sont soumises les femelles lorsqu'on cherche à obtenir la ponte en captivité (épédonculation unilatérale ou chocs thermiques).

Le second point se réfère à un article ignoré par la plupart des auteurs travaillant sur la reproduction des Penaeidae. Dans ce travail, Burukovskii (1970), à partir de l'examen histologique d'ovaires de *Penaeus duorarum* récoltées au large des côtes de Mauritanie et du Biafra,

aboutit à la conclusion que les femelles de cette espèce peuvent pondre jusqu'à quatre fois au cours de leur vie, l'intervalle de temps entre chaque ponte étant de 2 à 3 mois. Le schéma d'évolution de l'ovaire présenté par cet auteur pourrait en outre expliquer que l'émission des ovocytes mûrs se fasse en plusieurs jours, à condition d'admettre que le dernier stade de maturation ovocytaire soit rapide. Certaines observations effectuées sur des femelles au stade Y pondant dans la nuit qui suit l'observation de leur état vont dans le même sens.

L'origine écologique du déterminisme de la reproduction chez des populations japonaises de *P. japonicus* est clairement établie à partir des résultats qui viennent d'être exposés. L'acquisition de la maturité sexuelle lors des 3 premiers mois d'expérience a été rapide, et à peu près simultanée dans les trois bacs, bien que d'importantes différences quantitatives existent. Une fois atteint, et à l'échelle des petites populations étudiées, l'état de maturité se maintient tant que les valeurs écologiques convenables sont conservées. Les trois climats reconstitués dans les bacs 1, 2 et 3 ont été choisis parce qu'ils correspondaient à trois situations naturelles, les conditions réalisées dans les bacs 2 et 3 étant considérées comme limitantes lors de la conception de l'expérience. Les combinaisons de température et de photopériode utilisées ne permettent pas au cours des premiers mois de ponte tout au moins d'attribuer un rôle précis à l'un ou l'autre de ces facteurs. Par contre, le rendement de reproduction de chaque bac (nombre de pontes par femelle et nombre d'œufs pondus par femelle), qui a paru le meilleur indice utilisable, permet de conclure que dans le cas de populations d'origine japonaise, le climat du bac 1, qui correspond à peu près aux conditions qui règnent dans la Mer Intérieure du Japon, donne les meilleurs résultats. Les conditions du bac 2, plus fraîches en ce qui concerne la température, et plus méridionales pour la photopériode, donnent des résultats nettement moins bons, malgré un démarrage prometteur. Quand au bac 3, encore plus froid et à photopériode plus courte, il correspond aux conditions intertropicales en période froide : les résultats médiocres obtenus dans ce dernier peuvent s'expliquer de deux manières, soit que la température de 20°C soit insuffisante pour assurer le développement ovarien complet, soit que les animaux originaires du Japon ne soient que peu sensibles à une photopériode de moins de 14 heures. L'accroissement du nombre des pontes et de leur richesse à partir du moment où la photopériode est augmentée de 45 minutes seulement, les autres conditions du milieu restant semblables, va dans le sens de cette dernière interprétation.

Les deux expériences particulières, réalisées dans le bac 2 au printemps 1976 et dans le bac 3 en fin d'année 1976, permettent de préciser l'importance de la photopériode du point de vue qualitatif tout au moins, vis-à-vis du facteur thermique. Les photopériodes de 12 heures, puis de 12 h 45 mn, ont rapidement bloqué les processus de maturation ovarienne, les pontes s'interrompant dans les deux cas 3 semaines après le passage à une photopériode courte. Il faut souligner que cet effet inhibiteur est apparemment indépendant de la période de l'année (printemps pour le bac 2, automne pour le bac 3), donc du sens de la variation de la photopériode naturelle;

la constance des conditions écologiques au cours des 6 à 9 mois précédant la baisse de photophase a peut-être profondément dérégulé les repères temporels de l'animal. Toutefois, il faut rappeler que les bacs d'élevage sont alimentés en partie par de l'eau de mer fraîche; nous avons volontairement choisi cette solution qui permet peut-être à l'animal de caler certains processus physiologiques sur une horloge biologique, l'information pouvant lui être apportée par exemple par des substances dissoutes d'origine biologique.

Le redémarrage des pontes dans le bac 2 après un arrêt de 3 mois et demi confirme le rôle qualitatif essentiel de la photophase longue sur la maturation ovarienne. Le fait que les pontes apparaissent 15 jours après, alors que la plupart des femelles avaient l'ovaire vide quelques semaines auparavant, montre également la rapidité du développement ovarien dans de bonnes conditions.

La grande sensibilité de *P. japonicus* à la photopériode n'est pas surprenante si l'on considère son comportement: animal à activité nocturne typique, cette espèce s'enterre dans le sable du fond dès qu'elle perçoit un éclaircissement même faible, et demeure enfouie et parfaitement immobile pendant toute la partie éclairée de la journée. Toutefois, le contrôle rigoureux de la maturation ovarienne par la photophase semble résulter au moins pour partie d'une adaptation phénotypique: en effet, les animaux originaires du Japon ont rapidement acquis un comportement sexuel caractéristique des populations de Pénéides littoraux de la ceinture intertropicale, chez lesquels la reproduction se déroule pendant toute l'année avec de simples fluctuations d'abondance.

Du point de vue général, les résultats qui viennent d'être rapportés ne sont guère conformes aux quelques données acquises chez d'autres Crustacés Décapodes. Une des principales originalités de *Penaeus japonicus* réside dans le fonctionnement de l'ovaire: lorsque les conditions externes demeurent fixées à des valeurs favorables, chaque femelle produit plusieurs séries de pontes séquentielles. La dépendance vis-à-vis des conditions externes est faible pour ce qui concerne la température, rigoureuse vis-à-vis de la photopériode. Chez les écrevisses, l'action conjointe de la température et de la photopériode a été étudiée sans qu'il soit possible de préciser le rôle respectif de chacun de ces facteurs. De manière générale, l'accroissement de la photophase et l'augmentation de la température permettent d'avancer la période de ponte, toutefois une période à température basse et à photophase courte semble nécessaire pour induire la vitellogénèse (Stephens, 1952; Lowe, 1961; Aiken, 1969; Armitage *et al.*, 1973; Rice, Armitage, 1974). Chez un crabe côtier méditerranéen, *Pachygrapsus marmoratus*, une interprétation analogue a été proposée (Pradeille-Rouquette, 1976). Ces résultats ont été obtenus chez des animaux de région tempérée qui présentent une période annuelle de reproduction bien définie. Ce n'est pas toujours le cas chez *Penaeus japonicus*, pas plus que chez les autres espèces de Pénéides littorales. Il est bon à ce sujet de souligner que les Pénéides constituent un groupe particulier d'origine très ancienne, puisqu'ils remontent au Permian-Trias, et présentent de grandes singularités dans leur reproduction et leur développement. Il est difficile de se prononcer sur le fait que cette ancienneté explique leur

non conformité par rapport aux autres Décapodes. Par contre, on peut penser que dès l'origine, ce groupe a présenté des caractéristiques d'adaptation remarquables, ce qui leur a permis de survivre jusqu'à nos jours. En d'autres termes, leur horloge interne n'est pas très stable. Il n'est pas possible à l'heure actuelle de se prononcer; quelques observations semblent toutefois aller dans ce sens.

## Remerciements

Ce travail a été réalisé avec l'assistance technique de M<sup>me</sup> Le Morvan et de M. Quazuguel. Je remercie le Dr L. Laubier qui a bien voulu revoir le manuscrit, et M<sup>lle</sup> Martin qui en a réalisé l'illustration.

## REFERENCES

- Aiken D. E., 1969. Photoperiod, endocrinology and the Crustacean molt cycle. *Science*, **164**, 149-155.
- Armitage K. B., Buikema A. L. Jr., Willems N. J., 1973. The effect of photoperiod on organic constituents and molting of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comp. Biochem. Physiol.*, **44 A**, 431-456.
- Burukovskii R. N., 1970. Certain aspects of oogenesis in the pink prawn (*Penaeus duorarum*). *Arkiv anatomii, gistologii embriologii*, **58**, 6, 56-66.
- Cheung T. S., 1969. The environmental and hormonal control of growth and reproduction in the adult female stone crab, *Menippe mercenaria* (Lay). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **136**, 327-346.
- Choe S., 1971. Body increases during molt and molting cycle of the oriental brown shrimp *Penaeus japonicus*. *Mar. Biol.*, **9**, 31-37.
- Garcia S., 1976. Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*Penaeus duorarum notialis*, Perez-Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *thèse Doct.*, Univ. Aix-Marseille, AO 13232, 243 p.
- Hudinaga M., 1942. Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jap. J. Zool.*, **10**, 305-393.
- King J. E., 1948. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **94**, 3, 244-262.
- Laubier-Bonichon A., 1975. Induction de la maturation sexuelle et ponte chez la crevette *Penaeus japonicus* Bate en milieu contrôlé. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **281**, série D, 2013-2016.
- Laubier-Bonichon A., Laubier L., 1976. Reproduction contrôlée chez la crevette *Penaeus japonicus*. *Conférence Technique FAO Aquaculture*, Kyoto, 26 mai-2 juin 1976, FIR: AQ, Conf. 76, E. 38, 1-6.
- Lowe M. E., 1961. The female reproductive cycle of the crayfish *Cambarellus shufeldtii*: the influence of environmental factors. *Tulane Stud. Zool.*, **8**, 157-176.
- Marcille J., 1977. Dynamique des populations de crevettes Pénéides exploitées à Madagascar. *thèse Doct.*, Univ. Paris-VI, 245 p.
- Pradeille-Rouquette M., 1976. Rôle de la photopériode dans la fonction de reproduction des femelles du crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **282**, série D, 199-201.
- Rice P. R., Armitage K. B., 1974. The influence of photoperiod on processes associated with molting and reproduction in the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comp. Biochem. Physiol.*, **47 A**, 243-259.
- Segerstråle S. G., 1970. Light control of the reproductive cycle of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea Amphipoda). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **5**, 272-275.
- Segerstråle S. G., 1971. Light and gonad development in *Pontoporeia affinis*. Fourth European Marine Biology Symposium, edited by D. J. Crisp, Cambridge Univ. Press, 573-581.
- Shigueno K., 1975. *Shrimp culture in Japan*, Association for international technical Promotion, Tokyo, 153 p.
- Stephens G. J., 1952. Mechanisms regulating the reproductive cycle in the crayfish *Cambarus*. I. The female cycle. *Physiol. Zool.*, **25**, 70-84.



Dates	Bac 1		Bac 2		Bac 3		11/06	152°	5 900	1°	46 800	102°	31 900
	Ponte	Nombre indiv. récoltés	Ponte	Nombre indiv. récoltés	Ponte	Nombre indiv. récoltés							
14/02	92°	5 400			72°	9 500	12/06	153°	5 700	2°	41 100		
16/02	93°	2 600	105°	500			13/06	154°	7 700	3°	6 200		
20/02	94°	700					14/06	155°	11 600				
22/02	95°	2 500	106°	1 000	73°	3 500	15/06	156°	4 100	4°	50 200	103°	21 300
24/02	96°	11 600					16/06			5°	7 200		
25/02	97°	1 700					18/06	157°	22 800				
26/02	98°	1 900					19/06	158°	4 700				
27/02							21/06	159°	2 700				
28/02	99°	3 600					24/06					104°	22 400
29/02							28/06	160°	33 000	6°	71 500	105°	100
01/03	100°	4 200					29/06	161°	22 200	7°	200		
02/03	101°	8 700					30/06	162°	1 200				
04/03	102°	400					03/07	163°	17 600				
05/03	103°	3 900					05/07	164°	1 400	8°	1 200		
07/03	104°	2 300					07/07	165°	2 100				
12/03	105°	100					08/07			9°	78 400		
14/03							09/07	166°	2 300	10°	3 600		
18/03							10/07	167°	8 400			106°	20 400
20/03							12/07	168°	1 100				
21/03	106°	4 400					14/07	169°	4 400				
22/03	107°	4 000					18/07	170°	11 600				
23/03	108°	33 400					19/07	171°	200				
24/03	109°	5 600					20/07	172°	2 600				
25/03							26/07	173°	100				
26/03							27/07	174°	5 200				
27/03	110°	8 100					30/07	175°	7 900				
28/03	111°	3 700					31/07	176°	1 200				
30/03	112°	3 600					02/08	177°	2 900				
31/03	113°	2 700					05/08	178°	1 800				
01/04	114°	5 300					06/08	179°	3 400				
02/04							07/08	180°	4 300				
03/04	115°	1 800					09/08	181°	10 400				
04/04	116°	2 600					10/08	182°	6 500				
05/04	117°	1 000					11/08	183°	12 300				
06/04	118°	1 600					12/08					107°	116 600
08/04	119°	6 100					19/08					108°	12 400
09/04	120°	7 600					20/08	184°	5 100				
10/04	121°	1 100					21/08	185°	600				
11/04	122°	1 300					23/08					109°	8 300
12/04	123°	2 200					24/08	186°	10 400			110°	11 900
14/04	124°	3 700					25/08	187°	400				
15/04	125°	800					26/08	188°	600				
16/04	126°	700					27/08	189°	100				
17/04	127°	400					29/08	190°	9 700				
18/04							30/08	191°	71 000				
19/04							31/08	192°	76 400				
20/04	128°	200					01/09	193°	31 700			111°	3 500
21/04	129°	300					02/09					112°	100
25/04							03/09	194°	20 500			113°	100
27/04							08/09	195°	42 400				
28/04	130°	400					09/09	196°	4 800				
29/04	131°	1 700					13/09	197°	3 350				
02/05	132°	1 200					14/09	198°	19 800				
04/05	133°	6 900					15/09	199°	4 500				
06/05	134°	5 700					17/09	200°	7 650				
08/05	135°	3 200					19/09	201°	51 700				
09/05	136°	5 500					20/09	202°	100				
10/05	137°	23 300					21/09	203°	33 200				
11/05	138°	8 000					23/09	204°	5 600			114°	22 900
12/05	139°	500					24/09			11°	77 800		
15/05	140°	2 100					05/10	205°	6 300				
16/05	141°	1 800					10/10	206°	1 000				
17/05	142°	4 600					14/10			12°	4 200		
18/05	143°	4 100					16/10	207°	3 000				
21/05	144°	3 500					19/10	208°	2 600				
22/05							22/10	209°	4 200				
25/05							26/10	210°	1 900				
26/05	145°	4 300					03/11	211°	2 900				
29/05	146°	1 300					05/11	212°	15 100				
30/05	147°	17 000					12/11	213°	300				
06/06	148°	5 000					14/11	214°	600				
07/06	149°	6 000					18/11			13°	2 800		
09/06	150°	3 800					20/11	215°	200				
10/06	151°	2 600					25/11	216°	700				
							23/12	217°	9 800				
							25/12	218°	300				
							1977						
							04/01	219°	400				
							31/01			14°	8 900		