

THESE présentée
pour l'obtention
du
DIPLOME de DOCTEUR de 3^e CYCLE
à
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE
- Paris 6 -

Spécialité : OCEANOGRAPHIE
mention : BIOLOGIE

par Monsieur YVON MORIZUR

Sujet de la thèse :

REPRODUCTION DE LA LANGOUSTINE, *NEPHROPS NORVEGICUS*,
DANS LA REGION SUD-BRETAGNE

Soutenu le *6 mai* 1980 devant la Commission composée de :

Messieurs P. BOUGIS
G. CONAN
J.P. HILLIS
L. LAUBIER
J.C. LE GUEN

" D R E C ' H O U Z O U T
E T E U K A O U T "

Par le savoir vient l'avoir
(Proverbe breton)

AVANT PROPOS

Mon orientation vers l'océanographie biologique, je la dois à Monsieur le Professeur BÛUGIS. Tout comme il sait entretenir de bons contacts avec ses élèves, il a su suivre la réalisation de ce travail. Je le prie de bien vouloir trouver ici l'expression de ma respectueuse gratitude.

Monsieur LAUBIER, directeur des programmes et de la coordination au CNEXO, a toujours su s'intéresser aux travaux menés par les stagiaires du Centre Océanologique de Bretagne. Il me fait l'honneur de juger ce travail. Je l'en remercie.

Monsieur HILLIS, spécialiste irlandais de la langoustine au "Fisheries Research Centre" de Dublin, a bien voulu participer à ce jury. Je le remercie de l'intérêt qu'il me témoigne par ce fait. J'attends beaucoup de son analyse critique de cette thèse.

Je ressens tout particulièrement l'importance, dans ce jury, de la présence de Monsieur LE GUEN, directeur du Groupe de Support Général (GSG) pour la gestion des stocks. Il me fait l'honneur de porter un jugement sur cette étude. Je le prie de croire, ici, en ma très sincère reconnaissance.

Monsieur CONAN, responsable du programme "Langoustines" au Centre Océanologique de Bretagne, m'a toujours guidé et soutenu dans mon travail. Il a su mettre à ma disposition aussi bien ses compétences que le maximum de facilités matérielles. Je le remercie très vivement.

Je tiens également à remercier Monsieur GUILLAUME (COB) pour ses critiques sur certains chapitres de ce manuscrit ainsi que Dr A.S.D. FARMER [KUWAIT Institute for Scientific Research] pour l'attention qu'il a su me manifester.

Ce travail n'est pas le fruit d'une entreprise solitaire. Je ne peux passer sous silence l'aide technique de Annie GUENNOLE qui sait mener toujours à coeur et à bien son travail, et de nombreuses autres personnes. Je pense tout particulièrement à Claude LE MILLINAIRE, à Marie-Hélène OMNES, à Françoise LE GUEN et à Loïc GOURMELEN qui m'ont aidé dans les dépouillements.

Je remercie vivement Sylvie GROS et Violaine MARTIN qui ont participé à l'illustration graphique de ce mémoire.

Il m'est agréable d'exprimer ici toute ma reconnaissance à Sylvie PINON, Ghislaine GOURMELEN et à Sylvie LATIL qui ont assuré la frappe de ce manuscrit.

Enfin, je tiens à remercier spécialement le Comité Local des Pêches du Guilvinec pour son aide efficace. Les Pêcheurs du Guilvinec, Lesconil, Loctudy ont montré qu'ils suivaient de très près les études scientifiques. Ils ont eux-mêmes assuré certains prélèvements. Je les en remercie tout comme je remercie vivement l'équipage de "L'ARGOAT" de Loctudy, pour leur généreuse disponibilité et leur bonne humeur.

- S O M M A I R E -

RESUME

INTRODUCTION

CHAPITRE 1 : GÉNÉRALITÉS

- 1.1. Nomenclature
- 1.2. Morphologie de *Nephrops norvegicus*
 - 12.1. Description externe
 - a) Structure du corps
 - b) Structure des péréiopodes
 - 12.2. Longueur du céphalothorax
 - 12.3. Dimorphisme sexuel
- 1.3. Reproduction
- 1.4. Distribution et mode de vie
- 1.5. La région Sud-Bretagne et sa pêche

CHAPITRE 2 : UTILISATION DE CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES POUR LA DÉTERMINATION DE LA TAILLE À MATURITÉ SEXUELLE

- 2.1. Introduction
- 2.2. Matériel et méthodes
- 2.3. Résultats
 - 23.1. Croissance relative de la largeur de l'abdomen chez les femelles
 - 23.2. Apparition des soies ovigères chez les femelles
 - 23.3. Longueur des propodites de la première paire de péréiopodes
- 2.4. Discussion
- 2.5. Conclusion

CHAPITRE 3 : UTILISATION DE CRITÈRES FONCTIONNELS (PRÉSENCE DE SPERMATOPHORE, MATURATION DES OVAIRES) POUR LA DÉTERMINATION DE LA TAILLE ET DE L'ÂGE À MATURETÉ SEXUELLE DES FEMELLES.

3.1. Introduction

3.2. Matériel et méthodes

3.3. Résultats

33.1. Taille à maturité sexuelle

- a) Présence de spermatophore
- b) Développement des ovaires
- c) Capacité de reproduction
- d) Interprétation

33.2. Age à maturité

33.3. Gestion du stock

- a) Détermination de la courbe de maturité sexuelle (ovaires)
- b) Courbe de sélectivité
- c) Effets de la pêche sur le taux de femelles fécondées

3.4. Discussion

34.1. Choix du critère de maturité

34.2. Comparaison avec les résultats antérieurs

34.3. Gestion du stock

34.4. Allure des courbes de maturité

3.5. Conclusion

CHAPITRE 4 : ÉVOLUTION DU TAUX DE PRÉSENCE DE SPERMATOPHORE CHEZ LES FEMELLES ET DÉVELOPPEMENT OVARIEN DE JUILLET 1976 À OCTOBRE 1978

4.1. Introduction

4.2. Matériel et méthodes

4.3. Résultats et discussion

43.1. Développement ovarien

43.2. Présence de spermatophore

43.3. Présence de spermatophore et développement ovarien

4.4. Conclusion

CHAPITRE 5 : FECONDITE INDIVIDUELLE

5.1. Introduction

5.2. Matériel et méthodes

52.1. Matériel

52.2. Stades d'incubation

52.3. Méthodes de mesure

- a) Comptage
- b) Taille

- 52.4. Méthodes statistiques
 - a) Droites d'allométrie
 - b) ANOVA
- 52.5. Estimation du taux de perte d'oeufs
- 52.6. Rapport fécondité/poids

- 5.3. Résultats
 - 53.1. Fécondité à partir du contenu des ovaires
 - a) Fécondité
 - b) Rapport fécondité/poids
 - 53.2. Fécondité au stade D d'incubation
 - a) Fécondité
 - b) Rapport fécondité/poids
 - 53.3. Estimation de la perte d'oeufs lors de l'incubation
 - a) Comparaison des deux droites par ANOVA
 - b) Calcul de la perte d'oeufs

- 5.4. Discussion
 - 54.1. Fécondité à partir du contenu des ovaires
 - 54.2. Rapport fécondité/poids
 - 54.3. Perte d'oeufs lors de l'incubation

- 5.5. Conclusion

CHAPITRE 6 : FÉCONDITÉ PAR RECRUE

- 6.1. Introduction

- 6.2. Matériel et méthodes
 - 62.1. Modèle de fécondité par recrue utilisé
 - 62.2. Modifications apportées au modèle
 - 62.3. Paramètres d'entrées

- 6.3. Résultats
 - 63.1. Part respective des différentes classes d'âge dans le renouvellement du stock

 - 63.2. Impact de la pêche des femelles "grainées" en début d'incubation sur la reproduction du stock

- 6.4. Discussion

- 6.5. Conclusion

CONCLUSION GENERALE

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXE

R E S U M E

La taille à maturité sexuelle des langoustines en 1978 a été déterminée à l'aide de caractères sexuels secondaires. Chez les mâles, la croissance relative en longueur du propodite de P1 présente une seule discontinuité. Celle-ci se produit à une longueur de céphalothorax de 19 mm qui constituerait ainsi la taille à première maturité. Chez les femelles la croissance relative en largeur de l'abdomen présente un point d'inflexion. Cette étude laisse supposer une longueur de céphalothorax à première maturité de 23,5 mm. Les soies ovigères sont apparues à une longueur de céphalothorax de 19-19,5 mm soit bien avant la maturité sexuelle.

Une détermination plus précise de la taille à maturité sexuelle ainsi qu'une détermination de l'âge à maturité sexuelle ont été réalisées en juin 1977 et 1978 chez les femelles à l'aide des critères fonctionnels suivants : capacité de reproduction, développement des ovaires, présence de spermatophore. Les tailles moyennes à première maturité seraient de 24 mm en 1977 et de 23 mm en 1978 en choisissant comme critère la capacité de reproduction c'est à dire la présence simultanée d'un spermatophore et d'ovaires en cours de maturation. Les deux autres critères conduisent à des tailles moyennes inférieures : 23,5-24 mm en 1977 et 23 mm en 1978 d'après le développement des ovaires, 23-23,5 en 1977 et 22-22,5 mm en 1978 d'après la présence de spermatophore. L'âge à maturité sexuelle aurait été de 2 ans en 1978. Par contre en 1977 la cohorte âgée de 2 ans n'aurait pas atteint la maturité sexuelle. 90 % des femelles matures posséderaient un spermatophore et seraient donc aptes à la reproduction.

L'évolution du taux de présence de spermatophore et le développement ovarien entre juillet 1976 et octobre 1978 ont été étudiés chez les femelles par classe de taille. Il apparaît ici aussi que les tailles à maturité sexuelle correspondant aux différents critères fonctionnels étudiés sont sujettes à des variations non seulement saisonnières mais aussi annuelles. Chez les femelles de petite taille, l'observation des ovaires révèle une plus grande participation à la reproduction en 1978 qu'en 1977. Le pourcentage de femelles fécondées suit une courbe ascendante de 1976 à 1978 puis brusquement descendante. La chute a coïncidé avec le début de la ponte de l'année 1978 pour chacune des classes de taille étudiées. Un tel phénomène n'a pas été observé en 1977.

Une étude sur la fécondité, compte tenu de la longueur du céphalothorax (L. en mm) de la femelle, a permis d'établir les deux relations suivantes : $F_1 = 0,016 L^{2,700}$ qui détermine le nombre d'oeufs en fin de maturation ovarienne (F_1) et $F_2 = 0,016 L^{3,194}$ qui détermine le nombre d'oeufs au stade D d'incubation (F_2) soit 1 mois avant éclosion. Le taux de perte d'oeufs durant l'incubation a été estimé à 45 %. Le rapport "nombre d'oeufs/poids de la femelle" serait sensiblement constant avec la taille de la femelle.

La participation des différentes classes d'âge à la fécondité globale du stock a été obtenue par simulation sur un modèle de fécondité par recrue. Les classes d'âge matures les plus jeunes contribueraient le plus à la fécondité du stock en fin d'incubation : la 1ère classe d'âge mature (âge 2-3 ans) assure 42,5 % et la 2ème classe d'âge mature (âge 3-4 ans) 27,4 %. L'accessibilité à la pêche des femelles "grainées" durant le premier mois d'incubation diminuerait le potentiel de reproduction dans la proportion de 7,5 %. Dans les conditions actuelles, avec une fécondité par recrue de 72 oeufs, la fécondité globale du stock serait égale à 41 % de celle du stock vierge.

INTRODUCTION

I N T R O D U C T I O N

1 - BUT DE L'ETUDE

La dynamique des populations consiste à étudier les mécanismes de régulation et d'évolution des stocks. Appliquée à une espèce marine exploitée comme la langoustine *Nephrops norvegicus*, elle cherche à évaluer les stocks ainsi que l'effet de l'exploitation sur la dynamique ; tout ceci devant conduire à une gestion rationnelle.

Il existe actuellement 2 types d'approche pour une étude monospécifique de dynamique des populations exploitées : les modèles logistiques et les modèles analytiques. Les modèles logistiques, encore appelés modèles de production, sont d'une approche plus facile car fondés uniquement sur l'exploitation des statistiques de pêche. Mais ils ne permettent de jouer sur les conditions de pêche que d'une seule façon : en modulant l'effort de pêche. Par contre les modèles analytiques appelés aussi modèles de rendement permettent une régulation par la taille ou l'âge à première capture en plus de l'effort de pêche. Ils rendent donc possible l'étude d'éventuels effets d'un changement de maillage dans le cas d'une pêche au chalut. Leur utilisation nécessite la connaissance de nombreuses informations sur la biologie de la population : croissance, mortalités, recrutement. Les modèles de rendement par recrue, qui permettent d'optimiser le rendement pondéral, ne tiennent pas compte de la reproduction. Ils doivent être complétés par la détermination de la relation stock-recrutement. Cette dernière est en fait difficile à établir. Il est donc souhaitable dans un premier temps de compléter le modèle de rendement pondéral par un calcul de fécondité par recrue qui nécessite la connaissance des paramètres suivants : âge ou taille à maturité sexuelle des femelles et leur fécondité, qui est le nombre d'oeufs produits.

La présente étude cherche à approfondir les connaissances sur la reproduction du stock de langoustine *Nephrops norvegicus* dans la région Sud-Bretagne. Il s'agit donc d'une approche au niveau d'une population et non pas de l'individu. Nous avons tenté de réaliser une étude fine allant au-delà des besoins de la dynamique des populations qui, le plus souvent, se contente de résultats approximatifs. Cette étude n'a pas été réalisée dans la seule optique d'une meilleure gestion du stock ; nous avons parfois cherché à approfondir certains aspects de la reproduction qui ne sont pas strictement prioritaires en matière de dynamique des populations.

2 - DEROULEMENT DE L'ETUDE

Ce travail sur la reproduction de *Nephrops norvegicus* traite de la maturité sexuelle et de la fécondité de la langoustine dans la région Sud-Bretagne.

Certaines connaissances sur l'espèce sont données dans le chapitre 1. Elles dépassent parfois le cadre général pour s'assurer une meilleure compréhension des études menées dans les chapitres suivants.

Nous nous sommes dans un premier temps attardés sur la maturité sexuelle : taille et âge à première maturité selon des critères morphologiques (chapitre 2) et selon des critères fonctionnels (chapitre 3). Le chapitre 4 analyse l'évolution des dits critères fonctionnels durant une assez longue période (de juillet 1976 à octobre 1978) : taux de présence de spermatophore chez les femelles et développement ovarien.

Dans un second temps, nos recherches se sont orientées vers la fécondité. Les fécondités individuelles en fin de maturation ovarienne et en fin d'incubation ont été déterminées et la perte d'oeufs au cours de l'incubation

étudiée (chapitre 5). Dans le chapitre 6 nous avons estimé au moyen de la fécondité par recrue l'importance relative des différentes classes d'âge dans la reproduction du stock et la fécondité globale de celui-ci dans différentes conditions.

CHAPITRE 1



GENERALITES

1.1. NOMENCLATURE

La langoustine a été décrite pour la première fois par Linné en 1758 sous le nom de *Cancer norvegicus*. Elle a ensuite porté les noms de *Astacus norvegicus* Fabricius, 1775 ; *Homarus norvegicus* Weber, 1795 ; *Nephrops norvegicus* Leach, 1814 ; *Nephrops norvegicus meridionalis* Zariquiey Cenarro, 1935. La nomenclature utilisée de nos jours est : *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) Leach.

C'est un crustacé décapode se classant comme suit :

Sous ordre	Reptantia	
Section	Macrura	
Superfamille	Nephropoidea	
Famille	Nephropidae	(HOLTHUIS, 1974)

1.2. MORPHOLOGIE DE NEPHROPS NORVEGICUS

12.1. Description externe

Le corps de ce crustacé est composé de deux régions distinctes : le céphalothorax et l'abdomen sur lesquels se greffent des appendices. La carapace céphalothoracique présente dans sa région moyenne un sillon cervical transverse séparant la tête, vers l'avant, du thorax postérieur.

a) Structure du corps

Il est possible de reconnaître, dans le corps de *Nephrops norvegicus* (figure 1), 4 régions distinctes, soit de l'avant vers l'arrière :

- la tête qui porte la bouche, des yeux pédonculés et 5 paires d'appendices sensoriels (antennules, antennes) ou masticateurs (mandibules, maxillules, maxilles).

Elle se prolonge vers l'avant par un long rostre fortement denticulé.

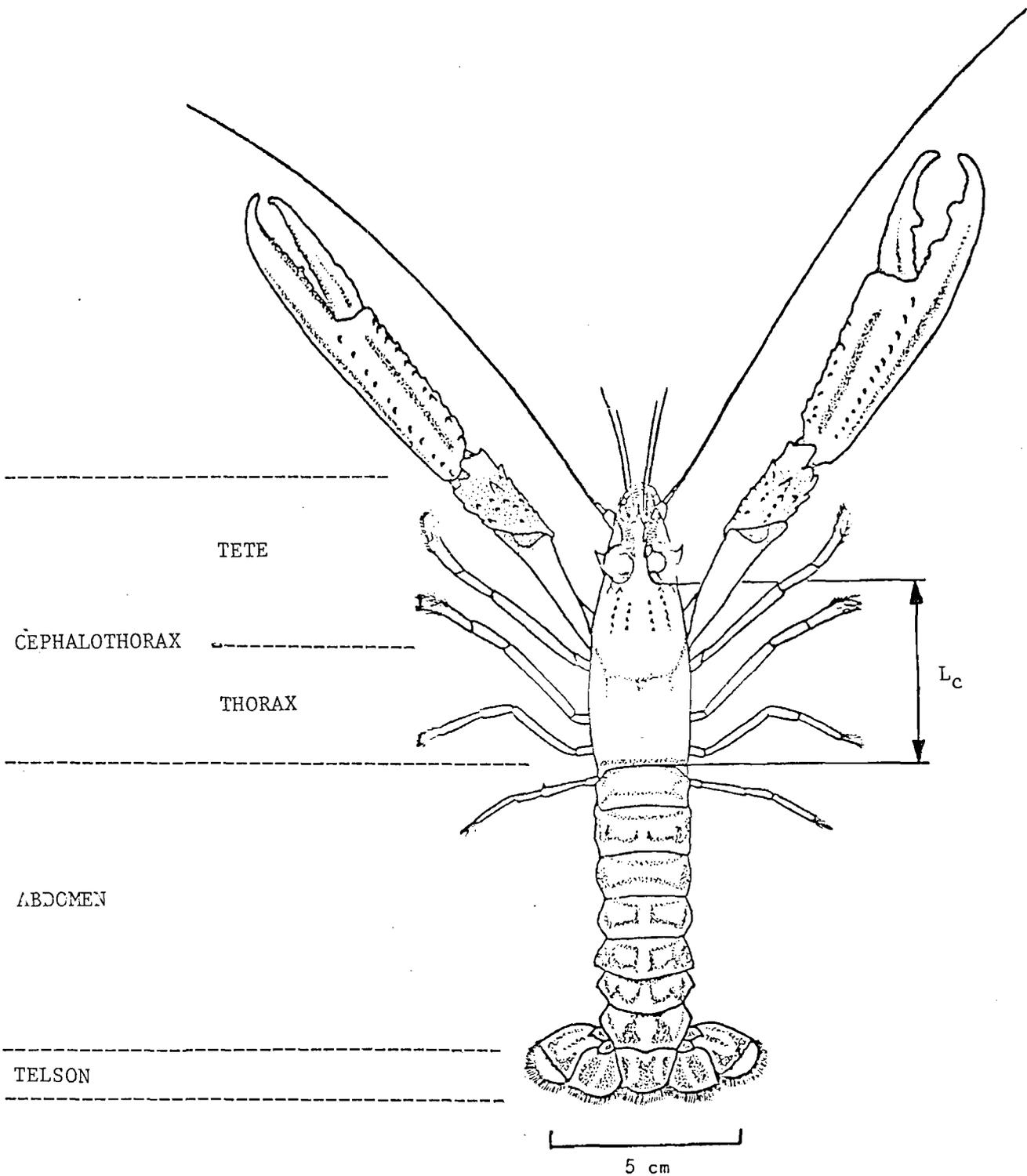


FIGURE 1 : ADULTE MALE DE *NEPHROPS NORVEGICUS*

Nous avons indiqué les grandes régions du corps et délimité la mesure standard de la longueur du céphalothorax (L_c) - (D'après FARMER, 1972).

- le thorax séparé de la tête par le sillon cervical est recouvert par une carapace continue dans laquelle deux sillons branchiocardiaques longitudinaux permettent de reconnaître une région cardiaque médiane et deux régions branchiales latérales. Au niveau de ces dernières, la carapace est libre et ménage entre elle et le corps une vaste cavité branchiale recouverte par les branchiostégites. Le thorax porte 8 paires d'appendices dont 3 paires assurent des fonctions masticatrices (pattes mâchoires ou maxillipèdes : Pmx 1, Pmx 2, Pmx 3) alors que les 5 paires postérieures constituent les pattes locomotrices (ou péréiopodes P1, P2, ..., P5) terminées ou non par des pinces. La carapace thoracique résulte de la fusion de 8 tergites alors que les sternites correspondants restent distincts et sont visibles ventralement. Une représentation schématique du squelette thoracique est donnée en figure 2.
- l'abdomen comporte 6 métamères parfaitement individualisés portant chacun une paire d'appendices ou pléopodes. Les dernières forment avec le telson une puissante nageoire caudale, ce sont les uropodes. L'organisation du squelette abdominal est schématisé sur la figure 3.
- le telson terminal ne porte pas d'appendices ; il est percé par l'orifice anal visible ventralement et complète sagittalement la nageoire caudale.

b) Structure des péréiopodes

Le péréiopode est constitué de 5 pièces dont le coxopodite et le propodite. Le coxopodite se situe à la base alors que le propodite est l'élément fixe qui constitue, avec le dactylopodite, élément mobile, une pince aux extrémités des trois premières paires de pattes ambulatoires (figure 4).

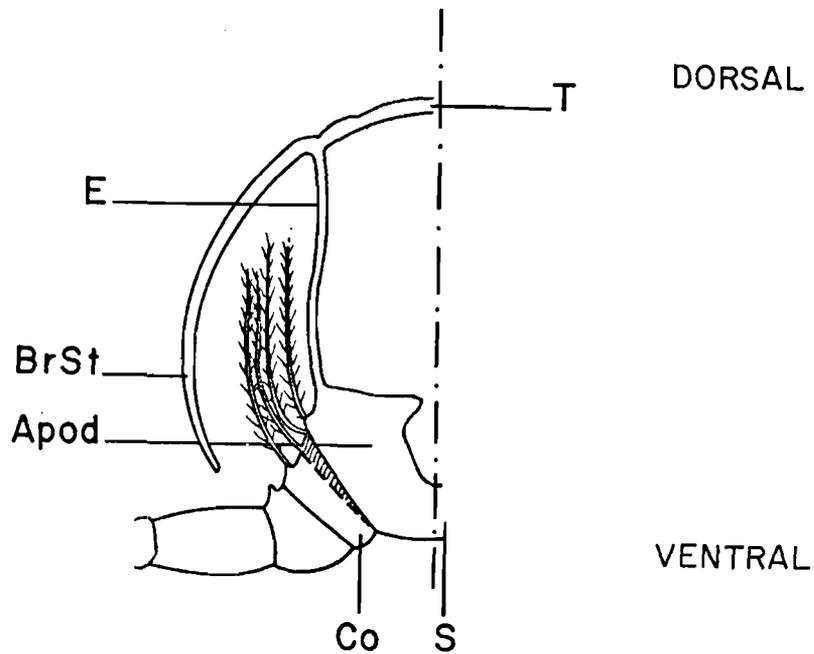


FIGURE 2 : REPRESENTATION SCHEMATIQUE DU SQUELETTE THORACIQUE :

Apod = Apodème ; BR St = Branchiostégite ; Co = Coxopodite

E = Epimérite ; S = Sternite ; T = Tergite

(D'après BEAUMONT et CASSIER, 1970)

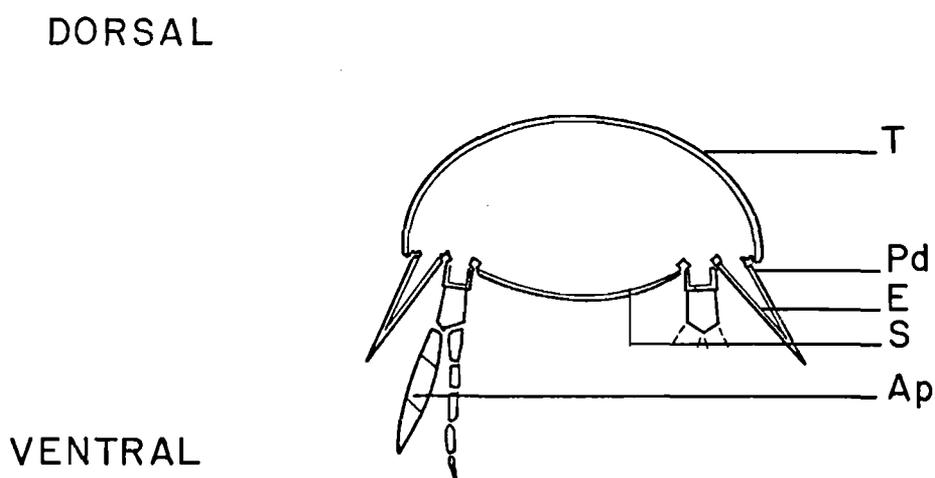


FIGURE 3 : REPRESENTATION SCHEMATIQUE AU NIVEAU DE L'ABDOMEN DES CRUSTACES

Ap = Appendice ; E = Epimérite ; Pd = Pleurite dorsal ;

S = Sternite ; T = Tergite

(D'après BEAUMONT et CASSIER, 1970)

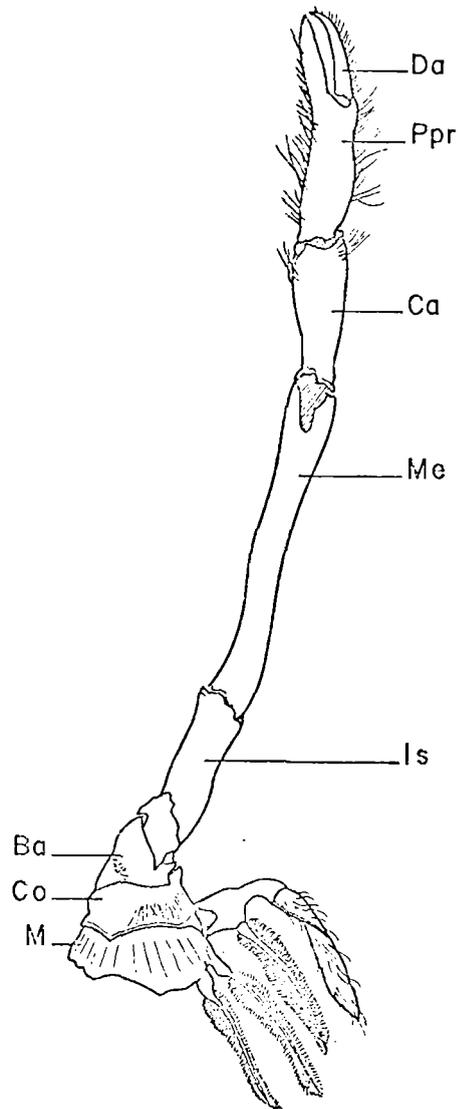


FIGURE 4 : ORGANISATION D'UNE PATTE AMBULATOIRE (PEREIOPODE) :

la patte droite de la deuxième paire.

Ba = Basipodite ; Da = Dactylopodite ; Ca = Carpopodite ; Ppr = Propodite
Co = Coxopodite ; Is = Ischiopodite ; M = Muscles ; Me = Méropodite

(D'après BEAUMONT et CASSIER, 1970)

12.2. Longueur du céphalothorax

La mesure standard généralement admise est la longueur de céphalothorax encore appelée longueur de carapace. C'est la distance séparant le bord postérieur de l'orbite du milieu du bord postérieur de la carapace (figure 1).

12.3. Dimorphisme sexuel

Nephrops norvegicus est une espèce gonochorique. Un dimorphisme sexuel très marqué permet de reconnaître immédiatement les mâles et les femelles.

Chez le mâle, les deux premières paires de pléopodes sont plus développées que les paires suivantes et dirigées vers l'avant ; elles servent à canaliser l'écoulement du sperme lors du rapprochement sexuel. Les orifices sexuels mâles sont situés à la base de la dernière paire de pattes locomotrices (P5).

Chez la femelle, tous les appendices abdominaux sont sensiblement identiques sauf ceux de la première paire qui sont atrophiés et permettent ainsi le jeu des organes copulateurs mâles. Il existe sous l'abdomen des soies ovigères. Les orifices sexuels sont situés à la base de la troisième paire de pattes locomotrices (P3). Il existe également un dimorphisme au niveau des sternites thoraciques.

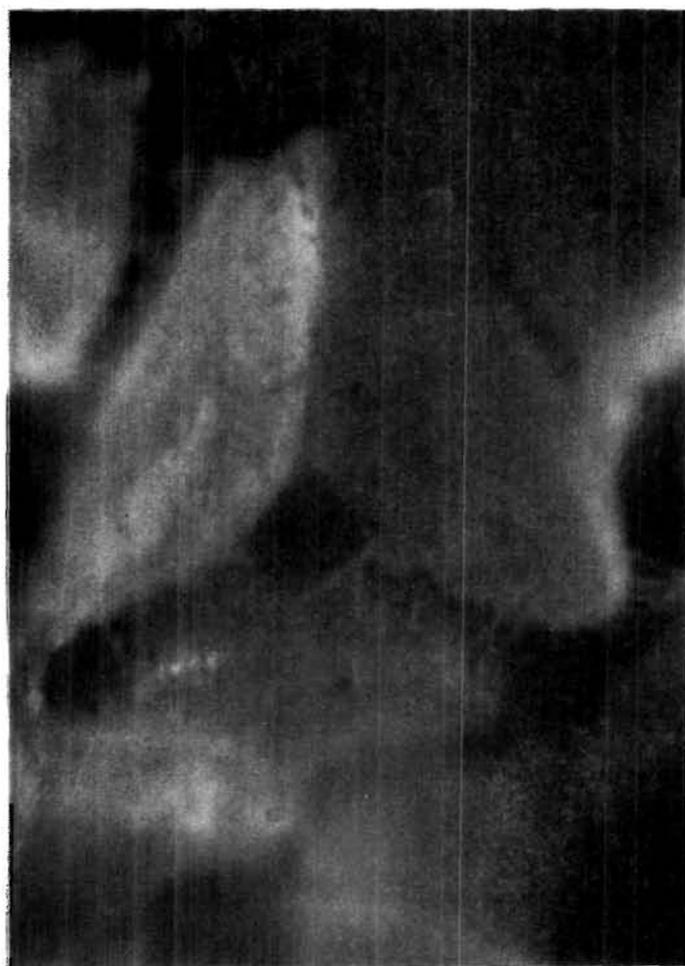
La différence sexuelle externe la plus marquante se trouve chez l'adulte dans la morphologie de la première paire de pléopodes, chez le juvénile dans la morphologie des sternites thoraciques. La différenciation externe des sexes est possible dès le premier stade postlarvaire (FARMER, 1974a) par les orifices génitaux visibles à la loupe binoculaire. Il faut attendre la différenciation des sternites thoraciques qui se produit à une longueur de céphalothorax de 7-8 mm pour séparer les sexes à l'oeil nu (planche 1).

P L A N C H E 1

PHOTOGRAPHIES 1 et 3 : plaques sternales d'un jeune *Nephtrops norvegicus* mâle (Lc = 8-9 mm).

PHOTOGRAPHIES 2 et 4 : plaques sternales d'un jeune *Nephtrops norvegicus* femelle (Lc = 8-9 mm) : les sternites ne sont pas encore soudées et laissent apparaître une cavité qui deviendra la spermathèque.

1	2
3	4

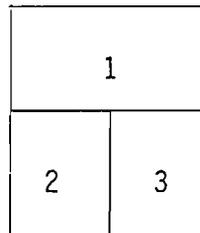


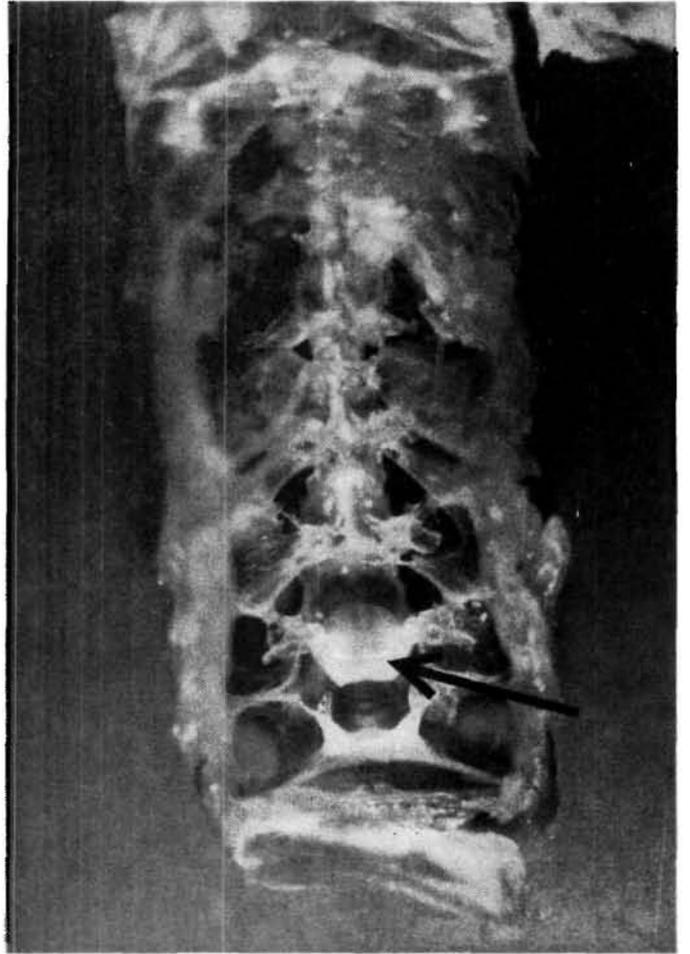
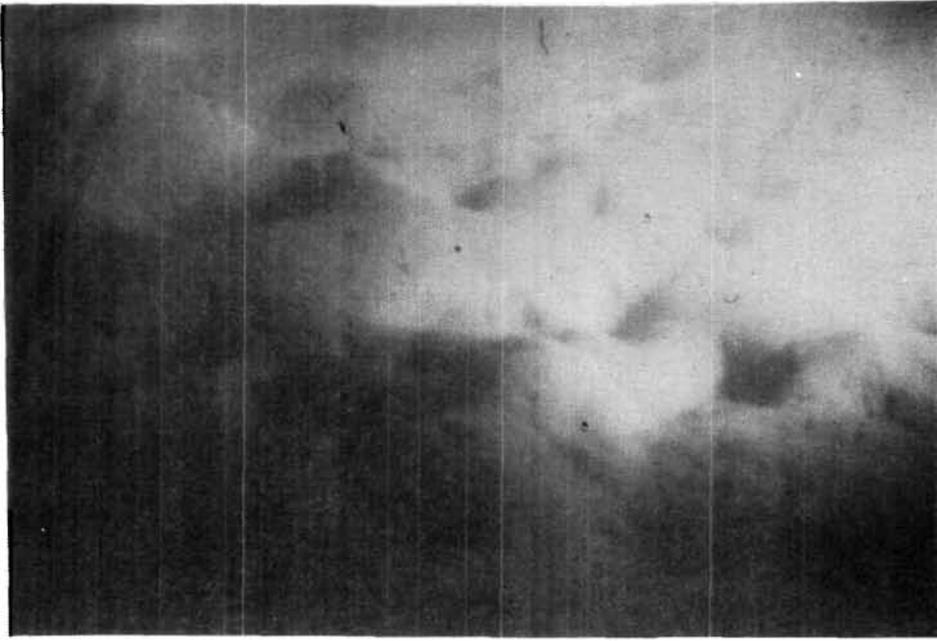
P L A N C H E 2

PHOTO 1 : vue des fonds de la "Grande Vasière" : on y aperçoit des terriers creusés par des langoustines.

PHOTO 2 : morphologie externe et ventrale de la femelle de *Nephrops norvegicus* : le cercle blanc localise le thélycum.

PHOTO 3 : vue intérieure de la face ventrale d'une mue de la femelle de *Nephrops norvegicus* : la spermathèque est indiqué par une flèche.





1.3. REPRODUCTION

La copulation ne peut avoir lieu qu'entre un mâle dur et une femelle qui vient de muer (LÜLING, 1958). Le mâle, attiré vraisemblablement par une phéromone émise par la femelle venant de muer et qui inhiberait tout cannibalisme, déposerait à l'aide des deux premières paires de pléopodes un seul spermatophore dans la spermathèque de la femelle (FARMER, 1974c). Le spermatophore se présente sous la forme d'une gelée dans laquelle se trouvent pris des spermatozoïdes. Le spermatophore, initialement mou, durcit en l'espace de quelques heures. La spermathèque de la femelle porte le nom de "thelycum". C'est une logette située entre les deux dernières paires de péreïopodes ; elle est formée par les sternites des deux dernières paires de segments thoraciques (planche 2, photo 2). La présence d'un spermatophore dans le thelycum n'est pas décelable extérieurement. La femelle portera le spermatophore jusqu'à la prochaine mue où elle le perdra avec l'exuvie (planche 2, photo 3). La femelle adulte mue une fois par an au printemps.

Au moment de la ponte, les femelles doivent donc déjà porter un spermatophore. Les oeufs, après la ponte, sont fixés aux soies ovigères sous l'abdomen où ils sont incubés. L'incubation dure environ 8 mois. Au cours de l'incubation les femelles ovigères disparaissent des captures. (POULSEN, 1946 ; KARLOVAC, 1953 ; FIGUEIREDO et THOMAS, 1967 ; RICE et CHAPMAN, 1971 ; CONAN, 1978). Des femelles ovigères sont néanmoins capturées durant les premiers jours d'incubation.

Les larves éclosent au stade prézoé (FARMER, 1975). L'éclosion se produirait essentiellement en mars-avril dans le golfe de Gascogne (CONAN, 1978) et coïnciderait donc avec le bloom phytoplanctonique du printemps. La phase larvaire durerait 2 à 3 semaines selon POULSEN (1946). Elle est pélagique et favorise ainsi une dissémination des larves et un meilleur ensemencement des fonds. Les post-larves mèneraient une vie benthique semblable à celle des adultes (FARMER, 1975).

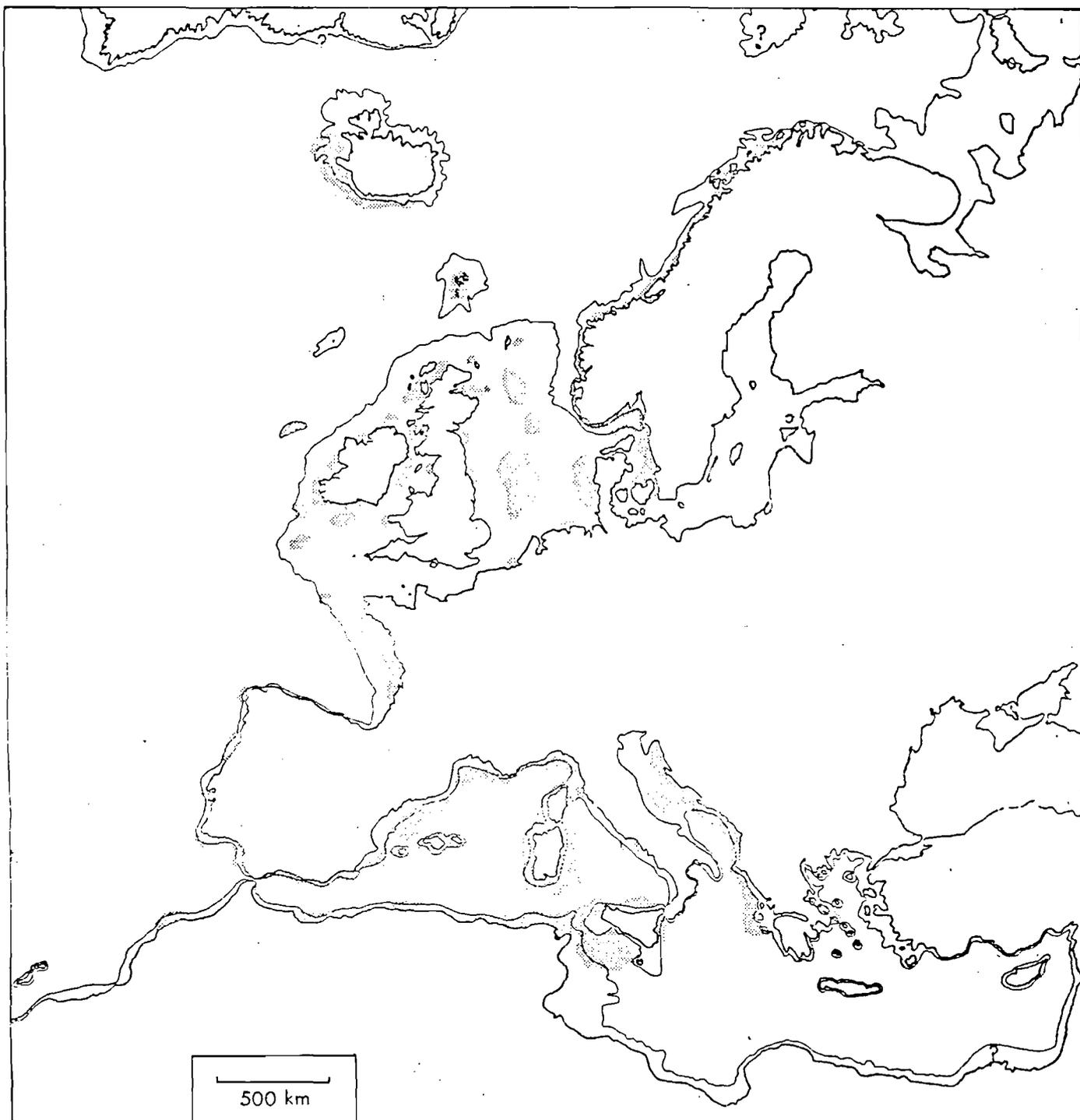


FIGURE 5 : DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE CONNUE DE *N. NORVEGICUS*

L'isobathe des 200 mètres est indiquée.

(D'après FARMER, 1975, légèrement modifié)

1.4. DISTRIBUTION ET MODE DE VIE

Nephrops norvegicus est une espèce marine boréale, vivant en mer Méditerranée et sur le plateau continental du Nord-Est de l'océan Atlantique (figure 5). Les températures minimales et maximales limitant la distribution de *Nephrops norvegicus* ne sont pas connues. On enregistre cependant des températures de fond de 7° à 13° pour la mer d'Irlande (FARMER, 1972), de 10° à 15° pour l'Adriatique (KARLOVAC, 1953). La salinité n'apparaît pas être un facteur important pour la distribution de cette espèce. Les salinités les plus faibles 29-30 ‰, ont été rapportées par POULSEN (1946) dans le Kattegat, les plus élevées, 35,86-38,77 ‰, par KARLOVAC (1953) dans l'Adriatique. Cette espèce qui mène une vie benthique à des profondeurs variant de 15m à plus de 800m préférerait un substrat vaseux (FARMER, 1972). Cette préférence est sans doute liée au fait que la langoustine creuse des terriers dans lesquels elle s'abrite (planche 2). Elle quitte le terrier pour rechercher de la nourriture. Ces périodes d'activité dans la recherche de nourriture se situent à la tombée de la nuit et au lever du jour (CHAPMAN et HOWARD, 1979). *Nephrops norvegicus* est une espèce largement omnivore (FARMER, 1975).

1.5. LA REGION SUD-BRETAGNE ET SA PECHERIE

Dans le golfe de Gascogne, la langoustine vit sur des fonds qui portent le nom de "Grande Vasière" en raison du substrat qui les constitue. C'est une bordure du plateau continental située entre les isobathes 50-150 mètres au Sud du 48ème parallèle.

TABLEAU 1 : températures de fond dans la région "Les Sables"
sur la "Grande Vasière" (profondeur 80 m).

ANNEE SAISONS	1967	1968	1969	1970
Hiver	10°7	10°	10°5	9°5
Printemps	11°	10°2	11°	10°8
Eté	11°6	10°5	11°5	11°5
Automne	13°	12°	12°	12°

Les données de température relatives à la "Grande Vasière" où le présent travail a été effectué sont dues à VINCENT et KURC (1969), VINCENT (1973) et concernent les années 1967, 1968, 1969, 1970. L'amplitude des variations de la température de fond n'est que de 1°5 à 2° au cours de l'année. Selon VINCENT et KURC (1967), il y aurait permanence d'une formation froide qui n'atteint jamais 12° même au cours de la saison la plus chaude et qui se situe dans l'axe du plateau continental sensiblement sur l'emplacement des "Vasières". Les températures de fond données dans le tableau 1 concernent la région dite "Les Sables" sur "la Grande Vasière". L'hiver, elles seraient de l'ordre de 9 à 10°. La température maximale est atteinte à l'automne et est de l'ordre de 12°.

Ce stock de *Nephrops norvegicus* est exploité par une flottille artisanale basée essentiellement au Guilvinec, à Lesconil, Concarneau et Lorient. La pêche se pratique au chalut. Le maillage minimal autorisé actuellement est de 42 mm. La taille minimale légale des individus débarqués est de 24 mm de longueur de céphalothorax. Le débarquement des femelles "grainées" est interdit par un arrêté datant de juillet 1967 ; cette réglementation est toutefois inappliquée. Dans le quartier du Guilvinec, la pêche se pratique de jour et ne peut avoir lieu en principe les samedi et dimanche (réglementation prise par les pêcheurs eux-mêmes). Le coefficient instantané de mortalité par pêche serait de 0,78 (CONAN et al., 1977). Nous avons réalisé régulièrement des pêches expérimentales à l'aide d'un chalut à crevettes possédant un maillage de 15 mm.

La "Grande Vasière" fait partie de la région de pêche VIIIa, selon l'appellation du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (C.I.E.M.).

CHAPITRE 2



UTILISATION DE CARACTERES SEXUELS SECONDAIRES
POUR LA DETERMINATION DE LA TAILLE A MATURETE SEXUELLE

Utilisation de caractères sexuels secondaires pour la détermination de la taille à maturité sexuelle.

2.1. INTRODUCTION

Selon TEISSIER (1960), le dimorphisme sexuel chez la plupart des crustacés n'apparaît qu'après une mue particulière appelée mue de prépuberté. La prépuberté ne peut être décelée que chez les mâles où elle se traduit par une rupture de pente dans les courbes de croissance relative des caractères sexuels secondaires biométriques. La "puberté" est accompagnée, en général, chez les mâles par une discontinuité, plus ou moins marquée, dans la courbe de croissance relative des caractères morphologiques liés au sexe. Une telle coupure, chez les femelles, n'est pas fréquemment rencontrée dans les courbes de croissance où l'on trouve seulement un changement de pente correspondant à une accélération ou à un ralentissement de la croissance relative. Une rupture de pente n'est qu'un simple point anguleux provoqué par un changement de pente tandis qu'une discontinuité se traduit par un décrochement dans le nuage de points. La discontinuité n'implique pas nécessairement un changement de pente.

Nous tenterons de déterminer la taille à maturité sexuelle chez *Nephrops norvegicus* à l'aide de caractères sexuels secondaires. Nous avons utilisé deux caractères biométriques - la largeur de l'abdomen chez les femelles, la longueur de la pince chez les mâles et chez les femelles - et un caractère qualitatif : la présence ou l'absence de soies ovigères chez les femelles.

Chez les crustacés décapodes, les oeufs, lors de l'incubation, sont fixés à la face ventrale de l'abdomen par les soies ovigères. Les femelles matures ont, pour cette raison, un abdomen proportionnellement plus large que les immatures et que les mâles (PERKINS et SKUD, 1966 ; FARMER, 1974 a ; STEIN et al., 1977). La largeur relative de l'abdomen est donc un caractère sexuel secondaire. La sélection naturelle favoriserait d'ailleurs une grande largeur de l'abdomen chez les femelles (STEIN et al., 1977). Organe de défense, la première paire de péréiopodes, chez *Nephrops norvegicus*, offre une différence sexuelle au niveau du propodite : les pinces sont proportionnellement plus grandes chez les mâles que chez les femelles. Les pinces jouent aussi un rôle dans les compétitions mâle-mâle pour les accouplements (FARMER, 1974 a). Ces interactions tournent à l'avantage des mâles qui ont les plus grandes pinces. Par conséquent, la contribution de ces mâles au stock de gènes étant proportionnellement plus importante, la sélection favorise la présence de grosses pinces chez les mâles.

2.2. MATERIEL ET METHODES

Les langoustines, *Nephrops norvegicus*, utilisées pour cette étude proviennent principalement de chalutages expérimentaux réalisés au cours de l'année 1978 sur le "Banc des Sables" dans la région du Sud-Bretagne. Les plus gros individus ont été obtenus à partir des captures commerciales.

- Les mesures ont été faites au pied à coulisse au 1/10^è de mm près.
- La longueur du céphalothorax, encore appelée longueur de carapace, a été choisie comme mesure de référence. On la définit comme étant la distance séparant la marge postérieure de l'orbite au milieu du bord postérieur du céphalothorax.

- La longueur des propodites de la première paire de péréiopodes (P1) a été mesurée sur le côté externe de la pince, du sommet à la jointure du carpus. Seuls les individus munis de 2 pinces ont été mesurés et la plus grande mesure des propodites gauche et droit a été retenue. Ce protocole avait pour but de limiter au maximum l'utilisation dans les calculs de la mesure du propodite d'un péréiopode régénéré et plus court que la normale.

- La largeur de l'abdomen est définie comme étant la distance séparant les pleurites. Cette mesure est prise au point le plus large du second segment abdominal. Elle est moins précise que les autres en raison de la légère flexibilité des pleurites.

- Les soies ovigères sont situées sur les pléopodes et sur les chaînes des sternites abdominaux des femelles. Il existe, déjà avant leur apparition, des soies. Elles peuvent être différenciées par leur taille : les soies ovigères sont les plus longues.

- Pour étudier la croissance relative des caractères biométriques précédents (y) par rapport à la longueur du céphalothorax (x), nous avons utilisé la relation d'allométrie $y = bx^a$ ou $\text{Log } y = a \text{ Log } x + \text{Log } b$ (TEISSIER, 1948). La transformation logarithmique a pour effet de linéariser la relation, de stabiliser les variances et de normaliser les variables. Les ajustements ont été réalisés par la méthode des moindres carrés (droite prédictrice de y en x) après transformation logarithmique de base e.

- Nous avons comparé les droites de régression prédictrice de y en x par la méthode de CONAN (CONAN, 1978). Elle consiste à tracer l'ellipse de confiance au seuil de 95 % pour la pente et l'ordonnée à l'origine de chacune des droites. Si les ellipses ne se recoupent pas, les droites sont significativement différentes. Ce test est moins rigoureux que celui de l'ANOVA (analyse de variances), un faible recouvrement des ellipses pouvant conduire à une différence significative dans un test par analyse de variances. Il a, cependant, l'avantage de visualiser le résultat et de ne pas exiger une homogénéité des variances résiduelles.

2.3. RESULTATS

Les résultats obtenus dans les études allométriques figurent dans les tableaux 2 et 3 situés en annexe.

23.1. Croissance relative de la largeur de l'abdomen chez les femelles.

L'allure de la courbe caractérisant la croissance relative de la largeur de l'abdomen est légèrement sigmoïde (fig. 6). Il apparaît une légère discontinuité, dans la courbe, à une abscisse de 2,5 correspondant à une longueur de céphalothorax (Lc) de 12 mm.

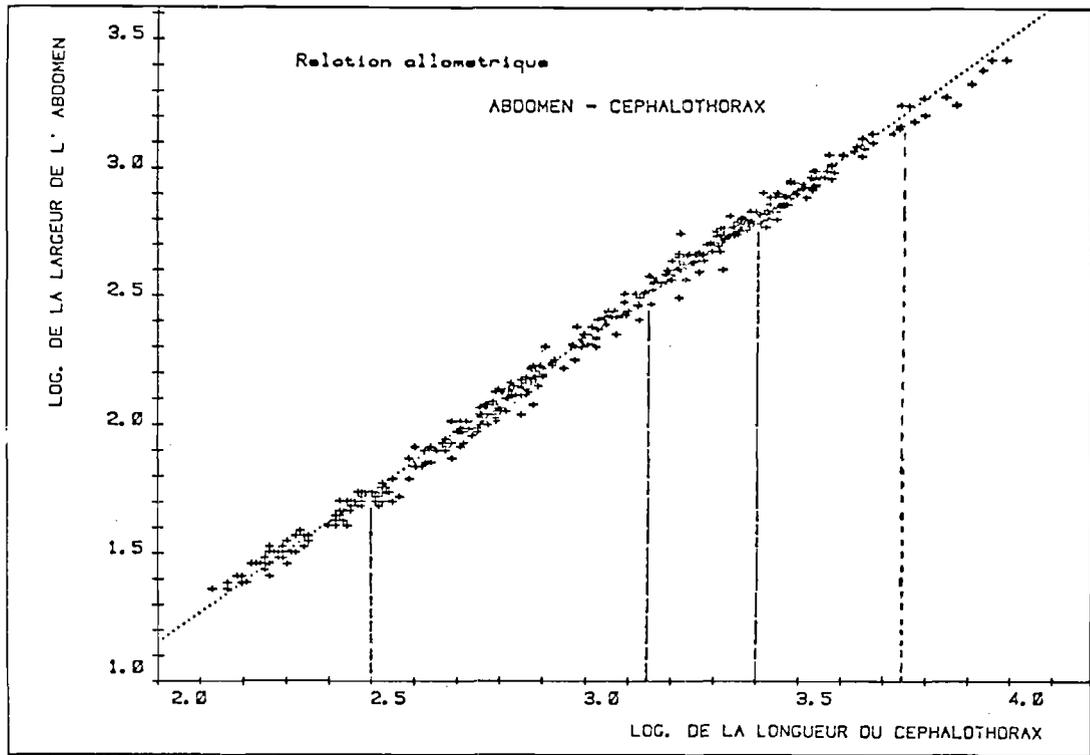


FIGURE 6 : Croissance relative de la largeur du deuxième segment abdominal en fonction de la longueur du céphalothorax chez la femelle de *Nephrops norvegicus*. Une droite de régression prédictive de y en x est ajustée globalement. Graphique en coordonnées logarithmiques de base e.

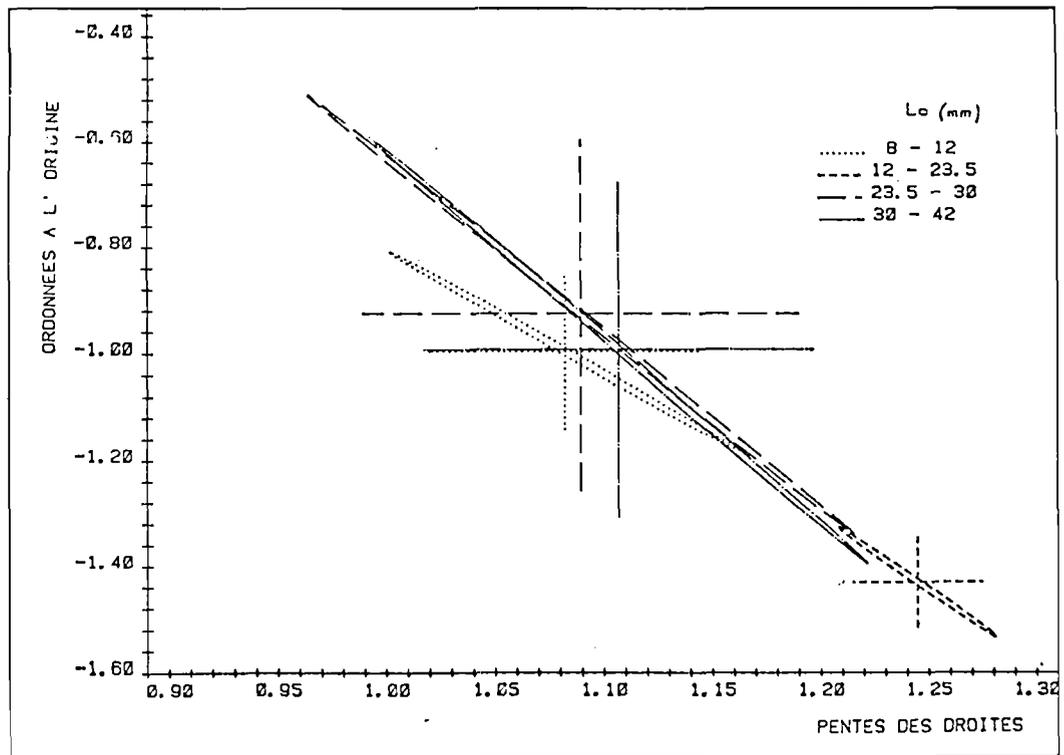


FIGURE 7 : Ellipses de confiance au seuil de 95% pour le pente et l'ordonnée à l'origine de la droite de régression prédictive de y en x pour la relation Log de la largeur de l'abdomen-Log de la longueur du céphalothorax chez la femelle de *Nephrops norvegicus* (L_c = longueur du céphalothorax en mm).

La visualisation du nuage de points dans un plan horizontal permet de distinguer 4 à 5 segments dans la gamme des tailles étudiées : premier segment de 8 à 12 mm, second segment de 12 à 23,5 mm, troisième segment de 23,5 à 30 mm, quatrième segment de 30 à 42 mm. Nous ne prenons pas en considération l'éventuel segment - 42 à 52 mm - car les points y sont trop peu nombreux. Les valeurs correspondantes en échelle logarithmique de base e sont indiquées ci-dessous :

Lc	8	12	23.5	30	42	52
Log Lc	2,08	2,38	3,15	3,40	2,74	3,95

La comparaison des relations allométriques de chacun de ces quatre segments montre que le segment 12-23,5 mm est significativement différent des trois autres (fig. 7). C'est en outre le segment qui a la plus forte pente et la plus faible ordonnée à l'origine. Le segment 8-12mm est aussi significativement différent du segment 23,5-30 mm. Les segments 23,5-30 et 30-42 ne se différencient pas de façon significative. On retiendra donc un premier segment de 8 à 12 mm. Un deuxième de 12 à 23,5 mm et un troisième de 23,5 à 42 mm. L'allométrie est la plus forte pour le deuxième segment dont la limite supérieure $L_c = 23,5$ mm a été déterminée approximativement. Nous aurions pu, par approches successives, rendre le résultat plus précis. Toutefois l'utilisation d'une échelle logarithmique a pour effet de ramener l'incertitude sur le résultat à des proportions acceptables. L'incertitude peut être estimée à ± 1 mm.

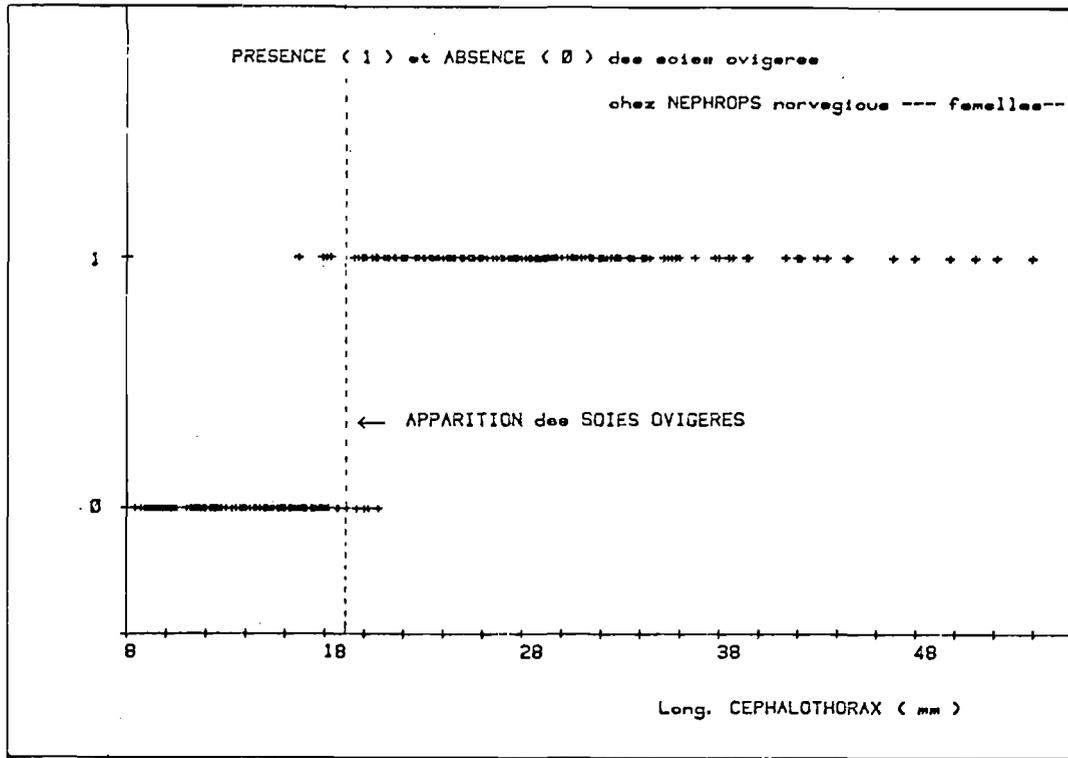


FIGURE 8 : Présence (1) et absence (0) des soies ovigères chez la femelle de *Nephrops norvegicus*.

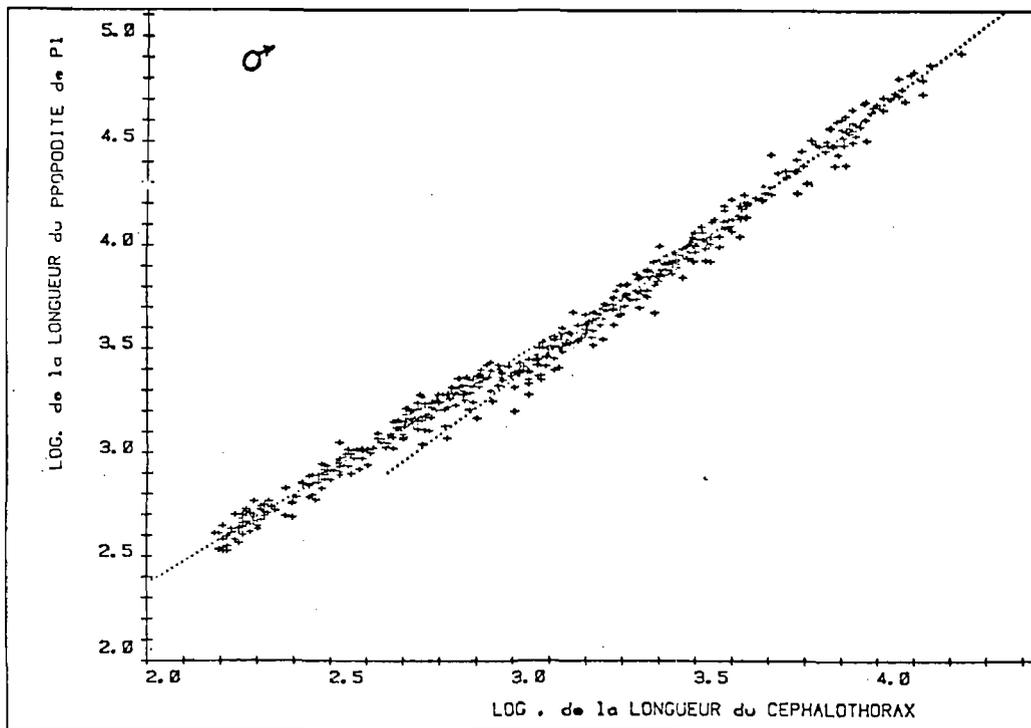


FIGURE 9 : Croissance relative de la longueur du propodite du premier péréiopode en fonction de la longueur du céphalothorax (L_C) chez le mâle de *Nephrops norvegicus*. Deux régressions prédictives de y en x sont ajustées : pour $L_C < 19$ mm et $L_C \geq 19$ mm. Graphique en coordonnées logarithmiques de base e .

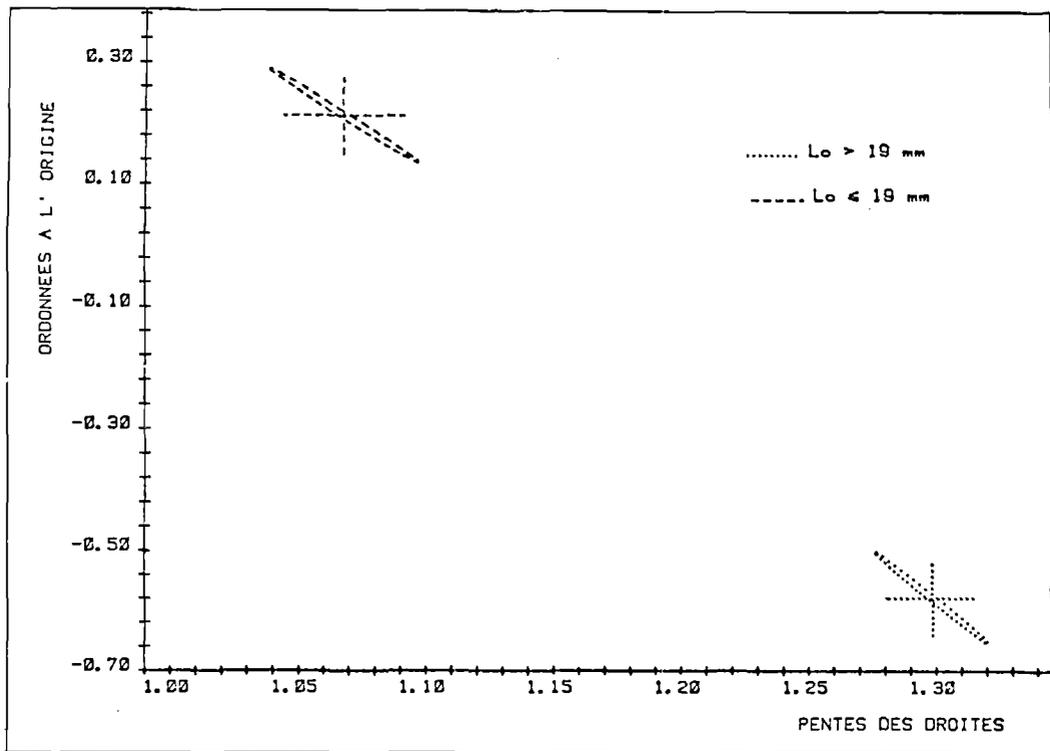


FIGURE 10 : Ellipses de confiance au seuil de 95% pour la pente et l'ordonnée à l'origine de la droite de régression prédictive de y en x pour la relation "Log de la longueur de propodite de P₁ - Log de la longueur du céphalothorax" chez le mâle de *Nephrops norvegicus* (L_c = longueur du céphalothorax en mm).

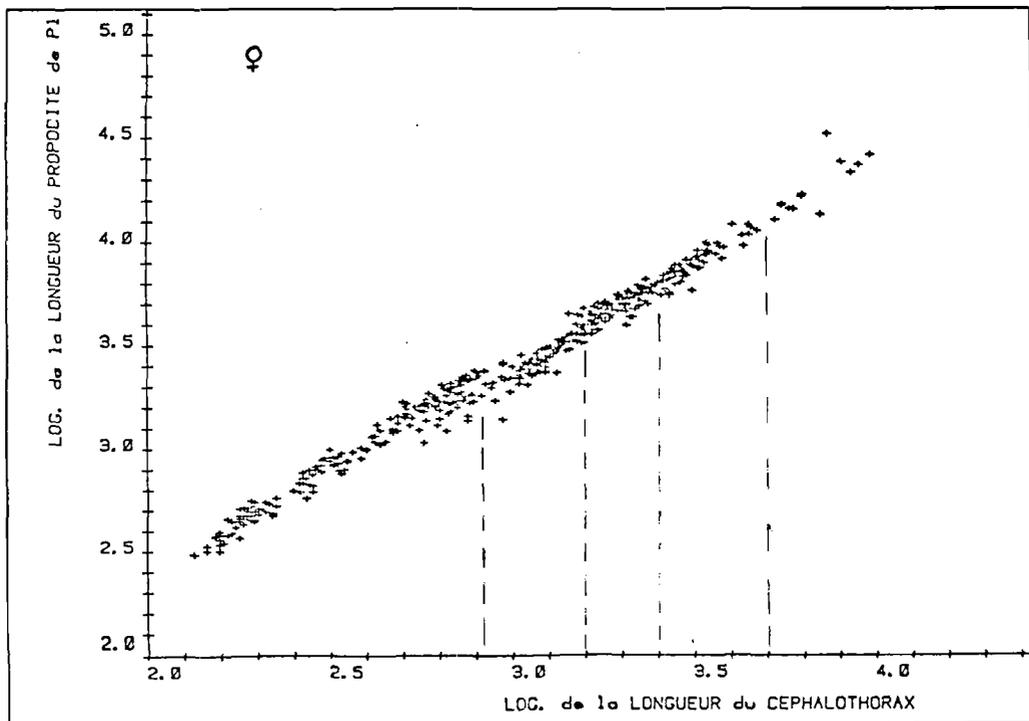


FIGURE 11 : Croissance relative de la longueur du propodite du premier péréiopode en fonction de la longueur du céphalothorax (L_c) chez la femelle de *Nephrops norvegicus*. Nous avons réalisé une transformation logarithmique de base e.

23.2. Apparition des soies ovigères chez les femelles

Les soies ovigères sont apparues en 1978 chez les femelles ayant une longueur de carapace de 19 - 19,5mm comme il apparaît dans la figure 8.

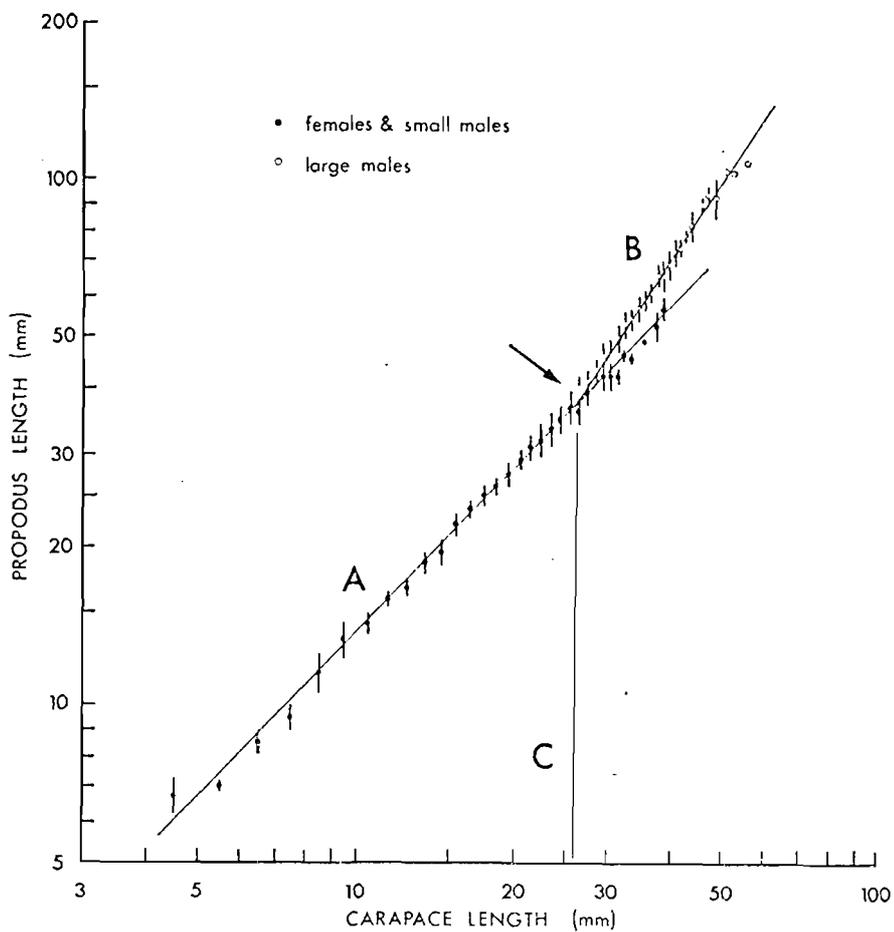
23.3. Longueur des propodites de la 1ère paire de péréiopodes (P1)

- Chez les mâles, la relation allométrique de la longueur du propodite de P1 présente une seule discontinuité pour une abscisse de 2,95 correspondant à une longueur de carapace de 19mm (fig. 9). Les ellipses de confiance pour les mâles < 19mm de longueur de carapace et pour ceux \geq 19mm sont totalement séparées et éloignées l'une et l'autre (fig. 10). Cette présentation graphique met en évidence le changement de niveau d'allométrie au voisinage de 19mm.

- Chez les femelles, cette relation d'allométrie présente aussi une discontinuité pour une longueur de céphalothorax de 19mm (fig. 11). Par contre, au-delà de cette taille, elle semble comprendre plusieurs phases d'allométrie dont les limites seraient approximativement 24,5 ; 30 et peut être 40,5mm de longueur de céphalothorax. A ces valeurs correspondent sur la figure 11 respectivement les abscisses 3,2 ; 3,4 ; 3,7.

2.4. DISCUSSION

A l'issue de son étude sur la croissance relative du propodite de la première paire de péréiopodes, FARMER (1974 b) a supposé que l'apparition de la maturité sexuelle, chez les mâles, se produisait à une longueur de carapace de 26mm. Mais il a déduit cette taille critique par comparaison avec la relation obtenue chez les femelles (figure 12 a). En procédant de même,



Nephrops norvegicus. Propodus length (first pair of pereiopods) plotted against carapace length. Vertical lines indicate standard deviations for 1.0 mm size groups, partially omitted for the sake of clarity where overlap between male and female data occurs. Arrow marks break in the relationship, at which point data are divided into two size groups A and B. Line C indicates attainment of sexual maturity in males.

FIGURE 12a : Graphique en coordonnées arithmétiques
extrait de FARMER (1974 b).

nous aurions conclu que la maturité sexuelle apparaissait à une longueur de carapace de 27mm, (figure 12 b). Ces valeurs pourraient aussi bien représenter la taille d'apparition de la maturité sexuelle chez les femelles. FARMER (1974 b) a, quant-à lui, supposé qu'elles correspondaient à l'apparition de la maturité sexuelle des mâles. Il avait cependant trouvé des spermatozoïdes dans les tubules des testicules chez les mâles ayant un céphalothorax de 18mm, mais de tels animaux n'avaient pas toujours de spermatophores dans les canaux déférents (FARMER, 1974 c). Il en conclut que des animaux ayant une longueur de carapace inférieure à 26 mm, tout en possédant des spermatozoïdes mûrs, ne pouvaient pas copuler. Cette interprétation était sans doute due aux résultats de son étude biométrique de la croissance relative du propodite de P1 qui laissaient supposer que les mâles atteignaient la maturité sexuelle à une taille de 26mm.

Il paraît plus logique d'étudier, pour chacun des sexes, l'évolution d'un caractère sexuel biométrique plutôt que son apparition. Nous pensons donc que la taille à première maturité est de 19mm en longueur de céphalothorax pour les mâles.

FARMER (1974 b) a mis en évidence une différence significative entre mâles et femelles pour la relation "longueur de céphalothorax - largeur du second segment abdominal" pour des individus ayant une longueur de céphalothorax > 16mm. Il s'est contenté d'ajuster une seule régression pour les femelles de taille supérieure à 16mm, concluant que la rupture de pente à 16mm se produisait avant que la maturité sexuelle soit atteinte. Selon HARTNOLL (1974) c'est durant la phase de prépuberté que la croissance relative de l'abdomen des Brachyours offre l'allométrie la plus forte. S'il en est de même chez *Nephrops norvegicus* (Reptantia), la longueur de céphalothorax à première maturité pour les langoustines femelles aurait été de 23,5mm pour l'année 1978.

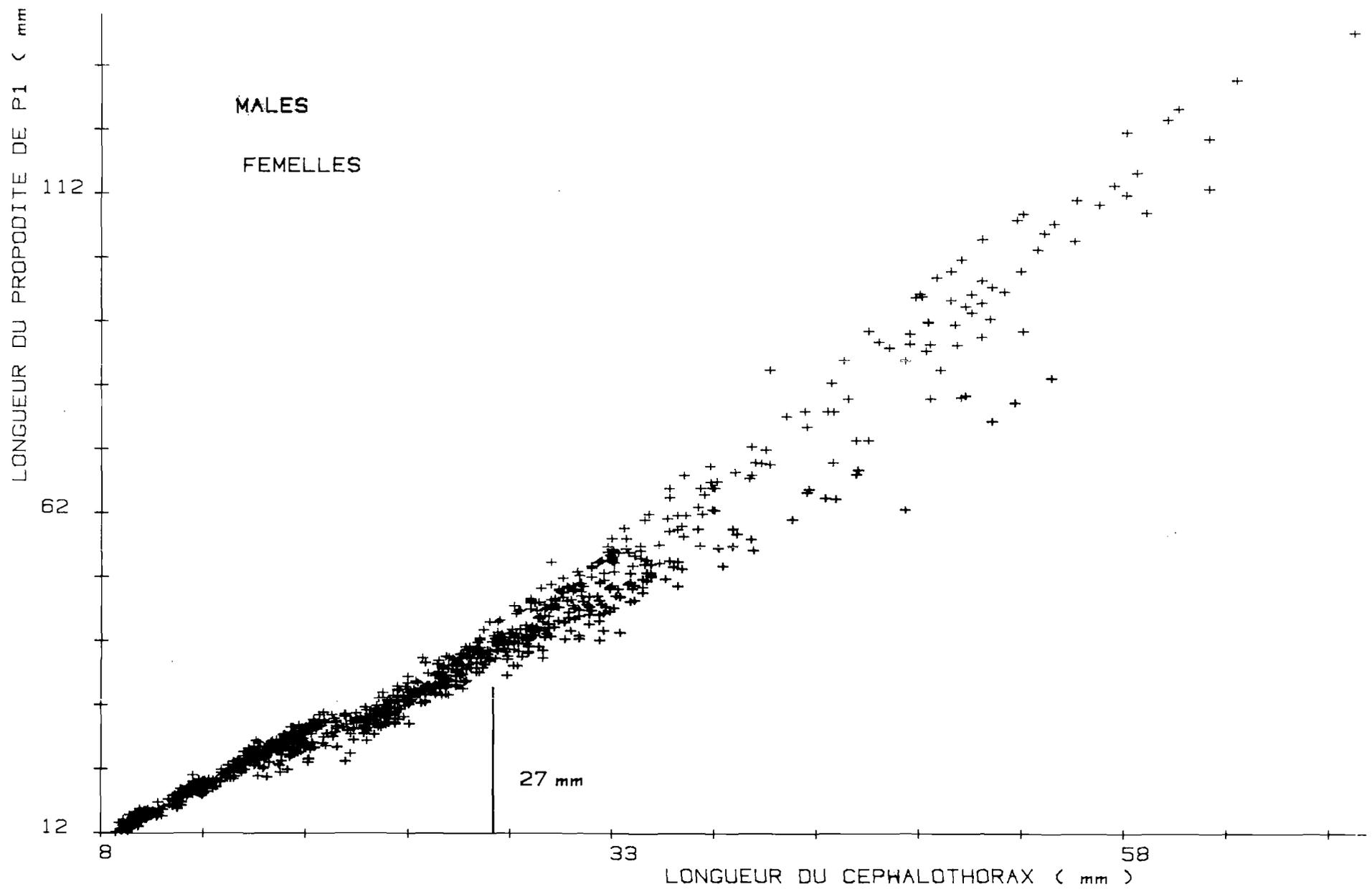


FIGURE 12a - Longueur du propodite de P1 (mm) en fonction de la longueur du céphalothorax (mm) chez les mâles (en bleu) et chez les femelles (en rouge) :

les relations se différencient à partir d'une longueur de céphalothorax de 27 mm.

Travaillant sur le stock de l'Ile de Man, FARMER (1974 a) a trouvé que les soies ovigères apparaissaient à une longueur de céphalothorax comprise entre 18 et 19mm. Cette taille critique est légèrement inférieure à celle que nous avons trouvée pour le Golfe de Gascogne (19-19,5mm).

Il semble que la largeur relative de l'abdomen soit le meilleur des critères sexuels secondaires étudiés pour reconnaître la maturité sexuelle chez les femelles. Les soies ovigères seraient présentes bien avant la première maturité. Les mâles atteindraient leur maturité sexuelle à 19mm de longueur de céphalothorax au cours de la période de mue qui verrait l'apparition des soies ovigères chez les femelles. Chez ces dernières la maturité sexuelle ne se produirait que plus tard, à une longueur de carapace de 23,5mm environ. SILBERBAUER (1971), travaillant sur *Jasus lalandii* (Palinuridae), a aussi trouvé que la taille de première maturité des mâles était inférieure à celle des femelles.

Lorsqu'on étudie la maturité sexuelle, il convient de distinguer la taille minimale à première maturité (encore appelée taille minimale à maturité) de la taille moyenne à première maturité (appelée aussi la taille minimale moyenne à maturité). Cette dernière désigne la taille à laquelle 50 % des individus atteignent la maturité. La taille à maturité sexuelle utilisée dans le présent chapitre est, en fait, la taille moyenne à première maturité.

2.5. CONCLUSION

Dans le Golfe de Gascogne, les langoustines mâles atteindraient la maturité sexuelle à une longueur de céphalothorax de 19mm selon la croissance relative du propodite de la première paire de péréiopodes. Au même moment, les soies ovigères apparaîtraient chez les femelles, qui n'atteindraient leur

première maturité que bien plus tard, à une longueur de céphalothorax de 23,5mm. Cette taille a été déduite selon l'étude de la largeur relative de l'abdomen.

CHAPITRE 3

=====

UTILISATION DE CRITERES FONCTIONNELS

(PRESENCE DE SPERMATOPHORE, MATURATION DES OVAIRES)

POUR LA DETERMINATION DE LA TAILLE ET DE L'AGE

A MATURETE SEXUELLE DES FEMELLES

Utilisation de critères fonctionnels (présence de spermatophore, maturation des ovaires) pour la détermination de la taille et de l'âge à maturité sexuelle des femelles.

3.1. INTRODUCTION

Chez les crustacés, il est très difficile d'attribuer un âge aux individus autrement que par référence à la taille. Pour cette raison, la plupart des auteurs se réfèrent le plus souvent à la taille plutôt qu'à l'âge pour repérer l'apparition de la maturité sexuelle. En plus des critères morphologiques étudiés dans le chapitre 2, il existe plusieurs critères fonctionnels pour la détermination de l'apparition de la maturité sexuelle des femelles de *Nephrops norvegicus*. FIGUEIREDO et THOMAS (1967) utilisent comme critère la condition ovigère. THOMAS (1964) utilise la présence de spermatophore dans le thelycum. Enfin FONTAINE et WARLUZEL (1969), HILLIS (1976) se réfèrent à l'état de développement des gonades. Dans ce dernier cas, il conviendrait plutôt d'utiliser l'expression "taille à première maturation" que celle de "taille à première maturité". Ces deux tailles peuvent être identiques si les prélèvements sont effectués après la mue. Celle-ci a lieu au printemps, au cours de la maturation des ovaires.

A l'aide de deux critères fonctionnels - la présence de spermatophore et le développement ovarien - nous nous efforcerons d'identifier une taille moyenne et un âge à première maturité pour les femelles de *Nephrops norvegicus* dans le Golfe de Gascogne. Certains aspects utiles pour les études de gestion du stock seront abordés : détermination du pourcentage de femelles matures en fonction de la taille et effets de la pêche sur le pourcentage de femelles fécondées.

3.2. MATERIEL ET METHODES (1)

Les langoustines femelles proviennent de chalutages expérimentaux réalisés, une fois par mois, de juillet 1976 à octobre 1978, sur le "Banc des Sables" dans la région Sud-Bretagne du Golfe de Gascogne.

La longueur du céphalothorax est mesurée au pied à coulisse avec une précision de 0,1 mm.

La présence de spermatophore est aisément reconnaissable sans moyens optiques spéciaux, après incision du thelycum.

Pour avoir accès aux ovaires, une incision est faite dorsalement dans le céphalothorax. En écartant l'hépatopancréas on peut, alors, apercevoir les ovaires. Le stade de maturation des ovaires est déterminé à l'oeil nu. Nous utilisons l'échelle de développement des ovaires que FARMER (1974 c) a mis au point en se fondant sur un examen macroscopique. Cette échelle fait appel à la morphologie et à la couleur des gonades ainsi qu'à la taille des ovocytes (tableau 4).

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

Cette étude est réalisée pour les mois de juin 1977 et juin 1978. Nous choisissons ces mois parce qu'ils se situent après la mue de printemps, moment de copulation, et avant la ponte, c'est à dire à une époque où toutes les femelles sont capturables. En effet, lors de l'incubation, les femelles, qui ont tendance à demeurer dans les terriers, disparaissent des captures⁽²⁾.

(1) - Nous donnerons à chaque fois le maximum de précision.

(2) - Voir les références dans le chapitre 1 (GENERALITES) : § 1.3.

TABLEAU 4 : stades de maturation des ovaires selon FARMER (1974)

Stade	Diamètre moyen des ovocytes (mm)	Couleur des ovaires		Autres caractéristiques
		Frais	Fixés	
1	0,19	blanc	rouge vio- lacé	- ovaires filiformes, bien séparés
2	0,37	crème	blanc crème	- ovaires plus gonflés avec des ailes peu développées - ovocytes déjà visibles, - absence de vitellogénèse
3	0,63	vert pâle	rose ou orange clair	- ovaires ayant des ailes latérales développées - ovocytes bien visibles - vitellogénèse
4	0,93	vert sombre	orange brun	- ovaires bien gonflés, occupant toute la cavité céphalothoracique
5	0,19	blanc	blanc	- ovaires en cours de ré- trécissement
	et 0,93	et tacheté de vert	et tacheté de rose	

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

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

avec N = effectif,

t = valeur du t de student.

Les distributions de fréquences de taille des femelles sont scindées en composantes gaussiennes par la technique d'HASSELBLAD (1966) programmée par TOMLINSON (1970). Ce découpage a été réalisé par CONAN (1978) pour l'année 1977. Nous avons poursuivi ce travail pour l'année 1978. A l'aide de la moyenne, de l'écart type propre à chaque classe d'âge et des proportions de chacune des classes dans la population, on arrive à reconstituer, pour chaque taille, les fréquences théoriques de chacune des classes d'âge. Le pourcentage d'individus ayant un âge donné peut alors être calculé dans chacune des classes de taille.

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

$$\text{Log} \left(\frac{y}{1-y} \right) = ax + b$$

avec Log = logarithme népérien.

3.3. RESULTATS

Les effectifs des échantillons utilisés dans cette étude figurent dans le tableau 5.

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

TABLEAU 5 : effectifs et pourcentages par classe de taille de 1 mm pour les mois de Juin 1977 et Juin 1978 de :
- présence de spermatophore
- ovaires en cours de développement (stades 2, 3, 4)
- capacité de reproduction (ovaires en cours de développement + présence de spermatophore).

33.1. Taille à maturité

a) Présence de spermatophore chez les femelles

Les plus petites femelles portant un spermatophore mesuraient 18,5 mm ; elles ont été observées à plusieurs reprises dans les échantillons (juin, novembre 1977 ; avril, août 1978).

Dans le tableau 5, les taux de présence de spermatophore, observés pour chacune des classes de taille de 1 mm, sont présentés pour les tailles supérieures à 18,5 mm. Les courbes représentant le taux de présence de spermatophore en fonction de la taille des individus ont une allure sigmoïde (fig. 13 et 15).

Les tailles au point 50 % (L 50) déduites de ces courbes sont portées dans le tableau 6.

b) Développement des ovaires

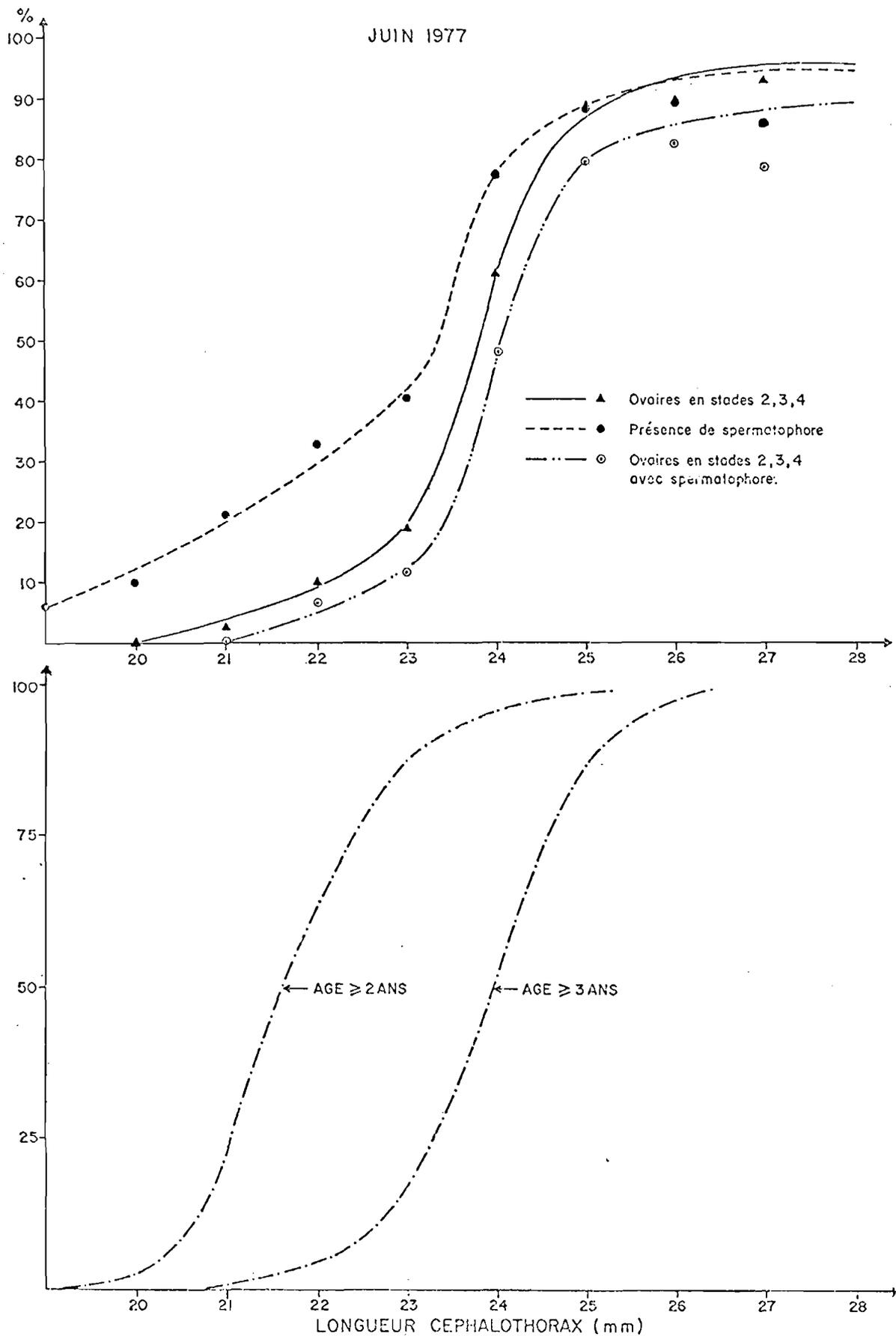
Les résultats sont présentés dans le tableau 5. Les courbes représentant le pourcentage de femelles ayant des ovaires en cours de maturation en fonction de la longueur du céphalothorax ont également une allure sigmoïde (fig. 13 et 15). Les intervalles de confiance des pourcentages sont portés sur la figure 18.

Les tailles L 50 de maturité des ovaires figurent dans le tableau 6.

c) Capacité de reproduction

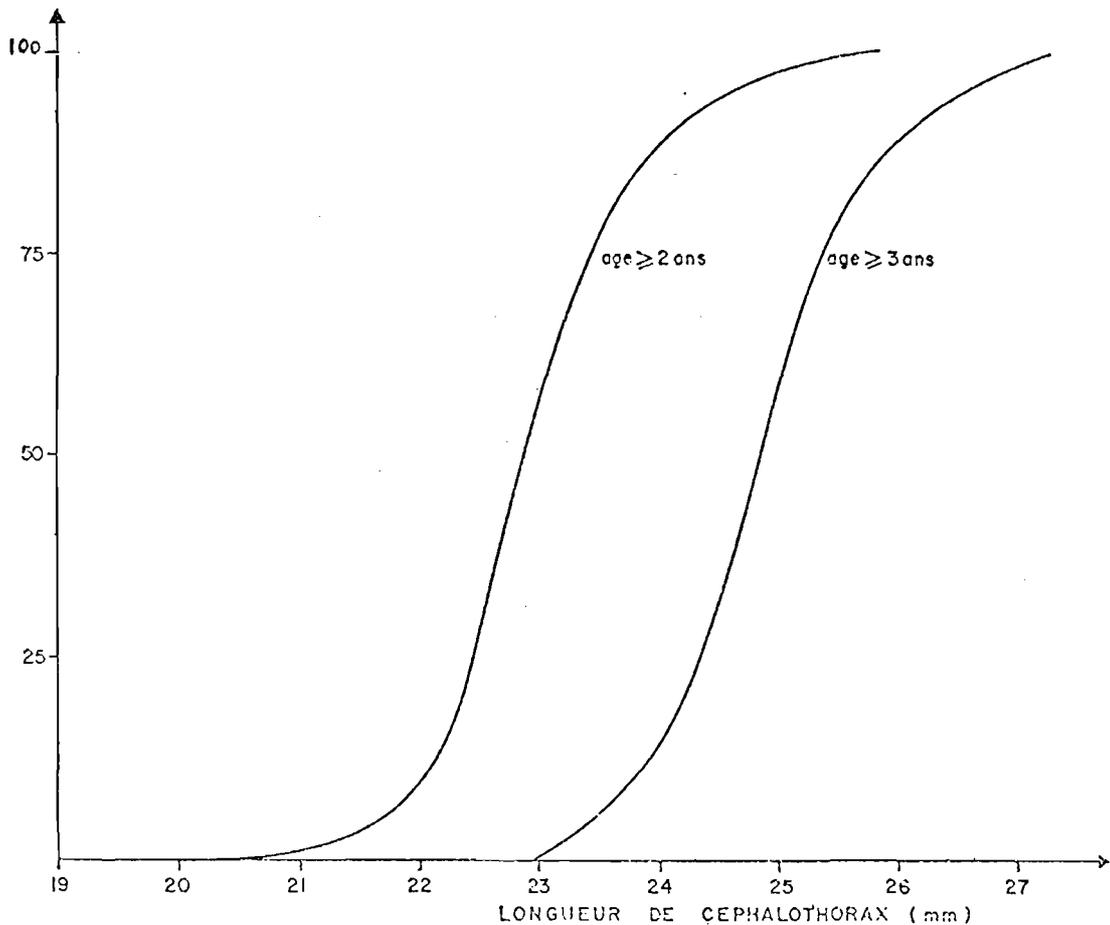
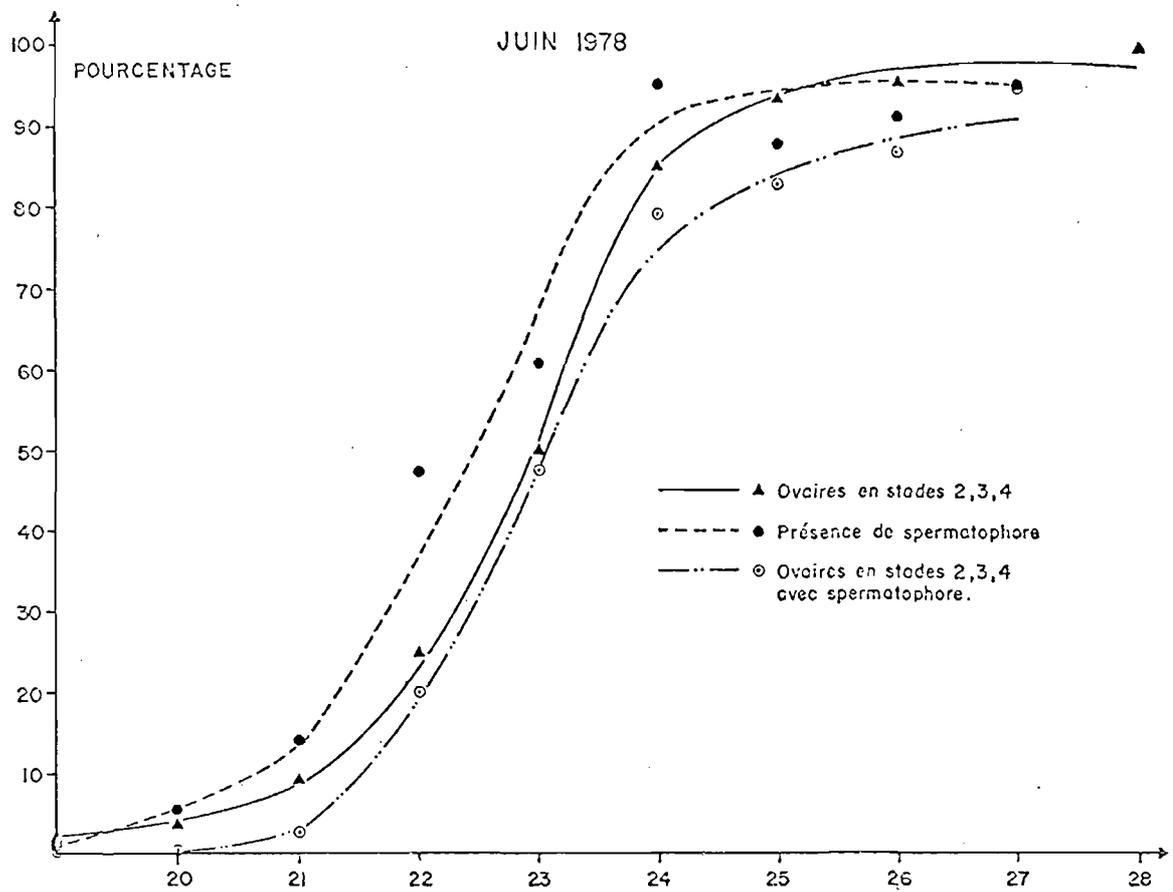
Une femelle est apte à se reproduire si elle possède, à la fois, un spermatophore et des ovaires en cours de développement. FONTAINE et WARLUZEL (1969) appréciaient la capacité de reproduction des femelles au vu des ovaires seulement, ce qui nous semble insuffisant.

Les % de femelles capables de reproduction en fonction de la taille figurent dans le tableau 5. Les courbes correspondantes sont portées sur les figures 13 et 15. Les tailles L 50 sont données dans le tableau 6.



FIGURES 13 et 14 : MOIS DE JUIN 1977

- Courbes de maturité (FIGURE 13) en utilisant trois critères différents mentionnés sur le graphique. Les pourcentages de femelles matures figurent en ordonnée et la longueur du céphalothorax (mm) en abscisse.
- Courbes exprimant par classe de taille les pourcentages de femelles d'âge ≥ 2 ans et de femelles d'âge ≥ 3 ans (FIGURE 14).



FIGURES 15 et 16 : MOIS DE JUIN 1978

- Courbes de maturité des femelles en utilisant les trois critères mentionnés sur le graphique (FIGURE 15). Les pourcentages de femelles matures figurent en ordonnée et la longueur du céphalothorax (mm) en abscisse.
- Courbes exprimant par classe de taille les pourcentages de femelles d'âge \geq 2 ans et de femelles d'âge \geq 3 ans (FIGURE 16).

TABLEAU 6 : longueur de céphalothorax (L 50) au point 50 % de femelles matures pour 1977 et 1978 selon différents critères de maturité.

ANNEE	MOIS	PRESENCE DE SPERMATOPHORE	DEVELOPPEMENT DES OVAIRES	CAPACITE DE REPRODUCTION
1977	JUIN	23 - 23,5	23,5 - 24	24
1978	JUIN	22 - 22,5	23	23

d) Interprétation

La courbe de présence de spermatophore, bien que présentant une allure sigmoïde, se distingue de la courbe de maturité des ovaires. La première se situe au-dessus de la seconde dans les faibles tailles tandis que pour les grandes tailles elle est généralement au-dessous. Pour le mois de juin 1978, qui est susceptible de mieux représenter les phénomènes de l'année, les trois courbes sont assez proches les unes des autres. Par contre, pour le mois de juin 1977, la courbe de présence de spermatophore se distingue des deux autres courbes dans les faibles tailles.

Les courbes de capacité de reproduction sont légèrement décalées par rapport aux courbes de maturité des ovaires. Il existe des femelles de grande taille qui possèdent des ovaires en cours de maturation sans porter de spermatophore. De même, il peut arriver que des femelles de petite taille détiennent un spermatophore sans posséder d'ovaires en cours de maturation.

33.2. Age à maturité

Les courbes exprimant le pourcentage d'individus ayant un âge ≥ 2 ans et un âge ≥ 3 ans, pour les mois de juin 1977 et juin 1978, sont respectivement représentées sur les figures 14, 16. L'allure de ces courbes est, également, sigmoïde.

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

Les distributions de fréquences de taille des femelles (fig. 17) montrent que les individus ayant atteint la maturité sexuelle en 1977 sont, en fait, à leur deuxième maturation.

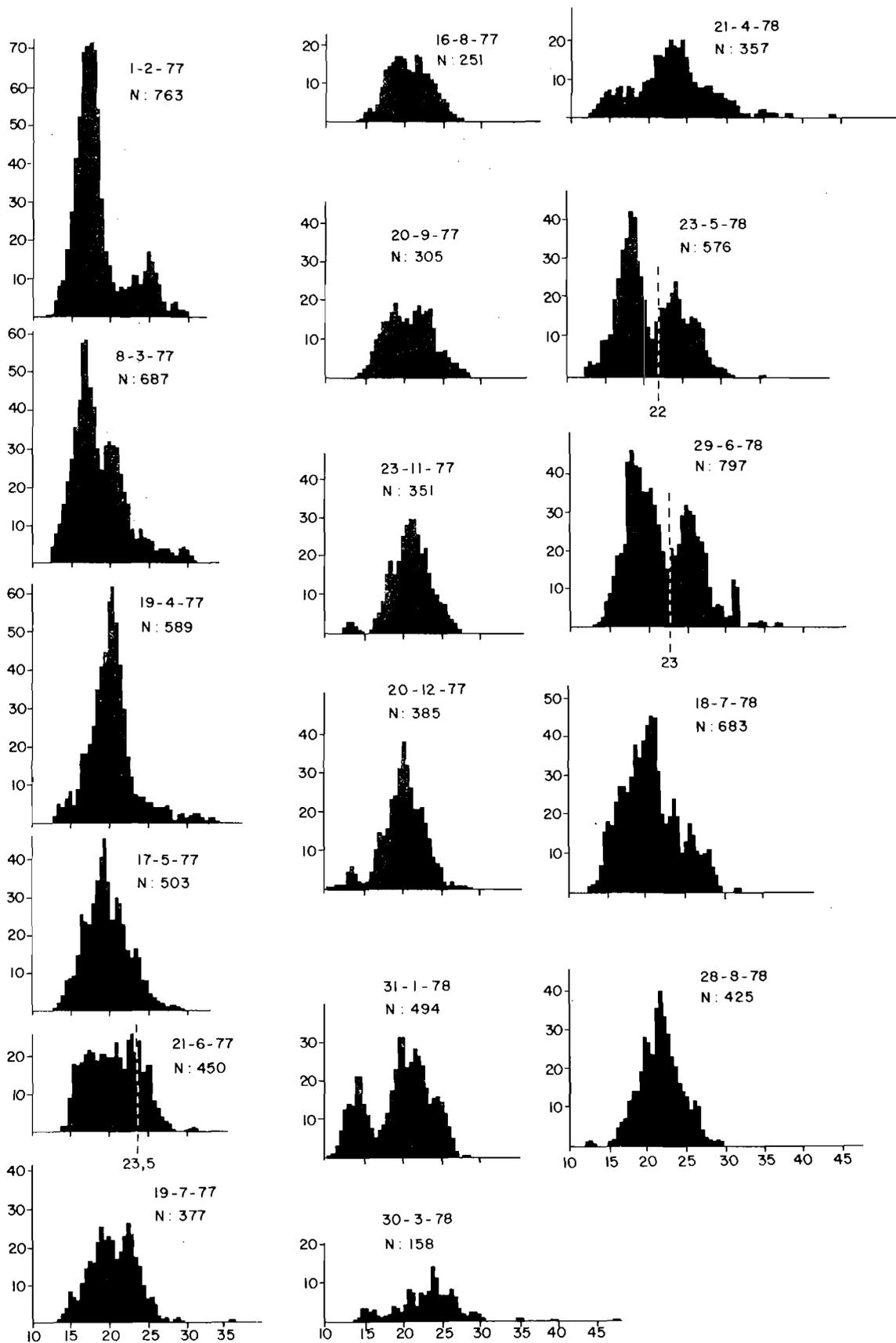


FIGURE 17 : Distributions de fréquences de taille des femelles de *Nephrops norvegicus* obtenus lors d'échantillonnages dans le golfe de Gascogne de janvier 1977 à août 1978. La taille moyenne à maturité sexuelle figure pour les mois de juin 1977, mai et juin 1978.

Ceci ressort d'une comparaison des histogrammes de février 1977 et de juin 1977, en tenant compte de l'existence d'une mue qui se serait produite entre temps. CONAN (1978) a établi, pour les femelles adultes, une relation exprimant la taille de post-mue en fonction de la taille de pré-mue. A une longueur de carapace de post-mue de 23,5 mm (point L50 de femelles matures en juin 1977) correspondrait une taille de prémue de 21,5 mm. Ceci nous permet d'affirmer que les individus sexuellement matures en juin 1977 ne se retrouvent pas en si grande proportion dans l'histogramme de février 1977, même pour les tailles proches de la L50, car leur condition ovigère ne les avait pas rendus capturables. Par contre, en 1978, nous pouvons, à travers les histogrammes, suivre l'évolution de la cohorte jusqu'à la maturité sexuelle. Nous pouvons donc penser qu'il s'agit bien là d'une première maturation.

33.3. Gestion du stock

a) Détermination de la courbe de maturité sexuelle (ovaires)

Il est utile de déterminer la courbe de maturité sexuelle car il existe des modèles pour la gestion des stocks qui font intervenir la taille à première maturité afin de calculer la fécondité par recrue. Une telle courbe s'avère nécessaire aussi pour le calcul de la biomasse du stock parental afin d'établir la relation Stock-Recrutement. Les courbes de maturité que nous avons obtenues pour 1977 et 1978, à partir des ovaires, s'étaient entre les longueurs 20 et 27 mm. L'utilisation d'une taille moyenne à première maturité dans les modèles de gestion conduirait à une perte de précision et vraisemblablement à un biais dans les résultats.

Nous avons établi une courbe moyenne de maturité à partir des courbes obtenues pour 1977 et 1978. Les points obtenus en 1977 et en 1978 ont été ajustés globalement à un modèle logistique, c'est à dire qu'à chaque

classe de taille correspondent 2 points observés l'un pour 1977, l'autre pour 1978. Nous n'avons donc pas recalculé des pourcentages de femelles matures qui prennent en compte la somme des effectifs des deux années de sorte que pour chaque classe de taille on n'ait plus qu'une seule observation. Le pourcentage (m) de femelles matures peut se calculer en fonction de la longueur de céphalothorax (L.) par la relation ainsi obtenue :

$$m = \frac{1}{1 + e^{- (1,01 L - 23,75)}}$$

b) Courbe de sélectivité

La courbe de sélectivité pour le maillage de 42mm a été déterminée par interpolation à partir des données obtenues par CHARUAU* pour des maillasses de 38mm et de 44,2mm. Cette courbe n'a pu être établie qu'avec des langoustines de taille supérieure à 19mm de céphalothorax. Pour les tailles inférieures à 19mm, il a été nécessaire de procéder à une extrapolation. La courbe de sélectivité ainsi obtenue est représentée par la fonction logistique :

$$P = \frac{1}{1 + e^{- (0,49 L - 10,64)}}$$

où P est la proportion d'individus retenus pour une longueur de céphalothorax (L en mm).

* - Nous remercions Anatole CHARUAU (ISTPM LORIENT) pour nous avoir communiqué ses données.

La courbe de sélectivité et les courbes de maturité (ovaires) sont présentées figure 18. Il apparait que des femelles peuvent être capturées avant même d'atteindre leur première maturité. Ainsi à une longueur de céphalothorax de 20mm, où toutes les femelles sont immatures, 30 % de celles qui pénètrent dans le chalut (maille 42mm) s'y trouvent retenues.

c) Effets de la pêche sur le taux de femelles fécondées

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

- Le taux de croissance des mâles est plus élevé que celui des femelles (CONAN, 1975). De ce fait, à un même âge et à mortalité naturelle égale, les mâles sont davantage exploités que les femelles.
- Lorsqu'elles sont grainées, les femelles disparaissent presque totalement des captures (FIGUEIREDO et THOMAS, 1967 ; RICE et CHAPMAN, 1971 ; CONAN, 1978). Cette disparition durerait 6 mois environ. De ce fait, dès qu'elles ont atteint la maturité sexuelle les femelles sont soumises à un taux annuel de mortalité par pêche deux fois plus faible que celui des mâles. Il devrait donc en résulter un déséquilibre dans le sex ratio en défaveur des mâles matures. Toutefois, ceci ne semble avoir que très peu d'incidences sur le pourcentage de femelles fécondées. En effet, la courbe de capacité de reproduction est très proche de la courbe de maturité des ovaires (fig. 13, 15). Dans les limites de tailles étudiées, il n'y aurait que 10 % environ des femelles matures qui ne seraient pas fécondées (absence de spermatophore) et qui ne contribueraient donc pas à la reproduction du stock.

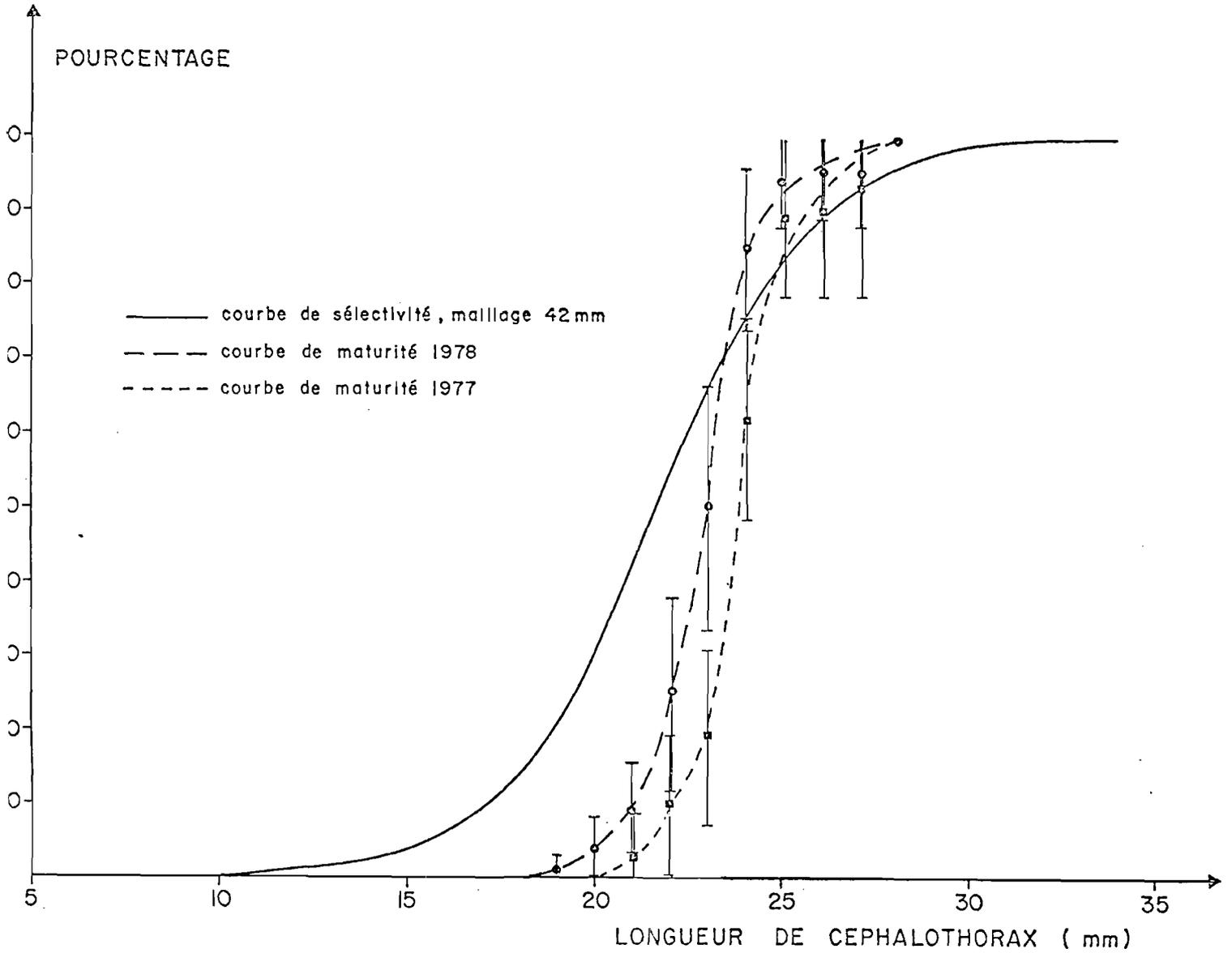


FIGURE 18 : COURBE DE SELECTIVITE ET COURBES DE MATURITE

Les courbes de maturité sont celles obtenues par l'état de développement des ovaires pour les années 1977 et 1978. Les intervalles de confiance sont portés sur le graphique.

3.4. DISCUSSION

34.1. Choix du critère de maturité

L'utilisation d'une taille minimale à première maturité ne présente que peu d'intérêt car le résultat dépend de la taille de l'échantillon. De plus, dans le cas où la maturité est une fonction de l'âge, la taille minimale à première maturité dépend alors de l'écart-type de la distribution des fréquences de taille des classes d'âge. Cet écart-type est sujet à variation d'une année à l'autre selon les travaux de CONAN (1978). Il est donc préférable d'utiliser une taille moyenne à première maturité. Mais quel critère de maturité utiliser ?

La condition ovigère, utilisée par certains auteurs, ne nous paraît pas être un critère intéressant. En effet, les femelles lorsqu'elles sont "grainées" deviennent moins capturables à cause de leur comportement fouisseur (FARMER, 1975). De plus, la période de ponte est étalée sur plusieurs mois. La présence de spermatophore serait un critère insuffisant car bon nombre de femelles nous sont apparues aptes à copuler bien avant de posséder des ovaires en cours de maturation. Les critères de maturité les plus corrects seraient le développement des ovaires et la capacité de reproduction. C'est ce dernier critère qu'il conviendrait d'utiliser dans le cadre d'études de gestion du stock. Mais on peut se servir de la courbe de maturité des ovaires en la pondérant par la proportion de femelles matures possédant un spermatophore (soit dans le cas présent 90 %).

34.2. Comparaison avec les résultats antérieurs

Selon FARMER (1974), toutes les femelles matures portaient un spermatophore dans les eaux proches de l'Ile de Man. Dans les eaux écossaises,

THOMAS (1964) a trouvé que près de 100 % de femelles matures avaient un spermatophore.

Le pourcentage de 90 % que nous trouvons apparaît légèrement inférieur à celui obtenu par ces auteurs sur d'autres stocks. Cette légère variation pourrait résulter de différences dans l'intensité de pêche et dans la réglementation du maillage (maillage de 42mm dans le golfe de Gascogne, maillage de 50mm dans les eaux de la Mer Celtique) qui provoqueraient un déséquilibre dans le sex-ratio en défaveur des mâles. Les conditions actuelles d'exploitation du stock dans le golfe de Gascogne ne provoqueraient qu'une très légère diminution du pourcentage de femelles fécondées et ne limiteraient donc, directement et de façon sensible, la reproduction du stock que par la quantité de femelles pêchées. Il apparaît vraisemblable donc qu'un mâle puisse féconder plusieurs femelles au cours d'une période de mue.

FONTAINE et WARLUZEL (1969) ont trouvé que 50 % des femelles portaient un spermatophore à une longueur de céphalothorax de 22-23 mm en 1965-1967, dans le golfe de Gascogne. Ces mêmes auteurs ont déduit, d'une étude gonadique, que 50 % des femelles étaient en état de pondre à une longueur de 24-25mm, taille supérieure à celle que nous obtenons. Dans les eaux écossaises, 50 % des femelles possèdent un spermatophore à une longueur de céphalothorax de 23mm selon THOMAS (1964). HILLIS (1976), en Irlande, a déduit, d'une étude ovarienne, une taille à maturité sexuelle (24-26mm) largement supérieure à celle que nous obtenons dans cette étude. La maturité selon cet auteur, se produirait à l'âge de 3 ans, ce qui concorde avec le résultat que nous trouvons pour l'année 1977 dans le golfe de Gascogne.

34.3. Gestion du stock

Que des langoustines soient pêchées bien avant la maturité sexuelle peut apparaître gênant pour le renouvellement du stock. Il est préférable de laisser toutes les femelles se reproduire une fois dans leur vie. Mais les courbes de sélectivité pour la langoustine ont une pente faible (CHARUAU, 1978) qui, de plus, diminue avec la taille de la maille (de VERDELHAN dans ANON., 1978). On continuera donc à pêcher des langoustines immatures même si on augmente le maillage. Une augmentation du maillage permet seulement de diminuer la proportion retenue par l'engin de pêche chez les individus immatures, ce qui, malgré tout, peut contribuer à augmenter le stock de larves à l'éclosion. Une étude de la densité des populations sur les fonds du golfe de Gascogne s'avère nécessaire pour juger de l'utilité d'une augmentation du maillage à des fins reproductrices. La densité qui est un facteur limitant pour une telle population benthique vivant dans des terriers est régulée par des phénomènes naturels : une augmentation de la densité conduit vraisemblablement à une modification de certains paramètres biologiques de la population tels que le taux de croissance. Ce dernier diminuerait avec des densités plus fortes (CHAPMAN et RICE, 1971), et à un taux de croissance plus faible doit probablement s'ajouter une diminution de la fécondité.

34.4. Allure des courbes de maturité

Les courbes de maturité que nous obtenons présentent une allure sigmoïde. STEELE et STEELE (1969), WENNER et al. (1974), CHITTLEBOROUGH (1976) ont aussi trouvé chez des crustacés des courbes de maturité offrant une telle allure. WENNER et al. (1974) ont assimilé ces courbes à des courbes normales cumulées, en vertu du théorème de la limite centrale : la taille à maturité sexuelle serait distribuée suivant une loi normale, les effets environnementaux et génétiques étant additifs. Ces auteurs ont préconisé

l'utilisation de la transformation Probit pour ajuster linéairement une courbe de maturité sexuelle à une courbe normale cumulée. La droite ainsi obtenue porte le nom de droite de HENRY. En fait, l'ajustement n'est pas toujours excellent (voir WENNER, 1974 : p. 1100 ; CHITTLEBOROUGH, 1976 : p. 507). C'est également le cas de nos données obtenues par l'observation des ovaires (fig. 19). La théorie de WENNER suppose que la taille L 50 est déterminée génétiquement. Nous devrions, donc, trouver la même taille L 50 pour les 2 années étudiées. Le fait de trouver des tailles différentes et des intervalles de confiance ne se chevauchant pas au voisinage du point 50 % infirme la théorie qui suppose que la taille L 50 est déterminée génétiquement.

Nous pensons que l'allure sigmoïde provient d'un chevauchement des courbes de GAUSS représentant des classes d'âge, la maturité étant, partiellement au moins, une fonction de l'âge.

La maturité sexuelle semble être une fonction combinée de l'âge et de la taille. En effet, d'après nos observations sur les ovaires, elle ne se produirait pas systématiquement à un âge donné. La taille moyenne atteinte par les individus de la cohorte aurait aussi une importance déterminante. Ainsi la maturité sexuelle des femelles de *Nephrops norvegicus* se produirait en règle générale à l'âge de 2 ans dans le golfe de Gascogne. Il arriverait cependant que certaines années la cohorte d'âge 2 ans n'atteigne pas la maturité sexuelle au cas où les individus n'auraient pas atteint une taille suffisante du fait d'une croissance trop lente ou d'une naissance retardée. Les femelles n'atteindraient alors leur maturité qu'à l'âge de 3 ans. Il arriverait qu'au cours d'une même année deux cohortes ayant une différence d'âge de un an se reproduisent pour la première fois simultanément. C'est ce que nous pensons avoir observé pour l'année 1978. Les fluctuations annuelles du recrutement pourraient être en partie expliquées par ce fait.

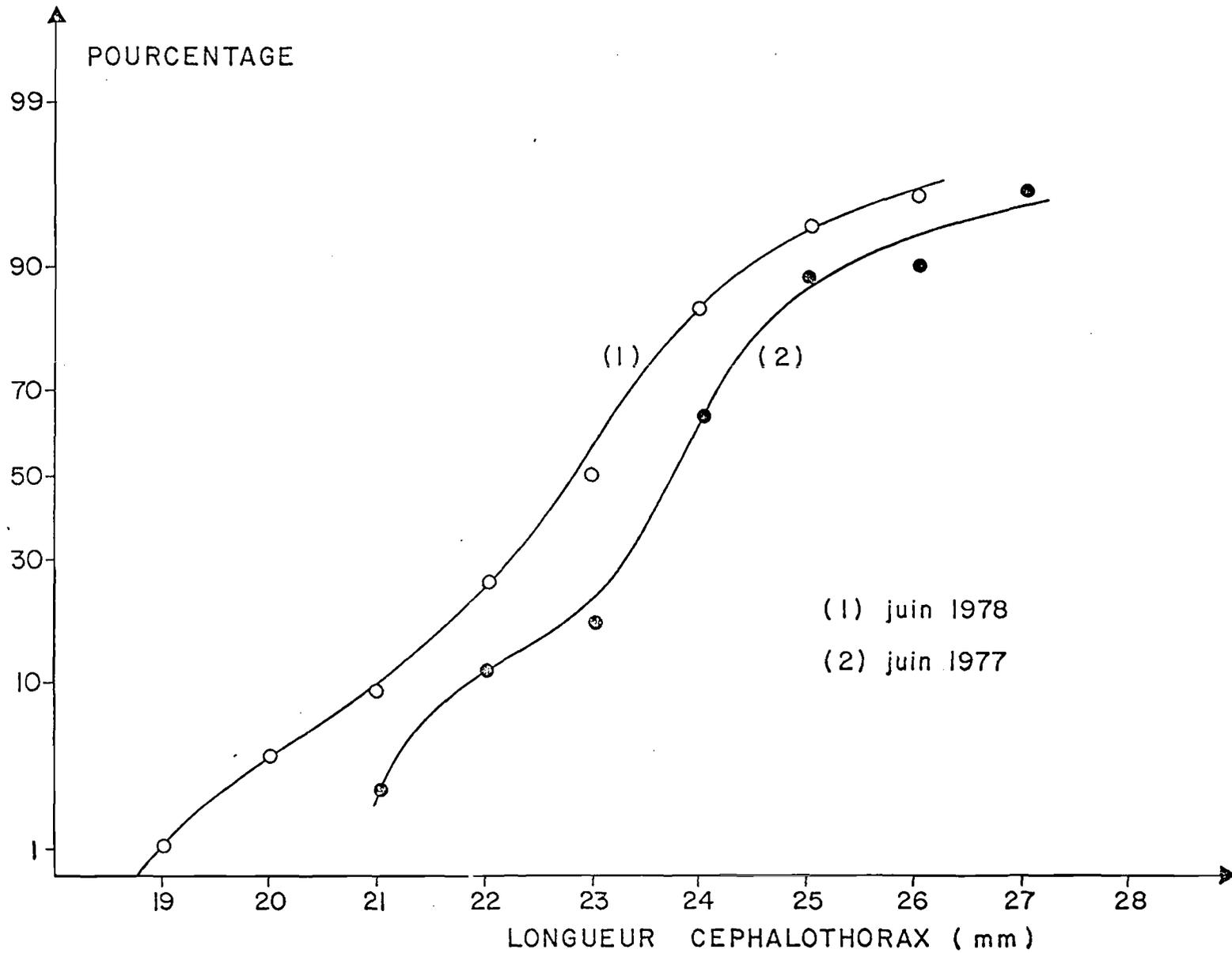


FIGURE 19 : les pourcentages de femelles possédant des ovaires en cours de maturation sont portés en ordonnées sur une échelle PROBIT, préconisée par certains auteurs. Les points s'ajustent mal à une droite de HENRY.

3.5. CONCLUSION

La taille moyenne à maturité sexuelle des femelles varie selon le critère fonctionnel utilisé. Le taux de présence de spermatophore chez les femelles conduit à une taille moyenne à maturité sexuelle (22-23,5 mm de longueur de céphalothorax) inférieure à celle obtenue à l'aide du pourcentage de femelles ayant des ovaires en cours de maturation (23-24 mm). La taille moyenne à maturité sexuelle varie d'une année à l'autre. En 1978, elle a été inférieure à celle de 1977. L'âge de première maturité serait généralement de 2 ans comme observé pour l'année 1978. La cohorte d'âge 2 ans n'aurait pas atteint la maturité sexuelle au cours de l'année 1977. La maturité sexuelle serait une fonction combinée de l'âge et de la taille. Les effets de la pêche sur le taux de femelles fécondées seraient minimes : 90 % des femelles matures ont un spermatophore et, de ce fait, sont aptes à se reproduire.

CHAPITRE 4

=====

EVOLUTION DU TAUX DE PRESENCE DE SPERMATOPHORE CHEZ LES FEMELLES

ET

DEVELOPPEMENT OVARIEN DE JUILLET 1976 A OCTOBRE 1978

Evolution du taux de présence de spermatophore chez les femelles et développement ovarien de Juillet 1976 à octobre 1978.

4.1. INTRODUCTION

Il est important pour la gestion d'un stock de surveiller son renouvellement et donc sa reproduction. Chez la langoustine, il est difficile d'utiliser comme critère de base la proportion de femelles ovigères dans les captures pour dresser un bilan saisonnier de la reproduction. Les femelles ovigères ont un comportement fouisseur et disparaissent en partie des captures⁽¹⁾. Il est, par contre, possible de suivre les variations saisonnières du taux de présence de spermatophore dans le thelycum des femelles et de l'état de maturation des ovaires.

Peu de travaux sur le taux de présence de spermatophore chez les femelles ainsi que sur le développement ovarien concernent une longue période. FARMER (1974 c) a réalisé une telle étude sur le stock de l'Ile de Man de février 1970 à avril 1972, mais les pourcentages qu'il indique sont calculés par rapport à l'ensemble des femelles capturées. De plus il a utilisé deux maillages différents au cours de cette période, prenant en compte les immatures. FIGUEIREDO et BARRACA (1963) ont suivi le développement ovarien au Portugal d'avril 1962 à décembre 1963. Dans le golfe de Gascogne, FONTAINE et WARLUZEL (1969) ont étudié la maturation des ovaires durant l'année 1967.

Aucun de ces auteurs n'a étudié séparément les différentes classes de taille. Cette technique présente l'avantage de fournir des indications

(1) - Les références bibliographiques figurent dans le chapitre 1 "Généralités" § 1.3.

insensibles aux fluctuations dues à l'arrivée, chaque année, d'une nouvelle cohorte dans les captures. Nous étudierons la présence de spermatophore chez les femelles de *Nephrops norvegicus* et le développement ovarien dans le golfe de Gascogne durant la période comprise entre juillet 1976 et octobre 1978.

4.2. MATERIEL ET METHODES

Les langoustines femelles proviennent de chalutages expérimentaux réalisés, une fois par mois, de juillet 1976 à octobre 1978 sur le "Banc des Sables" dans la région Sud-Bretagne du golfe de Gascogne.

La longueur du céphalothorax (Lc) est mesurée au pied à coulisse au 1/10 de mm.

La présence de spermatophore est observée directement après incision médio-longitudinale du thélycum par la face ventrale.

Pour accéder aux ovaires, une incision est faite sur la face dorsale du céphalothorax. En écartant l'hépatopancréas, on aperçoit les ovaires. Le stade de maturation des ovaires est évalué après observation macroscopique. L'échelle de développement des ovaires utilisée s'inspire de celle de FARMER (1974 c) (tableau 7). Toutefois le stade 5 de l'échelle de FARMER a été supprimé ; ce stade se caractérise par la présence simultanée d'ovocytes de stade 4 en phase de résorption et de nouveaux ovocytes en stade 1. Comme il existe des ovaires ayant à la fois des ovocytes en voie de résorption et de nouveaux ovocytes en stade 2, nous préférons répartir en stade 1 ou en stade 2, selon l'état de maturation des nouveaux ovocytes, les ovaires contenant des ovocytes en voie de résorption.

L'étude a été réalisée par classes de taille de 3 mm et à partir de la limite inférieure de 18,5 mm de longueur de céphalothorax. Cette limite inférieure correspond à la taille minimale des femelles fécondées dans la région Sud-Bretagne et que nous avons décrite dans le chapitre 3.

4.3. RESULTATS ET DISCUSSION

Les effectifs des échantillons utilisés figurent par classes de taille et par mois dans le tableau 8, et constituent un effectif global de 7 083 femelles.

43.1. Développement ovarien

La répartition saisonnière des différents stades pour chaque classe de taille est représentée sur les figures 20 et 21.

L'augmentation en proportion des stades 1 permet de déceler les pontes si l'on se situe en dehors d'une période de mue. En effet, une variation de la proportion d'individus de stade 1, dans une classe de taille, peut être provoquée par le changement de classe de certains individus à l'issue de la mue. D'autre part, une diminution de la proportion des stades 4 lors d'une ponte pouvant être compensée par une évolution des stades 3 en stades 4, la seule évolution de la proportion de femelles en stade 4 apparaît insuffisante pour dater les pontes.

Cette étude montre que la ponte de *Nephrops norvegicus*, dans la région Sud-Bretagne, est annuelle et étalée sur plusieurs mois (4 à 5 mois en 1978). La ponte ne coïncide pas avec la saison où les températures sont maximales sur les fonds de la grande Vasière et qui selon VINCENT et KURC (1969) serait l'automne. La maturation et la ponte auraient un lien étroit avec la photopériode. Il n'y aurait pas de régression des ovaires due à l'hiver ; en témoigne la proportion non négligeable d'individus en stade 2 ou 3 durant cette saison. De 1976 à 1978 et dans les plus petites classes de taille étudiées (21,5 - 24,5 ; 24,5 - 27,5), il y a eu une proportion croissante de femelles à atteindre le stade 4 (Figures 20 et 21). Dans la classe de taille 18,5 - 21,5 mm, on observe des stades 3 qui n'évoluent pas

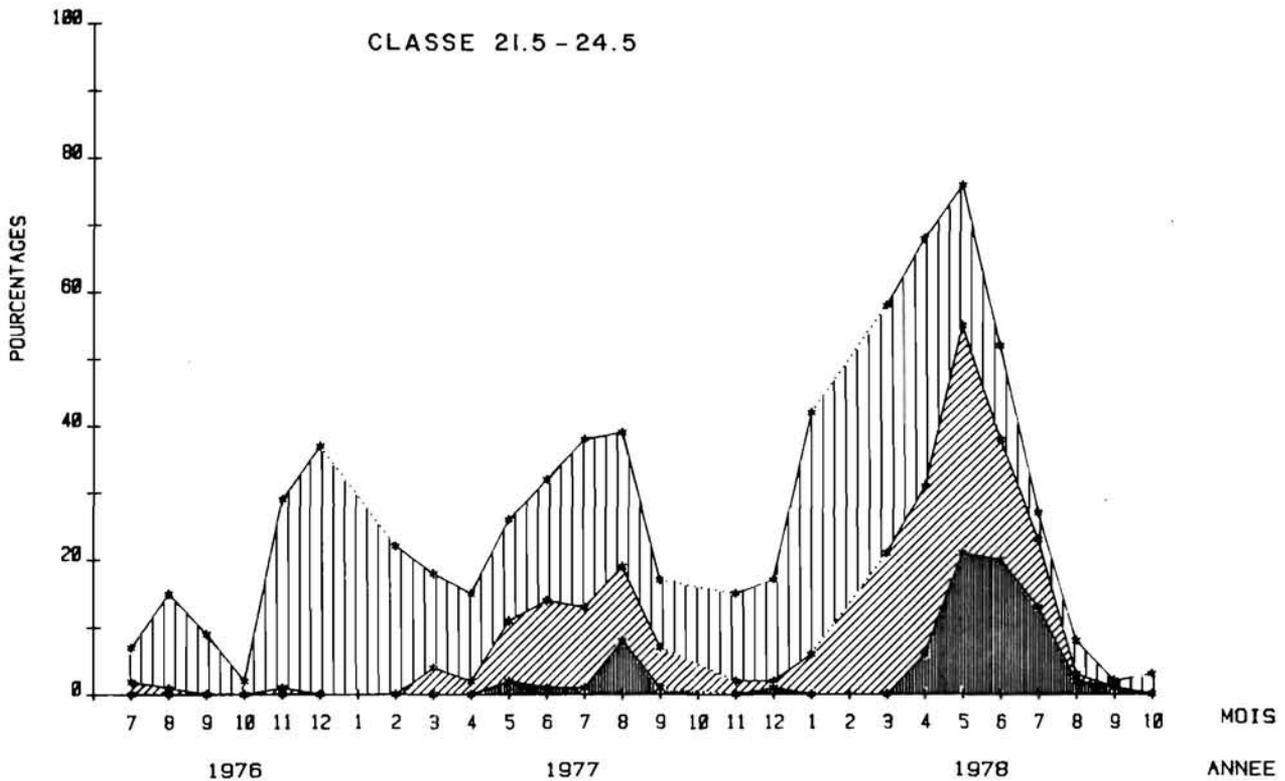
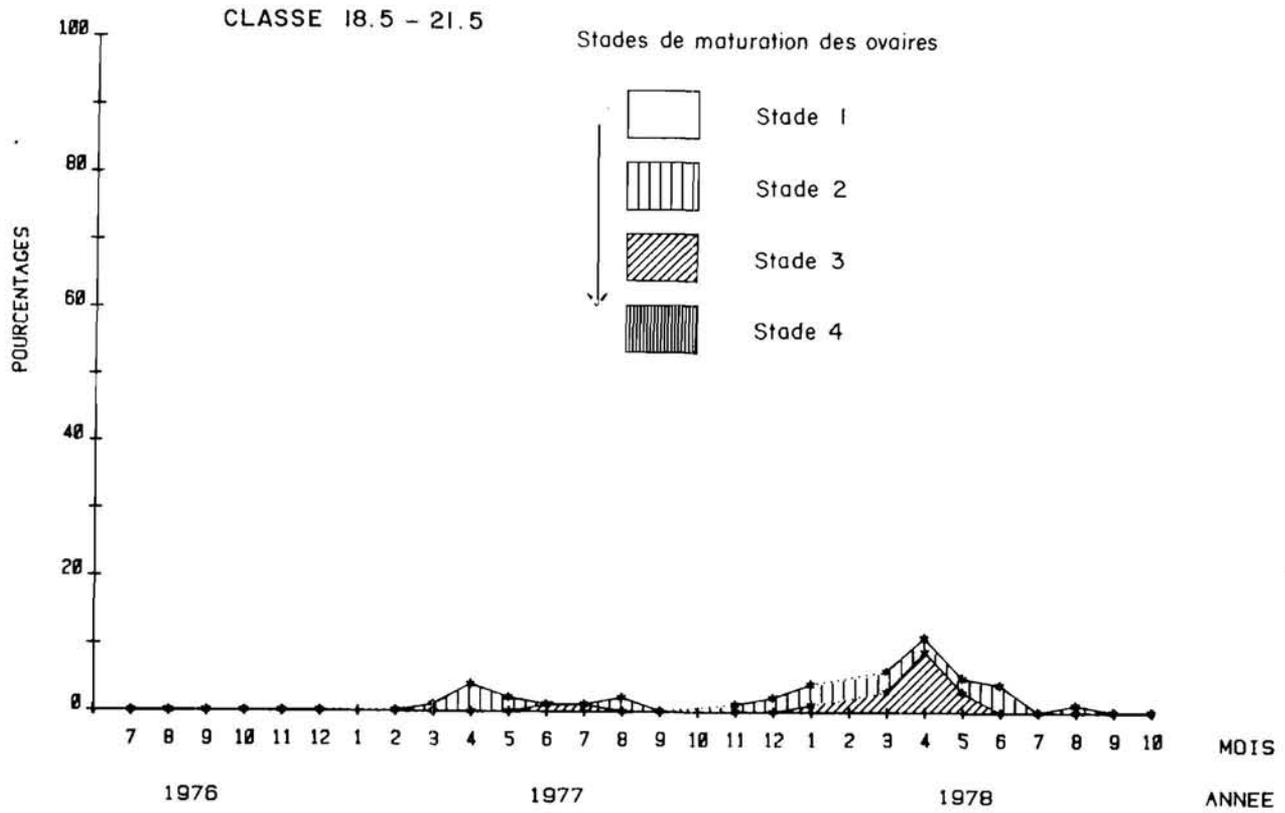


FIGURE 20 : MATURATION DES OVAIRES DE JUILLET 1976 A OCTOBRE 1978

Nous avons représenté par classe de taille les pourcentages des différents stades de maturation en les cumulant du stade 4 au stade 1.

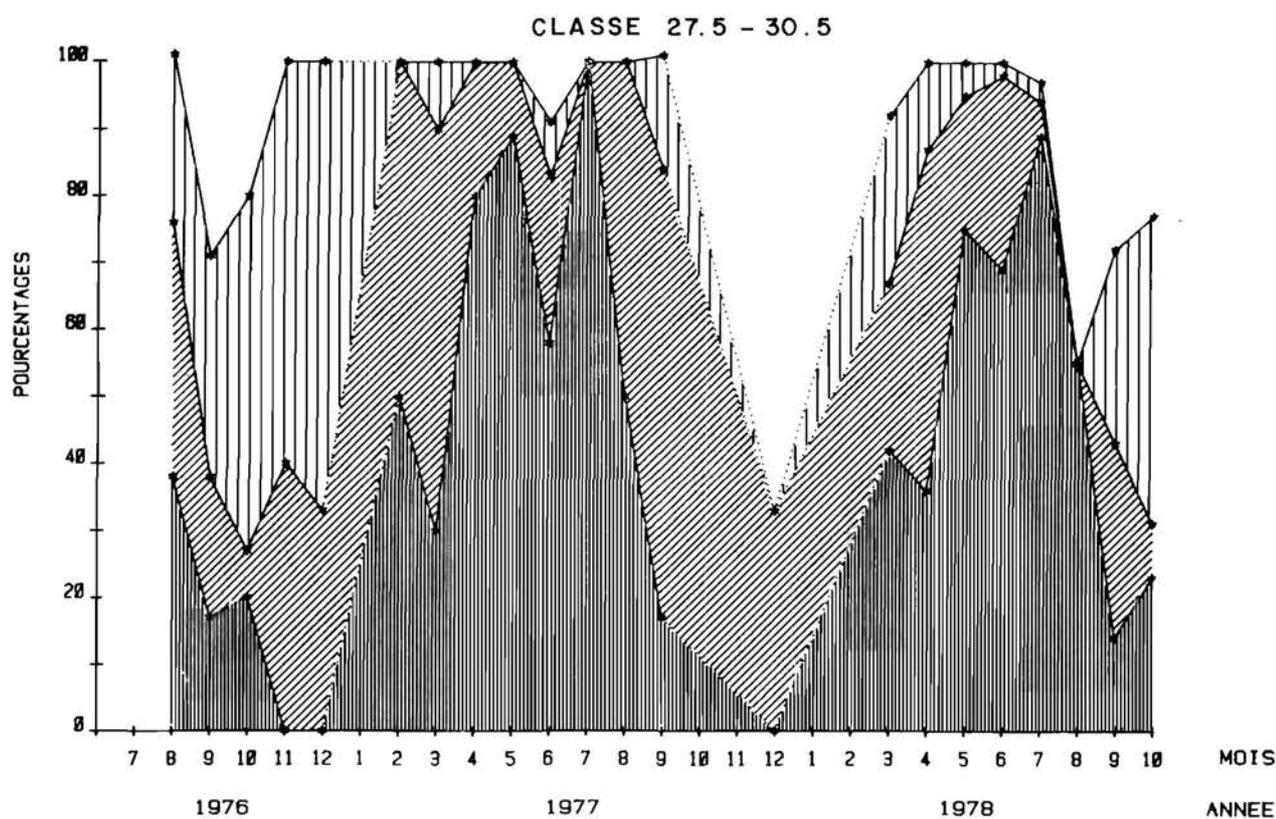
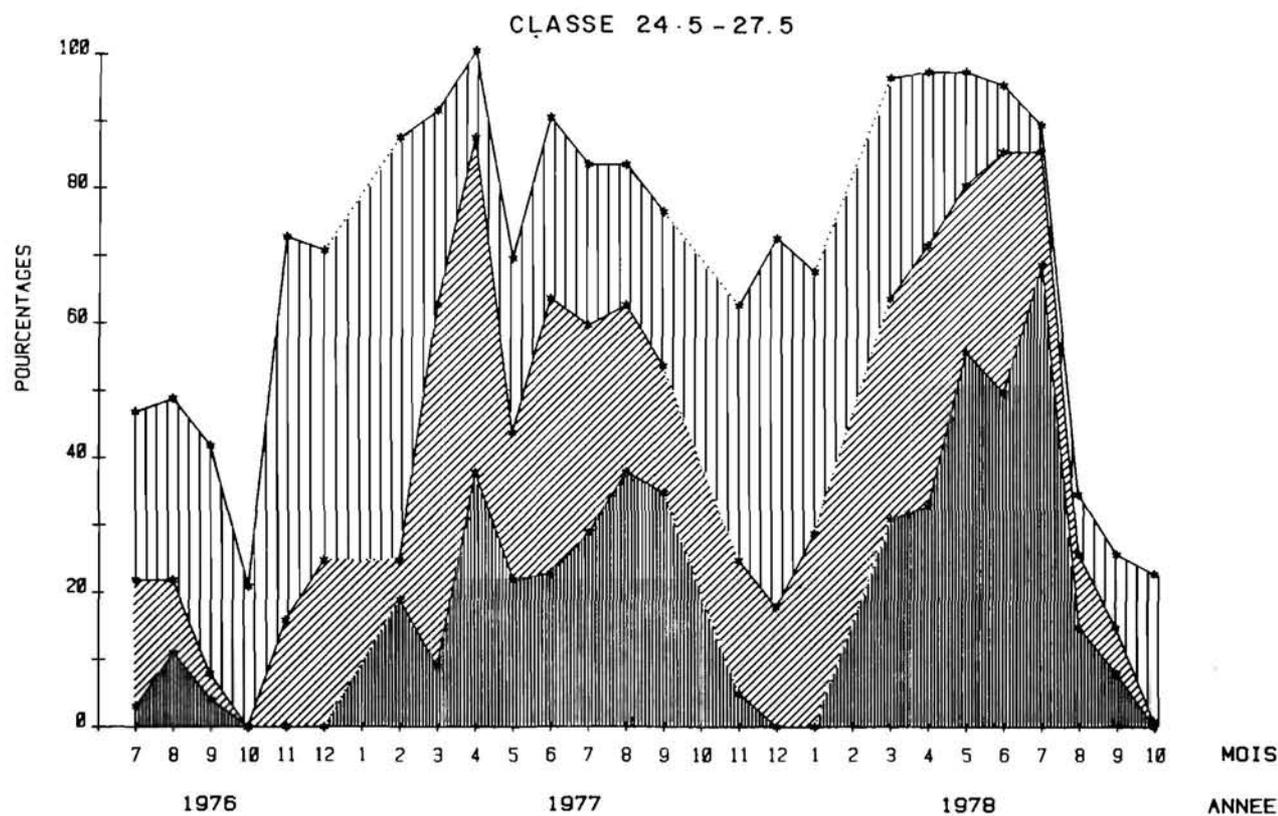


FIGURE 21 : MATURATION DES OVAIRES DE JUILLET 1976 A OCTOBRE 1978

Nous avons représenté par classe de taille les pourcentages des différents stades de maturation en les cumulant du stade 4 au stade 1. La légende graphique se trouve sur la figure 20.

en stade 4 (Figure 20). Ceci est peut-être dû à un biais dans la détermination des stades qui, elle, fait appel à la taille des ovocytes. Or cette dernière est probablement fonction de la taille de l'animal.

43.2. Présence de spermatophore

Nous observons, en fonction de la taille, une différence dans le pourcentage de femelles possédant un spermatophore (Figure 22). Dans la plupart des classes de taille étudiées. Ce pourcentage a varié également au cours du temps, selon une tendance progressive entre juillet 1976 et avril 1978. La seule classe ayant échappé à cette règle est la classe 27,5 - 30,5 mm où la présence de spermatophore s'est maintenue entre 90 - 100 %. A partir des mois de mai, juin ou juillet 1978, le pourcentage de femelles fécondées a régressé pour l'ensemble des classes de taille. Cette diminution qui affecte inégalement les classes -la tendance régressive la plus marquée est celle observée pour la classe 21,5 - 24,5 mm- compense les effets de la tendance progressive antérieure. Ainsi, en septembre 1978, nous retrouvons sensiblement les mêmes pourcentages qu'en septembre 1976.

Ces phénomènes auraient pu s'expliquer par la croissance, celle-ci causant au cours du temps une modification de la répartition des fréquences de taille à l'intérieur de chacune des classes étudiées.

En fait, ils subsistent si on ne travaille que par amplitude de classe de 1 mm (Figure 23). L'amplitude de 3 mm utilisée dans le découpage en classes de taille ne serait donc pas à remettre en question.

L'augmentation entre 1976 et 1978 du pourcentage de femelles fécondées est à rapprocher de la diminution, observée au cours de la même période, de la "taille moyenne à première maturité" (chapitre 3).

PRESENCE de SPERMATOPHORE chez la FEMELLE

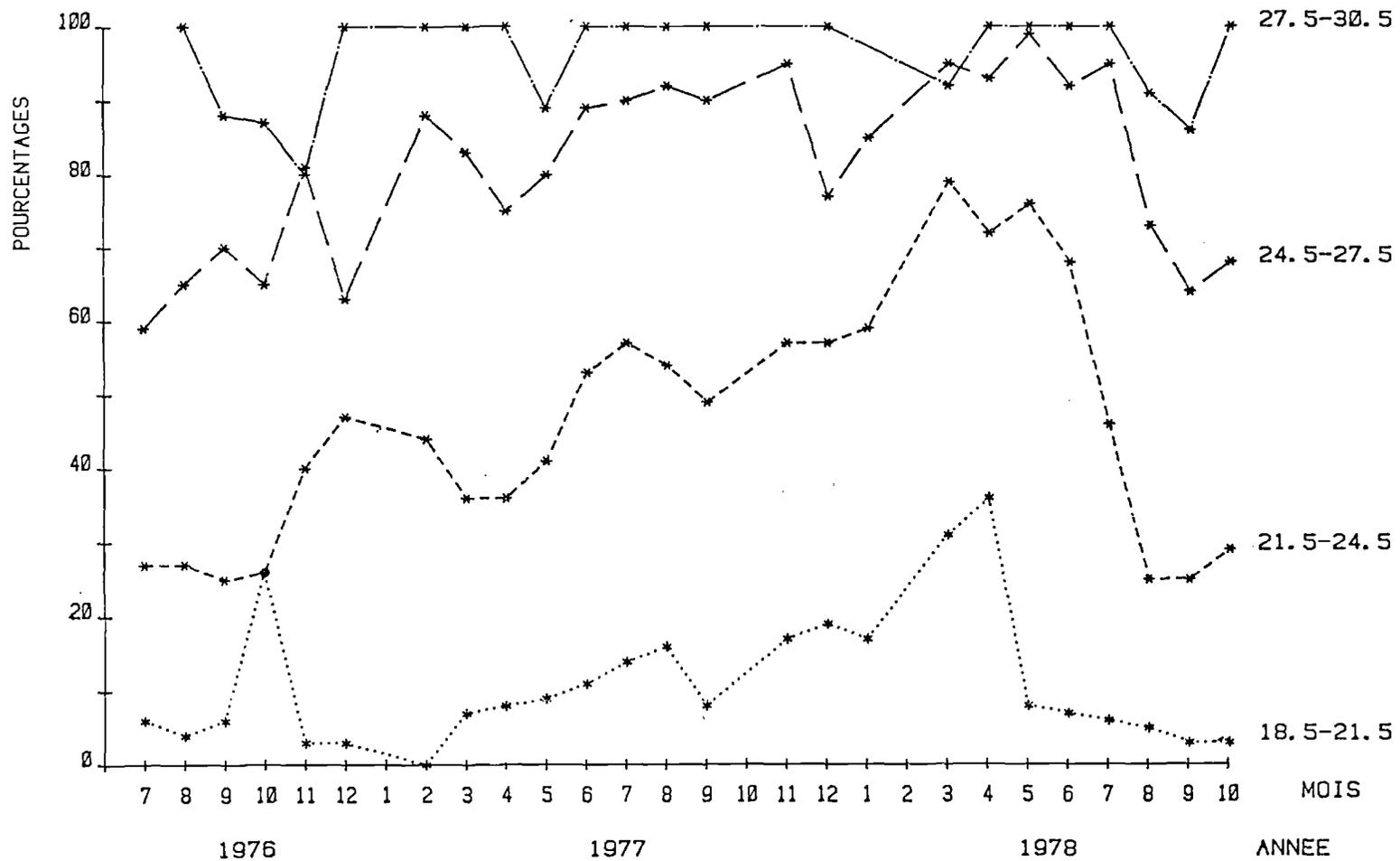


FIGURE 22 : Evolution de la présence de spermatozoa chez les femelles de juillet 1976 à octobre 1978. Les pourcentages de présence figurent en ordonnée et sont exprimés pour les classes de taille suivantes : 18,5-21,5 ; 21,5-24,5 ; 24,5-27,5 ; 27,5-30,5. En abscisse, figurent les mois et les années.

TAUX DE PRESENCE DE SPERMATOPHORE

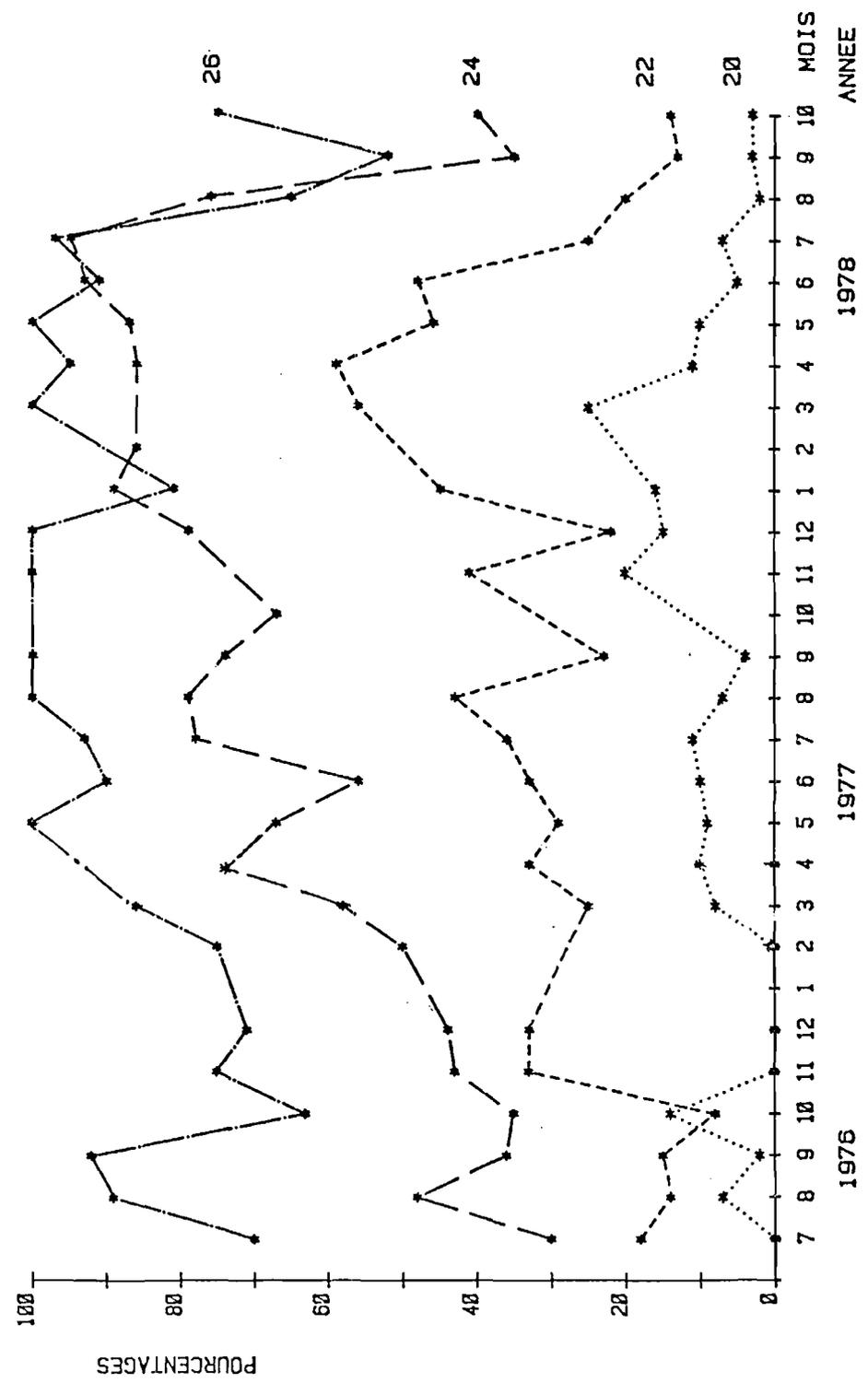


FIGURE 23 : Evolution du taux de présence de spermatozoaire chez les femelles de juillet 1976 à octobre 1978. En abscisse sont portés les mois et les années. Les taux de présence figurent en ordonnée et sont exprimés pour certaines classes de taille d'amplitude 1 mm. Les classes de taille étudiées dont les centres sont indiqués sur le graphique sont les suivantes : 19,5-20,5 ; 21,5-22,5 ; 23,5-24,5 ; 25,5 - 26,5.

Dans chacune des classes de taille étudiées, la chute, que nous observons en 1978, coïncide avec celle du pourcentage des stades 2 + 3 + 4 de maturation ovarienne. Elle pourrait donc s'expliquer par le comportement fouisseur des femelles devenues ovigères. Le comportement de ces femelles "grainées" -qui possèdent toutes un spermatophore (observation personnelle)- provoquerait une diminution, dans les captures, du pourcentage des femelles fécondées.

La diminution du taux de présence de spermatophore pour une classe de taille n'est toutefois pas proportionnelle au pourcentage de femelles matures dans cette classe. Ceci peut s'expliquer par le fait que, dès septembre, on entrerait dans la période de mue d'automne. Les femelles matures qui n'ont pas de spermatophore ne peuvent pas, de ce fait, être "grainées" et doivent vraisemblablement muer à l'automne contrairement aux femelles ovigères. A l'issue de cette mue, le taux de présence de spermatophore augmenterait parmi les femelles capturables. De ce fait, la diminution, à l'issue de la ponte, du pourcentage de femelles fécondées dans les captures serait d'autant plus faible que la ponte est proche de la mue d'automne.

La nette diminution apparue en 1978 dans le taux de présence de spermatophore n'a pas été observée en 1977. La ponte n'aurait pas causé une si forte diminution du taux de présence de spermatophore en 1977. Ceci proviendrait partiellement de l'absence de prélèvement en octobre, mais pourrait s'expliquer aussi par une plus petite proportion d'individus matures dans les classes de taille et par la proximité des moments de ponte et de mue.

43.2. Présence de spermatophore et développement ovarien

Il est possible de dresser un bilan annuel de la reproduction en

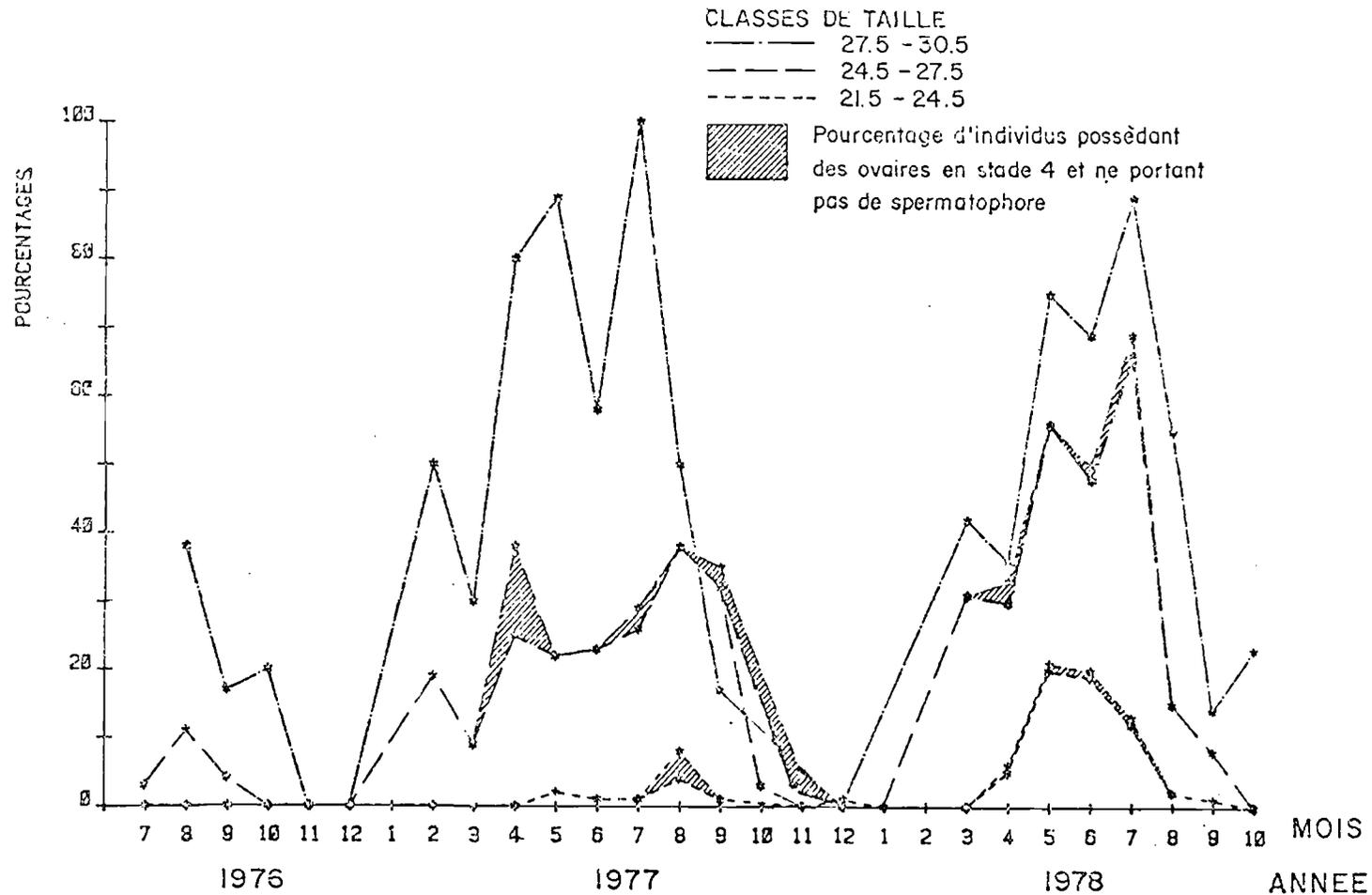


FIGURE 24 : Pourcentage d'ovaires de stade 4 et du pourcentage de femelles capables de reproduction pour les classes de taille indiquées par le graphique : évolution de juillet 1976 à octobre 1978. Dans une même classe de taille, la courbe supérieure représente l'évolution du % des ovaires de stade 4 et la courbe inférieure l'évolution du % de femelles capables de reproduction. L'écart entre les 2 courbes (zone hachurée) représente donc le pourcentage de femelles possédant des ovaires de stade 4 et ne portant pas de spermatophore. Pour la classe 27,5-30,5, les 2 courbes sont confondues.

représentant, pour chaque classe de taille et en fonction du temps, la proportion de femelles possédant à la fois des ovaires en stade 4 et un spermatophore (Figure 25). Dans les classes 21,5 - 24,5 et 24,5 - 27,5, la proportion d'individus aptes à se reproduire paraît plus forte en 1978 qu'en 1977. Une telle variation n'apparaît pas durant la même période pour les individus plus âgés (classe de taille 27,5 - 30,5 mm). Ces observations tendent à confirmer que la taille et l'âge à première maturité ont varié de 1977 à 1978 (chapitre 3). En ce qui concerne l'année 1976, il nous paraît délicat de tirer une conclusion car la ponte a pu intervenir avant les premières observations datant du mois de juillet.

La variation observée entre l'année 1977 et l'année 1978 dans les proportions de femelles capables de se reproduire se traduit par une différence dans le renouvellement du stock quantitativement d'autant plus importante que la mortalité totale des femelles est élevée. Les coefficients de mortalité interviennent, en effet, sur la fréquence relative des tailles, un coefficient de mortalité totale élevé se traduisant par une augmentation de la fréquence relative dans les petites tailles.

4.4. CONCLUSION

De 1976 à 1978, le pourcentage de femelles fécondées a suivi une tendance progressive. La proportion de femelles possédant des ovaires en cours de maturation a, elle aussi, augmenté. Ceci peut être attribué à une diminution de la taille de première maturité des femelles. D'autre part, une diminution du taux de présence de spermatophore a été observée en 1978. Elle serait fonction du laps de temps séparant la ponte de la mue d'automne : la chute est d'autant plus marquée que cet intervalle de temps est grand. L'évolution du taux de présence de spermatophore ainsi que l'étude du développement ovarien montrent que la taille des femelles à première maturité varie saisonnièrement mais aussi d'année en année.

CHAPITRE 5

FECONDITE INDIVIDUELLE

5.1. INTRODUCTION

L'incubation des oeufs, chez la langoustine, dure 7,5 mois environ dans le golfe de Gascogne (FONTAINE et WARLUZEL, 1969). Au cours de cette période, les oeufs passent par différents stades qui ont été décrits par FIGUEIREDO et BARRACA (1963). Selon la quantité de vitellus présent dans l'oeuf et l'aspect externe de l'embryon, ces auteurs ont déterminé 5 stades, de durée inégale, pour une durée totale de 6,5 mois dans les eaux portugaises : stade A (durée 2,5 mois), stade B (durée 1 mois), stade C (durée 1 mois), stade D (durée 1 mois), stade E (durée 1 mois).

Les langoustines vivent sur des fonds vaseux et habitent des terriers où elles passent une partie de leur temps (FARMER, 1975). Il est généralement observé que les langoustines "grainées" disparaissent des captures presque aussitôt après la ponte et passent alors la plus grande partie de leur période ovigère dans leur terrier (THOMAS et FIGUEIREDO, 1964 ; FARMER, 1975). Les femelles ovigères se nourrissent moins fréquemment que les femelles non ovigères (DUNTHORN, 1967). Cette observation a aussi été faite pour le homard d'Europe, *Homarus gammarus*, par BRANDFORT (1979).

La fécondité individuelle, plus simplement appelée fécondité, est le nombre d'oeufs portés par une langoustine. Comme les langoustines ovigères sont très peu nombreuses dans les captures au cours des derniers stades d'incubation, les études de fécondité ont été menées essentiellement à partir des ovaires. C'est ainsi que FONTAINE et WARLUZEL (1969) ont évalué la fécondité de *Nephrops norvegicus* dans le golfe de Gascogne. Aucune évaluation de la fécondité n'a été faite en fin d'incubation pour cette région, ce qui aurait permis de donner des estimations plus fiables de la potentielle contribution des femelles à la production de larves. FIGUEIREDO et NUNES (1965), au

Portugal, ont estimé que la perte d'oeufs au cours de la ponte et de l'incubation était de l'ordre de 75 % quelle que soit la taille de la femelle. Nous avons réalisé chez *Nephrops norvegicus* du golfe de Gascogne des estimations de la fécondité en fin de maturation ovarienne et en fin d'incubation (stade D), ce qui nous a permis d'évaluer la perte d'oeufs intervenue pendant l'incubation.

5.2. MATERIEL ET METHODES

52.1. Matériel

Les femelles en fin de maturation ovarienne et les femelles "grainées" en fin d'incubation ont été capturées lors de pêches commerciales dans la région Sud-Bretagne respectivement en juin 1979 et en février-mars 1979. Les prélèvements ont été fixés dans l'alcool à 70°. Le stade d'incubation des langoustines "grainées" a été identifié au laboratoire.

52.2. Stades d'incubation

Nous avons utilisé les stades d'incubation de FIGUEIREDO et BARRACA (1963) auxquels nous avons ajouté le stade de fin de maturation ovarienne que nous avons appelé "stade 0". Nous avons préféré comme stade de fin d'incubation le stade D au stade E pour éviter d'effectuer des comptages sur des femelles dont les oeufs seraient partiellement éclos. La détermination du stade s'est effectuée à la loupe binoculaire pour chacune des langoustines "grainées" selon l'importance relative du matériel de réserve dans les oeufs (tableau 9a).

52.3. Méthodes et mesure

a - Comptage

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

Tableau 9a

détermination des stades d'incubation - d'après FIGUEIREDO et BARRACA (1963) et FIGUEIREDO (1971).

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

↑
 ───────────┬──────────
 apparition des yeux.

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

b - Taille

Les mesures de la longueur de céphalothorax des femelles "grainées" ont été effectuées au pied à coulisse avec une précision de 1/10^e de mm.

52.4. Méthodes statistiques

a - Droites d'allométrie

Nous avons utilisé une droite d'allométrie : la droite prédictrice de Y en X dont l'équation s'écrit : $\text{Log } y = a\text{Log } x + b$
 ou $y = Bx^a$ avec $B = e^b$

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

b- ANOVA

m droites de régression prédictives peuvent être comparées au moyen d'une analyse de variance. Le test de comparaison utilisé est emprunté à SNEDECOR-COCHRAN (1967). Dans un premier temps, on teste l'homogénéité des variances résiduelles à l'aide d'un test F ou d'un test de BARTLETT. Cette homogénéité est requise pour la poursuite du test. Dans un deuxième temps, on compare les pentes par l'analyse de variances (test F à $(m - 1)/(N - 2m)$ degrés de liberté). A la différence du test de REEVE, on ne fait pas coïncider les barycentres des nuages de points. Si la différence entre les pentes ne s'avère pas significative, on peut comparer, dans un troisième temps, les ordonnées à l'origine des m droites par un test F à $(m - 1)/(N - m - 1)$ degrés de liberté.

52.5. Estimation du taux de perte d'oeufs

Nous avons extrapolé linéairement à toute la durée d'incubation la perte d'oeufs calculée entre le stade 0 (fin de maturation ovarienne) et le stade D. Pour cela, nous avons supposé que la perte d'oeufs était une fonction linéaire du temps comme l'ont montré FIGUEIREDO et NUNES (1965). Nous avons estimé, en outre, que la perte d'oeufs lors de la ponte était très faible (< 3%) d'après nos observations en laboratoire. Quant à la quantité d'oeufs demeurant dans les ovaires après la ponte, elle est insignifiante selon nos observations sur des langoustines prélevées dans le golfe de Gascogne.

52.6. Rapport fécondité/poids

Le rapport fécondité/poids est calculé à partir de la relation exprimant la fécondité absolue (F) en faisant intervenir la relation taille-poids établie par CONAN (1978) :

$$W = 0,000807 L^{2,973} \quad W = \text{poids en g}$$

$$L = \text{longueur du céphalothorax en mm}$$

Si $F = aL^b$ est la relation exprimant le nombre d'oeufs en fonction de la taille (L) de la femelle, ce rapport s'établit :

$$f = \frac{F}{W} = \frac{a}{0,000807} L^{(b - 2,973)}$$

5.3. RESULTATS

53.1. Fécondité à partir du contenu des ovaires

a - Fécondité (F_1)

Les résultats figurent dans le tableau 9b. Une représentation graphique en est donnée dans la figure 25. Le nombre d'oeufs contenus dans les ovaires est lié à la longueur de céphalothorax (L en mm) des femelles suivant la relation :

$$\text{Log } (F_1) = 2,700 \text{ Log } (L) - 2,020$$

$$\text{ou } F_1 = 0,133 L^{2,700}$$

La pente de la droite d'allométrie n'étant pas significativement différente de 3 (test t, voir tableau 9b), l'hypothèse d'une relation isométrique ne peut être rejetée.

b - Rapport fécondité/poids (f_1)

A partir de la relation précédente et de la relation taille-poids établie par CONAN (1978), on peut déterminer le rapport fécondité/poids en fonction de la longueur de céphalothorax.

$$f_1 = 164,81 L^{-0,273}$$

TABLEAU 9b : RESULTATS DES REGRESSIONS ALLOMETRIQUES

avec x = Log népérien de la longueur de céphalothorax
 y = Log népérien du nombre d'oeufs

	FECONDITE	
	à partir des ovaires	au stade D d'incubation
Nombre d'observations	79	101
Degrés de liberté (ddl)	77	99
Coefficient de corrélation	0,84	0,81
Σx	269,016809	336,817319
Σx^2	913,339425	1125,898233
Σxy	1936,272266	2209,419279
Σy^2	4090,404801	4354,106230
Σy	566,815132	659,970395
Test t (pente \neq 3)	1,487	- 0,834
Probabilité (pente = 3)	0,15	0,10

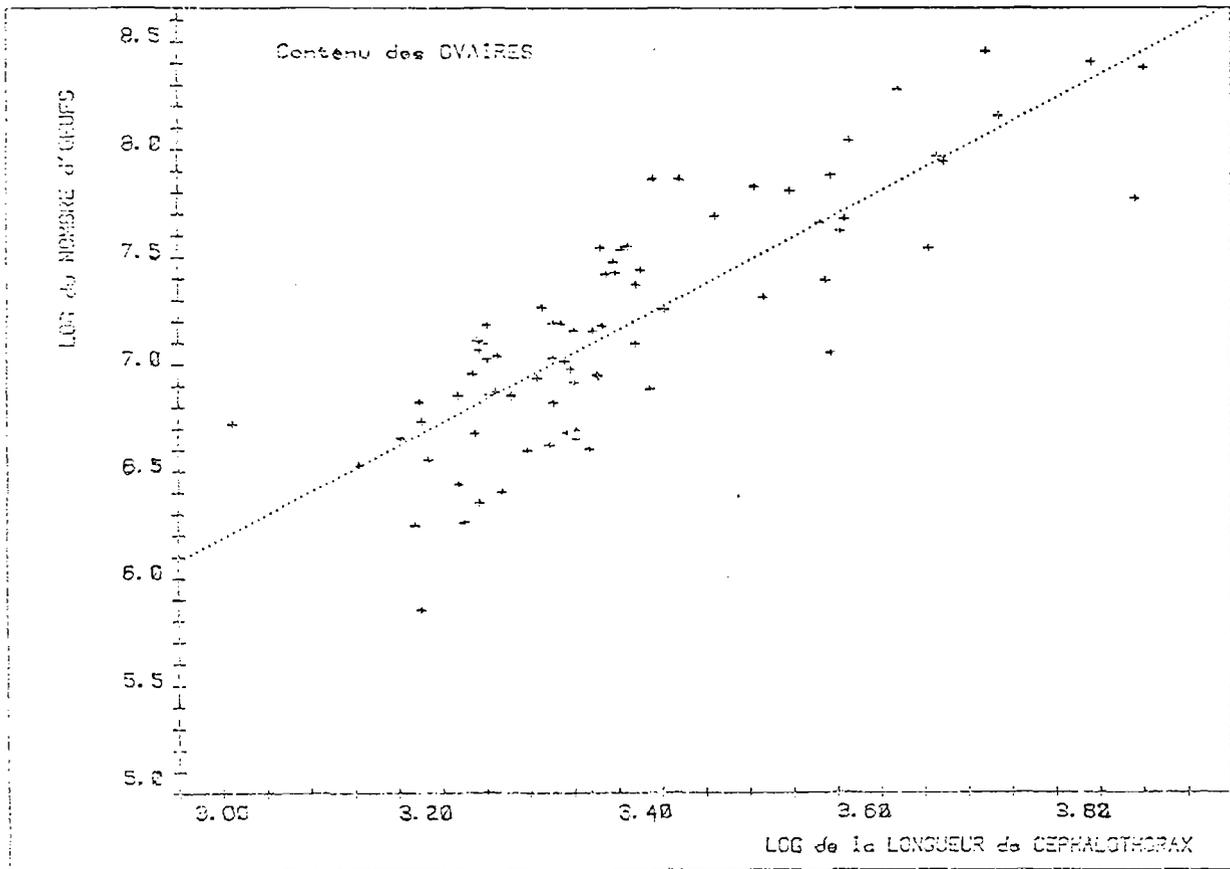


FIGURE 25 : FECONDITE D'APRES LE CONTENU DES OVAIRES

- les 79 observations utilisées pour la régression allométrique sont représentées ainsi que la droite prédictive de y en x qui en résulte.
- nous avons utilisé les logarithmes népériens. La longueur du céphalothorax a été exprimée en mm.

L'exposant est négatif. Ce rapport semblerait donc diminuer avec la taille. L'absence de couples d'observations ne permet pas d'utiliser de test statistique.

53.2. Fécondité au stade D d'incubation

a - Fécondité (F_2)

Les résultats de la régression du nombre d'oeufs contenus dans les ovaires en fonction de la longueur de céphalothorax (mm) sont présentées dans le tableau 9b. Une représentation graphique est disponible en figure 26. Le nombre d'oeufs F_2 au stade D d'incubation peut être exprimé en fonction de la longueur de céphalothorax (L en mm) par les équations :

$$\text{Log } F_2 = 3,194 \text{ Log } L - 4,118$$

$$\text{ou } F_2 = 0,016 L^{3,194}$$

La pente de la droite d'allométrie n'est pas significativement différente de 3 (test t ; voir tableau 9b), l'hypothèse d'une isométrie ne peut être rejetée.

b - Rapport fécondité/poids (f_2)

Ce rapport peut être exprimé en fonction de la longueur de céphalothorax par les équations :

$$f_2 = 20,161 L^{0,221}$$

Il augmenterait avec la taille. Toute confirmation statistique est ici impossible.

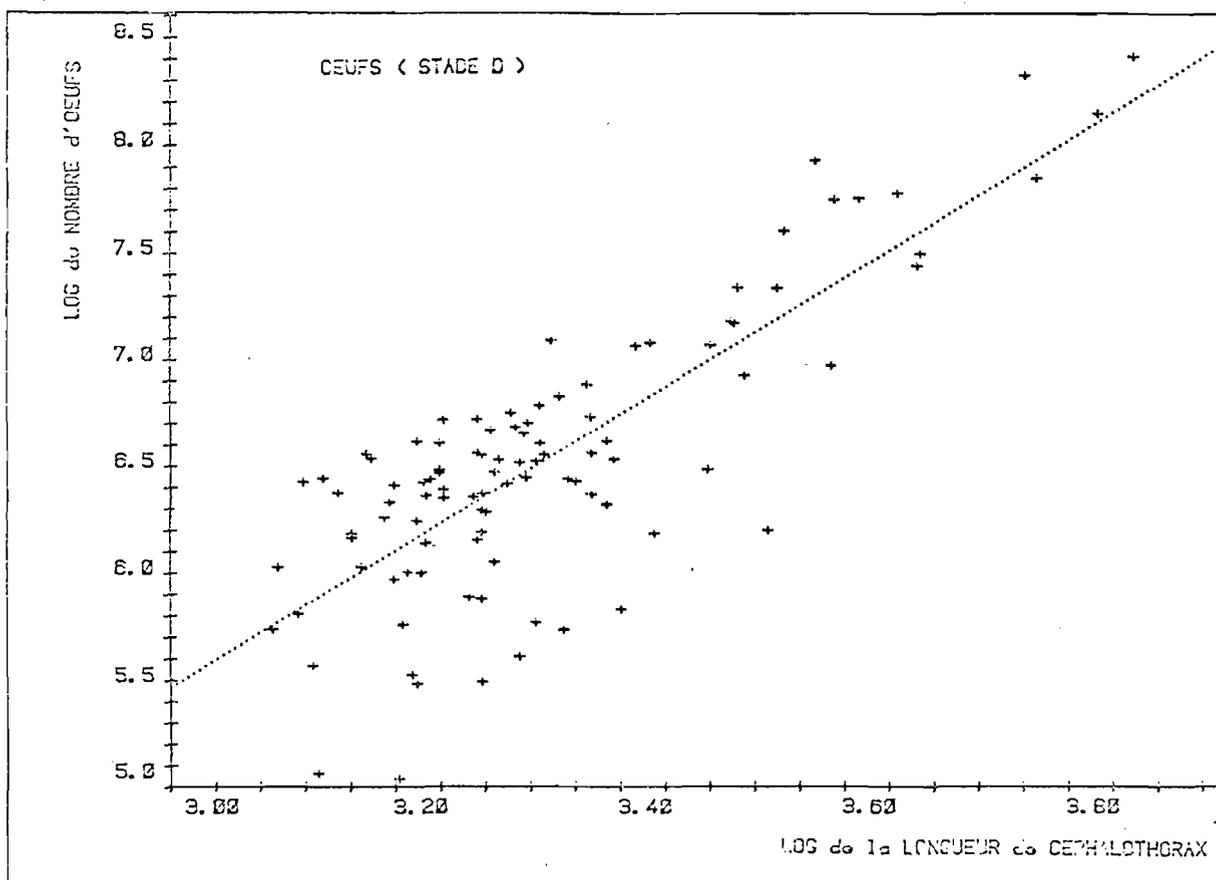


FIGURE 26 : FECONDITE AU STADE D D'INCUBATION

- les 101 observations effectuées sont représentées ainsi que la droite prédictive de y en x issue de la régression allométrique.
- les logarithmes népériens ont été utilisés. La longueur du céphalothorax a été exprimée en mm.

53.3. Estimation de la perte d'oeufs lors de l'incubation

a - Comparaison des deux droites par ANOVA

Nous avons comparé les deux droites d'allométrie exprimant la fécondité absolue en fonction de la taille de la femelle. Les valeurs de F obtenues dans le test, les probabilités correspondantes ainsi que les degrés de liberté figurent dans le tableau 10. Les variances résiduelles sont homogènes au seuil de 5 %. La différence, si elle n'est pas significative pour les pentes, l'est pour les positions. Nous pouvons donc considérer les deux droites d'allométrie comme étant différentes.

b - Calcul de la perte d'oeufs

Les pentes n'étant pas significativement différentes, il est possible alors d'attribuer aux 2 droites une pente unique. Cette pente "moyenne" a été calculée à l'aide d'une régression globale après superposition des barycentres. Elle a pour valeur 2,968. En utilisant les coordonnées \bar{X}_1 , \bar{Y}_1 et \bar{X}_2 , \bar{Y}_2 des barycentres, on peut déterminer l'ordonnée à l'origine de chacune des deux droites parallèles : B1 et B2

$$B1 = - 2,932$$

$$B2 = - 3,362$$

Les droites prédictrices de Y en X et les droites parallèles sont tracées sur la figure 27.

La différence $B1 - B2 = - 0,431$ est le Log du nombre d'oeufs perdu entre la ponte et le stade D d'incubation. Le taux de perte correspondant est donné par la formule :

$$100 (1 - \exp (B2-B1))$$

TABLEAU 10 : RESULTATS DE L'ANOVA POUR LA COMPARAISON DES
DEUX DROITES D'ALLOMETRIE EXPRIMANT LA FECONDITE

- valeurs de F
- degrés de liberté : numérateur/dénominateur
- probabilité correspondant aux valeurs de F

A N O V A	VARIANCES RESIDUELLES	PENTES	ORDONNEES A L'ORIGINE
F	1,578	2,456	64,309
ddl	99	1	1
	77	176	177
Probabilité	0,05	0,15	< 0,001

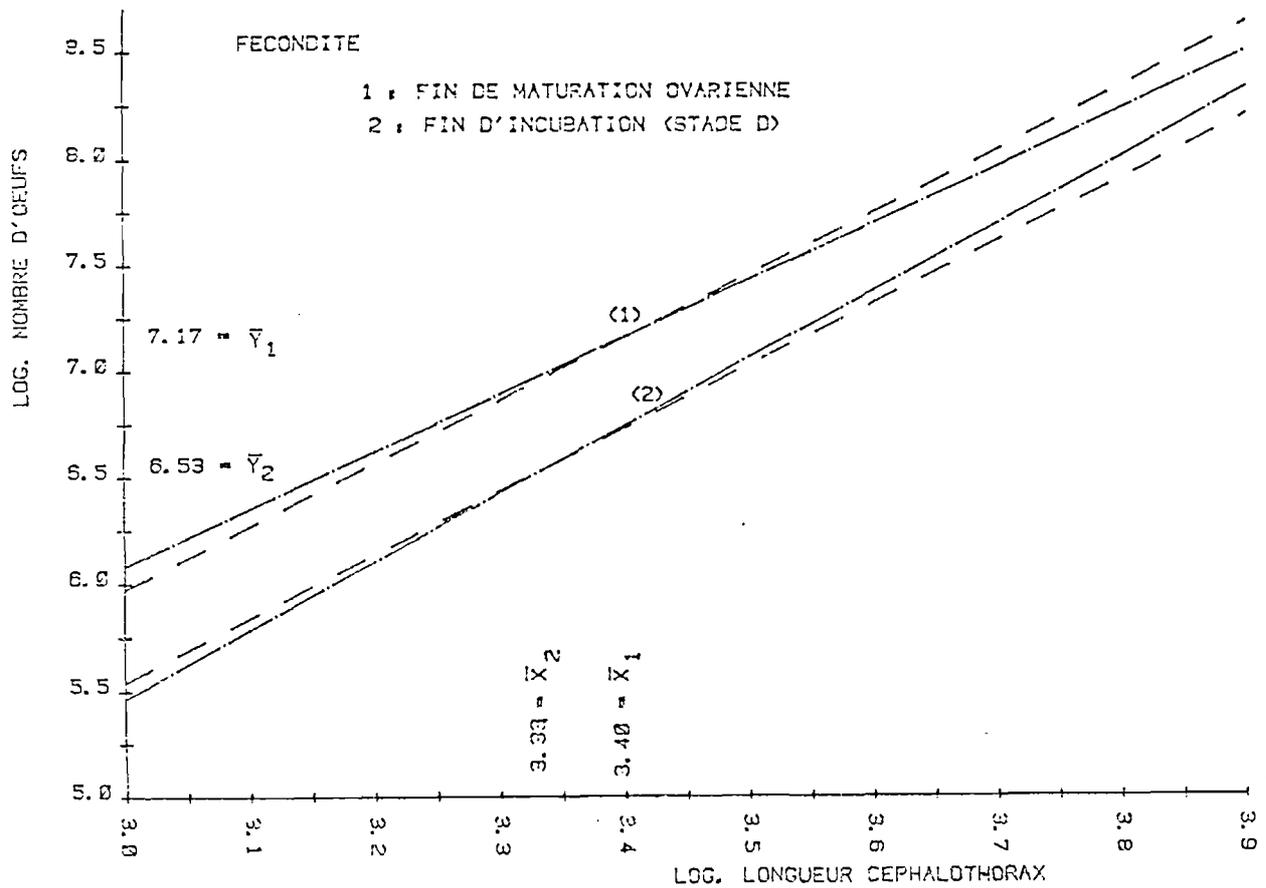


FIGURE 27 : DROITES PREDICTRICES DE Y EN X ET DROITES PARALLELES EXPRIMANT LE NOMBRE D'OEUFs EN FONCTION DE LA LONGUEUR DE CEPHALOTHORAX DE LA FEMELLE.

- \bar{X}_1 et \bar{Y}_1 sont les coordonnées du barycentre obtenu dans le cas du calcul de la fécondité à partir du contenu des ovaires.
- \bar{X}_2 et \bar{Y}_2 sont les coordonnées du barycentre obtenu dans le cas du calcul de la fécondité au stade D de l'incubation.

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

$$35 \times \frac{7,5}{6} = 44 \%$$

5.4. DISCUSSION

54.1. Fécondité à partir du contenu des ovaires

FONTAINE et WARLUZEL (1969) avaient établi, pour le golfe de Gascogne, la relation suivante entre le nombre d'oeufs (F) contenus dans les ovaires et la longueur du céphalothorax (L en mm) :

$$F = 0,108 L^{2,797}$$

Cette relation déterminée à l'aide de 53 ovaires diffère quelque peu, au voisinage des grandes tailles, de notre relation comme le montre la figure 28. Sur ce graphique sont également représentées les relations obtenues par FIGUEIREDO et NUNES (1965) pour les eaux portugaises, par THOMAS (1964) en Ecosse et par EIRIKSSON (1970)** en Islande. C'est dans ce dernier pays que les langoustines semblent les moins fécondes. La courbe de FIGUEIREDO et NUNES ne provient pas d'une régression prédictive de y en x comme les autres courbes. Elle est issue d'une droite d'allométrie passant par le barycentre du nuage de points mais dont la pente est une pente "moyenne" calculée globalement à l'aide de plusieurs nuages de points établis à des temps d'incubation différents.

** - La relation utilisée est celle que nous avons établie après digitalisation de la courbe publiée par cet auteur. Cette relation serait :

$$F = 0,065 L^{2,840}$$

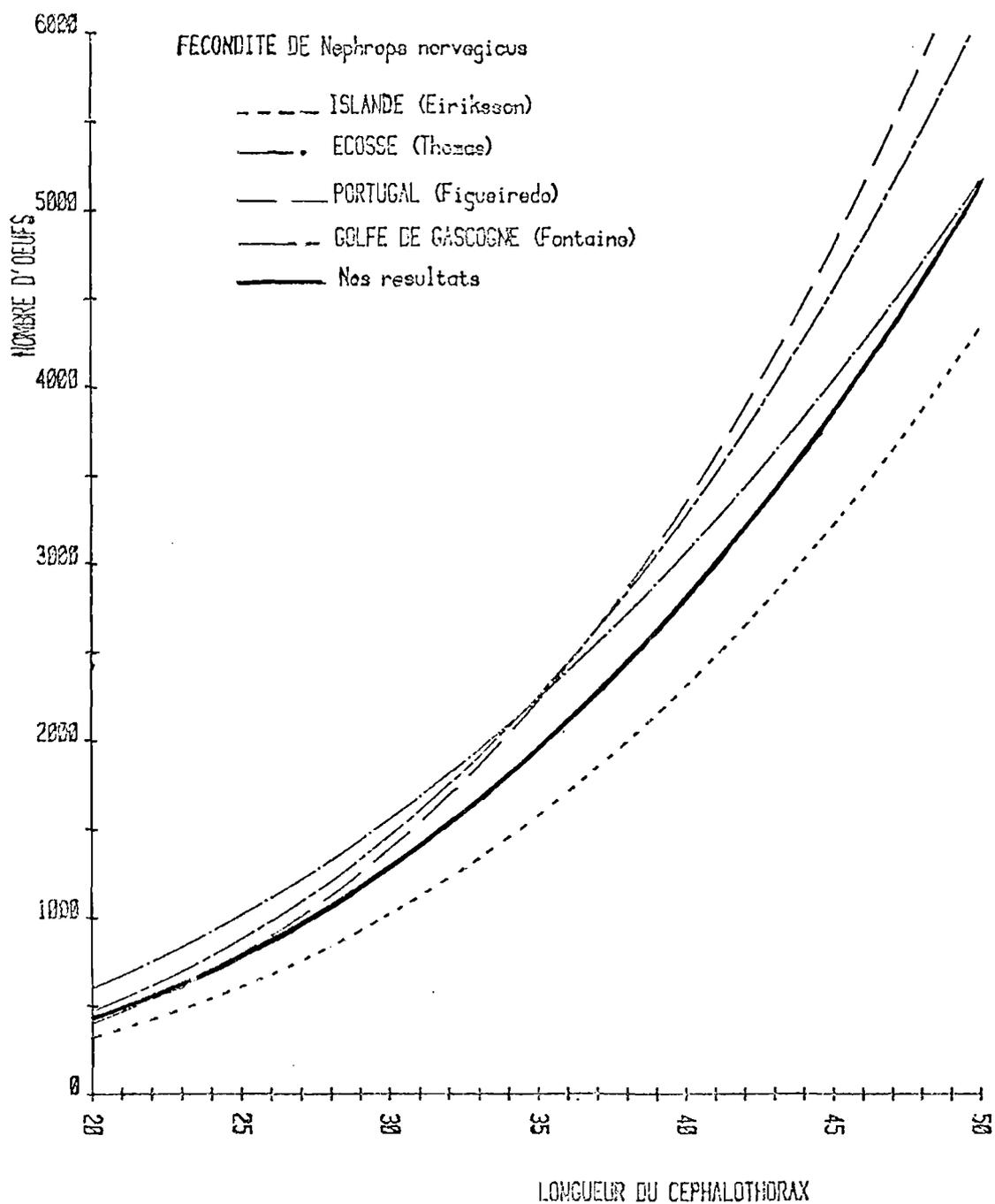


FIGURE 28 : FECONDITE EN FONCTION DE LA TAILLE CHEZ *NEPHROPS NORVEGICUS* A PARTIR DU CONTENU DES OVAIRES

- la longueur du céphalothorax est en mm.
- nos résultats sont en trait plein.

Nous n'avons volontairement pas fait figurer les résultats de certains auteurs portant sur une fécondité en début d'incubation (stade A). En effet, EIRIKSSON (1970) a montré qu'il existe une différence entre les résultats selon que la relation est établie avant ou après la ponte. Cette différence serait, à notre avis, essentiellement due à une perte d'oeufs occasionnée lors du chalutage. Les oeufs au début de l'incubation sont encore fragilement attachés aux soies ovigères. Selon CHEUNG (1966), toutes les enveloppes externes ne seraient pas encore formées. Il faudrait y voir là, et non pas dans la perte d'oeufs occasionnée lors de la ponte, la source principale de différences (MORIZUR, 1979).

54.2. Rapport fécondité/poids

Le rapport fécondité/poids semble varier en fonction de la taille de la femelle aussi bien à la fin de la maturation ovarienne qu'à la fin de l'incubation, mais pas dans le même sens. Aucun test statistique ne peut, dans le cas présent, être utilisé pour juger de la significativité de ces variations. En conséquence, d'une manière approchée ou si l'on se place en milieu de la période d'incubation, on peut considérer le rapport fécondité/poids comme constant. Ceci signifie que la fécondité augmente linéairement avec le poids de la femelle. Un modèle de rendement par recrue détermine le moment (âge ou taille) où une cohorte connaît son poids maximal. C'est à cet instant que l'on cherchera à pêcher la cohorte. Or c'est également à cet âge que la cohorte femelle produirait son maximum de fécondité. Mais on ne peut parler ici de fécondité par recrue car celle-ci requière que l'on cumule les fécondités de tous les âges matures antérieurs : une même femelle pond plusieurs années successives. L'année donc où elle produit le maximum de poids, la cohorte femelle fournirait aussi son maximum en fécondité.

54.3. Perte d'oeufs lors de l'incubation

Le taux de perte de 45 % est probablement surestimé car des oeufs (de stade D) ont probablement été arrachés lors du chalutage.

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

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

La perte d'oeufs lors de l'incubation pourrait être un facteur de régulation de la densité du stock et un des mécanismes de fonctionnement de la relation stock-recrutement. Selon CHAPMAN et HOWARD (1979), la sortie des langoustines hors de leurs terriers est une activité liée essentiellement à l'alimentation. Nous pensons que c'est lors de cette activité qu'une prédation sur les oeufs incubés est susceptible d'intervenir. Les crevettes se sont révélées être, en laboratoire, de grands prédateurs d'oeufs (observa-

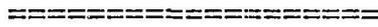
tion personnelle). De plus, le cannibalisme au niveau des oeufs existe peut-être chez la langoustine. Lorsque les langoustines sont nombreuses sur les fonds, elles doivent passer plus de temps hors de leurs terriers pour la recherche de nourriture. La prédation et le cannibalisme sur les oeufs sont alors favorisés lorsqu'elles sont "grainées". La différence observée dans les taux de perte d'oeufs lors de l'incubation pourrait provenir de conditions biologiquement distinctes : richesse des fonds en prédateurs, effort de pêche, coefficient de mortalité totale.

Le fait que les pentes des droites ne soient pas significativement différentes ne veut pas dire que la perte d'oeufs en valeur relative n'est pas une fonction de la taille. En augmentant le nombre d'observations surtout dans les grandes tailles (qui dans notre étude font quelque peu défaut); la différence peut devenir significative.

5.5. CONCLUSION

Dans le golfe de Gascogne, le nombre d'oeufs en fin de maturation ovarienne (F_1) et le nombre d'oeufs au stade D de l'incubation (F_2) sont liés à la longueur du céphalothorax de la femelle (L en mm) par les relations : $F_1 = 0,133 L^{2,700}$ et $F_2 = 0,016 L^{3,194}$. En fin de maturation ovarienne le rapport fécondité/poids augmenterait avec la taille de la femelle alors qu'en fin d'incubation il diminuerait. La perte d'oeufs lors de l'incubation serait de l'ordre de 45 %. Ce taux serait bien inférieur à celui de 75 % qui a été estimé par d'autres auteurs pour les eaux portugaises.

CHAPITRE 6



FECONDITE PAR RECRUE

6.1. INTRODUCTION

La fécondité par recrue a été introduite par LE GUEN (1971). On la définit comme étant le nombre moyen d'oeufs produits par femelle durant sa vie. Il s'agit donc d'une fécondité totale et par recrue qui est la somme des fécondités par recrue des différentes classes d'âge.

Au cours de l'existence d'une cohorte, lorsque celle-ci avance en âge, l'augmentation de fécondité individuelle parvient-elle à compenser les effets de la mortalité totale des femelles sur la fécondité par recrue ? Quelles sont parmi les classes matures celles qui, dans les conditions actuelles, contribuent le plus au renouvellement du stock : les classes les plus âgées ou les plus jeunes ? Il apparaît intéressant de calculer la part prise, dans le contexte actuel d'exploitation du stock, par chaque classe d'âge dans la reproduction du stock. Par ailleurs, nous avons observé que, durant le premier mois d'incubation, les femelles ovigères sont capturables. La pêche de ces femelles "grainées" affaiblit-elle considérablement le potentiel reproductif du stock ? Il est intéressant, enfin, de comparer la fécondité du stock dans les conditions actuelles d'exploitation à la fécondité théorique d'un stock vierge.

6.2. MATERIEL ET METHODES

62.1. Modèle de fécondité par recrue utilisé

Nous avons utilisé un modèle de rendement par simulations (CONAN et MORIZUR, 1979) programmé sur ordinateur HP 9825 et spécialement conçu pour la langoustine. Ce modèle qui permet d'évaluer la fécondité totale par recrue et les fécondités par recrue des différentes classes d'âge est ainsi construit :

- on injecte 1 000 femelles à l'âge de 2 ans que l'on suit jusqu'à l'âge de 18 ans,
- l'intégration pour chaque année est réalisée par discrétisation en découpant l'année en 100 intervalles de temps égaux,

- successivement et dans chacun des intervalles :
 1. on fait grandir les animaux si l'on se trouve en période de mue,
 2. on fait éclore les oeufs si l'on se trouve en période d'éclosion à compter de l'âge 2-3 ans,
 3. on applique simultanément les coefficients de mortalité :
 - mortalité naturelle
 - mortalité par pêche modulée par la courbe de sélectivité,
 4. on passe à l'intervalle suivant avec les femelles qui survivent.

62.2. Modifications apportées au modèle

Nous commençons l'intégration à 1 an au lieu de 2 ans car la courbe de sélectivité du maillage de 42 mm utilisé concerne des tailles assez faibles.

Nous avons été contraints de modifier le sous-programme "SELECTIVITY" du fait que la courbe de sélectivité utilisée n'est constituée que d'une seule courbe logistique et non pas de 3 branches de courbes logistiques.

62.3. Paramètres d'entrées

Trois simulations ont été effectuées sur le calculateur HP 9825 du Centre Océanologique de Bretagne :

- simulation des conditions actuelles d'exploitation,
- simulation du cas où les femelles ne seraient pas pêchées durant le premier mois d'incubation (on modifie pour cela la période d'accessibilité des femelles),
- simulation dans le cas d'un stock vierge (on applique un coefficient de mortalité par pêche nulle).

La plupart des données introduites dans cette étude ont déjà été utilisées par CONAN et MORIZUR (1979).

Les cycles biologiques étant annuels, l'unité de temps utilisée est l'année.

DATE DE NAISSANCE = 0,25 (\approx 1er avril), (CONAN, 1978).

PERIODE D'ECLOSION après une incubation qui dure 7,5 mois :

Date moyenne : 0,25 (\approx 1er avril)

Variance : 0,00325 (période étalée sur 4 mois).

CROISSANCE :

Courbe de croissance (CONAN et MORIZUR, 1979) selon le modèle de Von Bertalanffy :

t = âge en années

L = longueur du céphalothorax en mm

$$L = 56,42 (1 - e^{(-0,143 (t + 1,526))}).$$

PERIODES DE MUE :

Printemps : date moyenne = 0,39726 (\approx 23 mai)

variance = 0,00326 (période étalée sur 4 mois)

Automne : date moyenne = 0,79178 (\approx 18 octobre)

variance = 0,00034 (période étalée sur 1,3 mois)

(CONAN, 1978).

FREQUENCE DE MUE :

Une mue de printemps et une mue d'automne pour les femelles immatures d'âge \geq 1 an.

Une mue de printemps seulement pour les femelles matures (CONAN, 1978).

MATURITE à l'âge de 2 ans.

DIMINUTION DE L'ECART-TYPE de la distribution de fréquence de taille en fonction de la taille moyenne (CONAN et MORIZUR, 1979).

FECONDITE :

Nombre d'oeufs (F) de stade D (\approx 1 mois avant l'éclosion) en fonction de la longueur de céphalothorax (L) en mm selon la relation : $F = 0,016 L^{3,19}$.

POURCENTAGE DE FEMELLES MATURES participant à la reproduction = 90 %.

PERIODE D'ACCESSIBILITE DES FEMELLES A LA PECHE :

- de 0,25 à 0,68 (du 1er avril au 15 août) dans les conditions actuelles,

- de 0,25 à 0,60 (du 1er avril au 15 juillet) si l'on ne pêchait pas de femelles "grainées".

PERIODE DE PONTE :

Date moyenne = 0,54 (\approx 15 juillet).

COEFFICIENTS DE MORTALITE :

- Mortalité naturelle : 0,6 (CONAN et MORIZUR, 1979),

- Mortalité par pêche : 0,78 (CONAN et al., 1977).

COURBE DE SELECTIVITE pour un maillage de 42 mm :

$$P = \frac{1}{1 + e^{-(0,49 L - 10,64)}},$$

P étant la proportion d'individus retenus par le chalut pour la longueur de céphalothorax donnée L en mm.

TAILLE LEGALE = 24 mm de longueur de céphalothorax.

C'est la taille minimale autorisée pour les langoustines débarquées.

TAUX DE SURVIE lors des rejets à la mer = 40 %

(GUEGUEN et CHARUAU, 1975).

L'unité de temps utilisée pour l'intégration est l'année biologique. Les paramètres sont pour cette raison recentrés par rapport à la date de naissance.

6.3. RESULTATS

63.1. Part respective des différentes classes d'âge dans le renouvellement du stock

Si l'on considère que les femelles deviennent matures à l'âge de 2 ans pour une cohorte, la durée d'incubation étant de 7,5 mois environ, la première éclosion apparaît approximativement à l'âge de 3 ans (l'éclosion étant considérée comme l'instant de la naissance). Les résultats obtenus figurent dans le tableau 11. Dans les conditions actuelles de pêche, la reproduction serait assurée en majeure partie par les classes matures les plus jeunes. 70 % de la production de larves serait attribuable à l'ensemble des classes 3 et 4, la classe 3 assurant déjà à elle seule 42,5 %. La participation relative des différentes classes d'âge au renouvellement du stock est actuellement une fonction décroissante de l'âge. Pourtant la fécondité individuelle augmente avec la taille, et donc avec l'âge. Au niveau d'une population interviennent aussi les paramètres de mortalité naturelle et de mortalité par pêche qui tendent à faire diminuer, avec l'âge, la fécondité d'une cohorte. L'augmentation de la fécondité individuelle ne compenserait donc pas les effets de la mortalité totale dans le golfe de Gascogne.

A G E	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Fécondité/ recrue/ classe âge		30,42	19,58	10,90	5,61	2,73	1,27	0,58	0,25	0,11	0,05	0,02	0,01	0,00
Part %		42,5	27,4	15,2	7,8	3,8	1,8	0,8	0,4	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0

TABLEAU 11 : fécondité par recrue et par classe d'âge et participation relative en % des différentes classes d'âge au renouvellement du stock en tenant compte des conditions actuelles d'exploitation (F = 0,78).
(fécondité = nombre d'oeufs de stade D).

Dans cette étude, nous avons pris en considération le fait que les femelles grainées étaient accessibles à la pêche durant le premier mois d'incubation.

63.2. Impact de la pêche de femelles "grainées" en début d'incubation sur la reproduction du stock

Les résultats de fécondité par recrue obtenus

- dans les conditions actuelles d'exploitation,
- dans le cas où on ne pêcherait pas de femelles "grainées" sont portés dans le tableau 12.

L'actuelle pêche de ces femelles ovigères affaiblirait le pouvoir reproducteur du stock dans la proportion de 7,5 %. La production de larves provenant de ces femelles "grainées", si elles n'étaient pas capturées, permettrait d'augmenter de 8 % la production actuelle de larves par le stock.

63.3. Fécondité actuelle du stock et fécondité d'un stock vierge

Pour un stock vierge, la fécondité globale par recrue est de 165 oeufs au stade D. Elle a été obtenue en simulant un coefficient de mortalité par pêche nulle.

Dans les conditions actuelles d'exploitation, la fécondité globale par recrue est de 72 oeufs soit égale à 41 % de celle du stock vierge.

6.4. DISCUSSION

Dans les conditions de pêche actuelle, la reproduction serait assurée en majeure partie par les classes matures les plus jeunes. Aussi les fluctua-

	conditions actuelles	Cas où les femelles "grainées" ne seraient pas pêchées	
Fécondité/recrue	71,54	77,45	$\Delta = 5,91$
Variation en %	- 7,5	+ 8	

TABLEAU 12 : FECONDITES PAR RECRUE (NOMBRE D'OEUFs DE STADE D) ET VARIATIONS EN %
- dans les conditions actuelles de pêche,
- dans le cas où les femelles "grainées" ne seraient pas pêchées.

tions observées dans le recrutement selon les années pourraient s'expliquer en grande partie par le fait que la maturité sexuelle ne se produit pas à 2 ans toutes les années (chapitre 3).

Les femelles "grainées" pêchées en début d'incubation seraient susceptibles d'apporter une contribution non négligeable à la reproduction actuelle du stock. Si l'on ne pêchait pas ces femelles "grainées", la quantité de larves produites se trouverait augmentée de façon non négligeable (8 %). Mais la période de ponte est de 4 mois et une interdiction de pêche durant toute cette période n'est économiquement pas possible. Par ailleurs, une remise à l'eau des femelles "grainées" n'aurait qu'un effet minime : peu de langoustines survivraient et celles qui survivraient auraient une fécondité plus faible étant donnée la perte d'oeufs occasionnées par le chalut lors de la pêche durant le premier mois de l'incubation. La réglementation actuelle visant à interdire le débarquement des femelles "grainées" n'est pas appliquée. Les effets bénéfiques sur la reproduction pouvant résulter de son application seraient limités cependant pour les raisons que nous venons d'évoquer. Dans les conditions actuelles d'exploitation, la fécondité globale serait encore à 41 % de celle d'un stock vierge. L'exploitation actuelle ne serait donc pas dangereuse de ce point de vue.

Dans ce travail, nous avons utilisé le nombre d'oeufs au stade D de l'incubation. Ceci ne peut être considéré que comme une fécondité potentielle. En effet, nous ne prenons pas en compte l'éclosion et la vie larvaire. Or il se pourrait que ces étapes dans la reproduction du stock modifient la part des différentes classes d'âge dans le renouvellement du stock. En effet, il nous a semblé que la taille des oeufs était proportionnelle à la taille de la langoustine mère. Ce phénomène a été observé chez *Homarus americanus* par SKUD et PERKINS (1969). Quelles sont les répercussions d'une variabilité dans la taille des oeufs au niveau de la reproduction? Nous

pensons que la taille de l'oeuf peut influencer sur la durée de l'incubation (c'est-à-dire la vitesse de développement et/ou sur la survie larvaire). La durée de l'incubation pourrait augmenter avec la taille des oeufs comme relaté chez le crabe *Macropipus* (WEAR, 1974) et chez le copépode *Pseudocalanus* sp. (Mc LAREN, 1966). Si, comme observé par Mc LAREN sur *Pseudocalanus*, la taille des larves à l'éclosion s'avérait être proportionnelle à la taille des oeufs, il pourrait y avoir des incidences sur la survie larvaire : les grosses larves ayant probablement plus de chances de survie que les petites.

6.5. CONCLUSION

Dans les conditions actuelles d'exploitation, les classes d'âges matures les plus jeunes contribuent le plus à la reproduction du stock : la classe 3 contribue pour 42 %, la classe 4 pour 27 %. La fécondité globale du stock serait encore à 41 % de celle d'un stock vierge. L'actuelle pêche de femelles "grainées" affaiblit le potentiel de reproduction du stock de 7,5 %. Les études menées sur la fécondité par recrue et au stade D d'incubation ne conduisent qu'à des résultats intermédiaires sur la reproduction du stock. Le contrôle d'autres facteurs telle la taille des oeufs pourrait mener à des résultats plus réalistes.

CONCLUSION

GENERALE

C O N C L U S I O N G E N E R A L E

L'étude entreprise, concernant la reproduction de la langoustine *Nephrops norvegicus* dans les eaux du sud de la Bretagne, nous a amené à orienter les recherches dans deux principales directions: la maturité sexuelle et la fécondité. Il convient de dégager les principaux résultats de l'étude, et les voies de recherches futures qui permettraient de compléter ce travail.

1 - Critères de maturité sexuelle chez la femelle

Il existe deux définitions de la taille à maturité sexuelle : la taille minimale et la taille moyenne. La taille minimale ne présente que peu d'intérêt car elle dépend de la taille de l'échantillon. Aussi avons-nous jugé préférable d'utiliser la taille moyenne à maturité sexuelle ;

Il convient de distinguer les critères fonctionnels des critères morphologiques. Les critères fonctionnels les plus satisfaisants seraient la capacité de reproduction et la présence d'ovaires en cours de maturation. La présence de spermatophore, autre critère fonctionnel, conduit à déterminer une taille moyenne bien inférieure à celles déduites à l'aide des deux précédents critères : la femelle peut porter un spermatophore alors que ses ovaires ne sont pas encore fonctionnels (cf année 1977). La condition ovigère ne peut être utilisée pour définir une taille moyenne à première maturité. Ceci provient des effets combinés de la disparition des femelles "grainées" au niveau des captures qui - nous l'avons mis en évidence pour l'année 1978 - se produirait le premier mois de l'incubation, et de la durée de la période de ponte qui est de plusieurs mois (cf année 1978).

La taille à maturité sexuelle ne peut être évaluée à l'aide de critères morphologiques qu'en étudiant les sexes séparément et en évitant toute

comparaison entre sexes. La largeur relative de l'abdomen conduit à déterminer une taille à première maturité proche de celle résultant d'un examen des ovaires. Par contre les soies ovigères apparaissent antérieurement à la mue de puberté. De tels critères, s'ils sont moins justes et moins précis que les critères fonctionnels, présentent cependant l'avantage de mener à des études plus rapides.

2 - Age et taille à première maturité

Chez la femelle, la taille à maturité sexuelle, obtenue à l'aide des critères fonctionnels, varie selon la saison, même pour le critère "présence de spermatophore". En 1978 une chute du taux de présence de spermatophore s'est produite au cours de la saison de ponte. Une telle chute ne se produirait pas tous les ans. Il convient donc de choisir toujours la même saison pour étudier l'apparition de la maturité sexuelle à l'aide de critères fonctionnels. La taille à première maturité varierait aussi selon les années. En 1978 elle a été inférieure à 1977. Elle serait de l'ordre de 23-24 mm. L'âge à première maturité varierait aussi selon les cohortes : il serait de 2 ou 3 ans. Contrairement à 1977, l'âge à maturité sexuelle a été de 2 ans en 1978. La taille et l'âge à première maturité ne seraient donc pas déterminés génétiquement.

La taille à maturité sexuelle des mâles serait de 19 mm selon l'étude de la croissance relative en longueur du propodite de la première paire de péréiopodes.

La maturité sexuelle chez les femelles serait une fonction combinée de l'âge et de la taille. Dans le cas où on ne considère que la taille, le pourcentage de femelles matures, en fonction de la longueur de céphalothorax, se représente par une équation logistique.

3 - Reproduction en 1977 et en 1978

Il y a eu une plus grande participation des petites femelles à la reproduction en 1978 qu'en 1977. Ceci s'explique par le fait que, contrairement à l'année 1977, la classe d'âge 2 ans a atteint la maturité sexuelle. Actuellement, les classes d'âge matures contribueraient d'autant plus à la fécondité globale du stock qu'elles sont jeunes. La variation observée dans l'âge à maturité selon les cohortes doit donc vraisemblablement conduire à des variations non négligeables au niveau du recrutement.

4 - Fécondité

Le nombre d'oeufs en fin de maturation ovarienne s'exprime en fonction de la taille de la femelle par une relation de type allométrique qui n'est pas très différente des autres régions, l'Islande exceptée. La fécondité est approximativement proportionnelle au cube de la longueur. Lors de la ponte, les femelles produiraient, selon leur taille, de 500 à 6000 oeufs. 45 % de ces oeufs seraient perdus durant l'incubation pour la région Sud-Bretagne. Cette perte est très inférieure à celle enregistrée par FIGUEIREDO et NUNES (1965) dans les eaux portugaises. Elle semble donc varier d'un stock à l'autre. Il n'est pas impossible que les phénomènes de stock-recrutement interviennent à ce niveau.

L'actuel déséquilibre dans le sex-ratio en faveur des femelles n'aurait pas de grandes conséquences au niveau du taux de femelles fécondées: 90 % des femelles portent un spermatophore.

La pêche des femelles "grainées" durant le premier mois d'incubation affaiblit de 7,5 % le potentiel de reproduction du stock qui serait, dans les conditions actuelles, encore égal à celui d'un stock vierge.

5 - Etudes complémentaires à mener

Nous avons parfois, dans cette étude, été conduits à avancer des

hypothèses qu'il conviendrait de vérifier.

Certaines variations dans le taux de présence de spermatophore suggèrent que les femelles adultes non fécondées muent à l'automne. Il serait intéressant de vérifier si ces femelles muent à l'automne au même titre que les mâles et à l'inverse des femelles "grainées".

Il serait utile de poursuivre le suivi du développement ovarien et de la présence de spermatophore chez les femelles pour confirmer l'interprétation avancée quant aux variations observées. Peut-être existe-t'il un cycle pluriannuel ou une tendance à long terme dans lesquels s'intégreraient les variations observées de juillet 1976 à octobre 1978 ?

Pour compléter les études de fécondité, il importe de mieux connaître certains aspects du comportement d'accouplement tels les phénomènes de dominance. Selon HUGUES et MATTHIESSEN (1962), les mâles de grande taille, chez *Homarus americanus*, éliminent les petits des accouplements possibles avec les femelles de petite taille, diminuant d'autant le taux de réussite des accouplements de ces femelles et par conséquent le taux de femelles fécondées. Selon ces auteurs, le rapport de taille entre le mâle et la femelle influe sur les chances de succès des tentatives d'accouplement : un mâle de petite taille est plus apte à s'accoupler avec une femelle de petite taille qu'un mâle de grande taille.

Dans ce travail sur la reproduction, les conséquences d'une variation du diamètre des oeufs sur la survie larvaire n'ont pas été étudiées. Le diamètre des oeufs nous a semblé plus important chez les femelles de grande taille que de petite taille mais nous n'avons cependant pas mené d'étude biométrique dans ce domaine. Dans l'hypothèse d'un changement de réglementation sur le maillage, il est nécessaire de prendre en compte la taille des oeufs et les phénomènes de dominance dans les calculs de variations de fécondité. Il conviendrait alors d'aborder la fécondité en termes de "nombre de larves".

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- ANON, 1979. Report of the working group on the assessment of *Nephrops* stocks.
I.C.E.S., C.M. 1979/K : 2.
- BEAUMONT A. et CASSIER P., 1970. Travaux pratiques de biologie animale :
Zoologie, Embryologie, Histologie.
DUNOD 1970 - PARIS - FRANCE.
- BRANDFORD J.R., 1979. Locomotor activity and food consumption by the lobster
Homarus gammarus.
Mar. Behav. Physiol., 6 : 13-24.
- CHAPMAN C.J. et HOWARD F.G., 1979. Field observations on the emergence rhythm
of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* using different methods.
Mar. Biol., 51 : 157-165.
- CHAPMAN C.J. et RICE A.L., 1971. Some direct observations on the ecology and
behaviour of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*.
Mar. Biol., 10(4) : 321-329.
- CHARUAU A., 1978. Nouvelles données sur la sélectivité des chaluts en polyamide
dans la pêche de la langoustine.
I.C.E.S., C.M. 1978/K : 5.
- CHEUNG T.S., 1966. The development of egg membranes and egg attachment in the
shore crab, *Carcinus maenas*, and some related decapods.
J. mar. biol. Ass., U.K., 46 : 373-400.
- CHITTLEBOROUGH R.G., 1976. Breeding of *Palinurus longipes cygnus* George under
natural and controlled conditions.
Aust. J. mar. Freshw. Res., 1976, 27 : 499-516.
- CONAN G.Y., 1978. Life history, growth, production and biomass modelling of
Emerita analoga, *Nephrops norvegicus* and *Homarus vulgaris*
(Crustacea, Decapoda).
Ph. D. Thesis, University of California, San Diego, U.S.A., 349 pp.

- CONAN G., DEPOIS M.N. et CHARUAU A., 1977. Relations entre la biomasse et la production du stock de langoustines de la région Sud-Bretagne. I.C.E.S., C.M. 1977/K : 35.
- CONAN G. et MORIZUR Y., 1979. Long term impact of a change in mesh size from 45-50 to 70 mm on yield in weight and fecundity per recruit for Norway lobster populations. Is there a simple solution to a complex problem : a simulation model. I.C.E.S., C.M. 1979/K : 43.
- DUNTHORN A.A., 1967. Some observations on the behaviour and development of the Norway lobster. I.C.E.S., C.M. 1967/K : 5.
- EIRIKSSON H., 1970. On the breeding cycle and fecundity of the Norway lobster at South-West Iceland. I.C.E.S., C.M. 1970/K : 6.
- FARMER A.S.D., 1972. The general biology of *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758) (Decapoda : Nephropidae) off the Isle of Man. Ph. D. Thesis, University of Liverpool, U.K., 307 pp.
- FARMER A.S., 1974a. The development of the external sexual characters of *Nephrops norvegicus* (L) (Decapoda : Nephropidae). J. Nat. Hist., 8 : 241-255.
- FARMER A.S., 1974b. Relative growth in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda : Nephropidae). J. Nat. Hist., 8 : 605-620.
- FARMER A.S.D., 1974 c. Reproduction in *Nephrops norvegicus* (L.) (Decapoda : Nephropidae). J. Zool., London, 174 : 161-183.
- FARMER A.S.D., 1975. Synopsis of biological data on the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). F.A.O. Fisheries Synopsis n° 112 : 97 pages.

- FIELDER D.R., 1964. The spiny lobster, *Jasus lalandii* (H. Milne Edwards) in South Australia : II Reproduction.
Aust. J. mar. Freshw. Res., 15 : 133-144.
- FIGUEIREDO M.J., 1965. The spawning of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (L.) in Portuguese waters.
I.C.E.S., C.M. 1965/133.
- FIGUEIREDO M.J., 1971. Sobre a cultura de crustaceos decapodes em laboratório : *Nephrops norvegicus* (lagostim) e *Penaeus kerathurus* (camarão).
Bol. inform. Inst. Biol. marit., Lisboa, 1 : 1-17.
- FIGUEIREDO M.J. et BARRACA I.F., 1963. Contribuição para o conhecimento da pesca e da biologia da lagostim (*Nephrops norvegicus* L.) na costa portuguesa.
Notas Estud. Inst. Biol. mar., Lisb., 28 : 1-44.
- FIGUEIREDO M.J. et NUNES M.C., 1965. The fecundity of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in portuguese waters.
I.C.E.S., C.M. 1965/34.
- FIGUEIREDO M.J. et THOMAS H.J., 1967. On the biology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.).
J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 31(1) : 89-101.
- FONTAINE B. et WARLUZEL N., 1969. Biologie de la langoustine du golfe de Gascogne *Nephrops norvegicus*(L.).
Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 33(2) : 223-246.
- GUEGUEN J. et CHARUAU A., 1975. Essai de détermination du taux de survie des langoustines hors taille rejetées lors des opérations de pêche commerciale.
I.C.E.S., C.M. 1975/K : 12.
- HARTNOLL R.G., 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (decapoda : brachyura).
Crustaceana, 27(2) : 131-136.

- HASSELBLAD V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions .
Technometrics, 8 (3) : 432-444 .
- HILLIS J.P., 1979. Growth studies on the prawn *Nephrops norvegicus*.
Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 175 : 170-175.
- HOLTHUIS L.B., 1974. The lobsters of the superfamily Nephropidea of the Atlantic Ocean (Crustacea : Decapoda).
Bull. Mar. Sci., 24(4) : 723-884.
- HUGUES J.T. et MATHIESSEN G.C., 1962. Observations on the biology of the American lobster, *Homarus americanus*.
Limn. and Oceanogr., 7(3) : 414-421.
- KARLOVAC O., 1953. An ecological study of *Nephrops norvegicus* (L.) of the high Adriatic.
Izv. Inst. Oceanogr. Ribarst., 5(20) : 1-51.
- LE GUEN J.C., 1971 - Dynamique des populations de *Pseudolithus (fonticulus) elongatus* (Bowd. 1825). Poissons-Sciaenidae.
Cah. O.R.S.T.O.M., Ser. oceanogr., 9 (1) : 3 - 84.
- LÜLING K.H., 1958. Über die geschlechter und sekundären geschlechtsmerkmale bei *Nephrops norvegicus* Linnaeus (Decapoda reptantia, Nephropsidae).
Z. Fisch. N.S., 7(7/8) : 517-548.
- Mc LAREN I.A., 1956. Predicting development rate of copepod eggs.
Biol. Bull., 131 : 457-469.
- MORIZUR Y., 1979. Evaluation de la perte d'oeufs lors de l'incubation chez *Nephrops norvegicus* dans la région de Sud-Bretagne.
I.C.E.S., C.M. 1979/K : 45.
- PERKINS H.C., 1971. Egg loss during incubation from offshore Northern lobsters (Decapoda : Homaridae).
Fishery Bulletin, 69(2) : 451-453.

- PERKINS H.C. et SKUD B.E., 1966. Body proportions and maturity in female lobsters.
Am. Zool., 6 : 615.
- POULSEN E.M., 1946. Investigations on the Danish fishery for and the biology of the Norway lobster and the deep-sea prawn.
Rep. Dan. Biol. Stn, 48 : 27-49.
- RICE A. L. et CHAPMAN C.J., 1971 - Observations on the burrows and burrowing behaviour of two mud-dwelling decapod crustaceans, *Nephrops norvegicus* and *Goneplax rhomboides*.
Mar. Biol., 10 : 330 - 342.
- RICKER W.E., 1973 - Linear regressions in fishery research.
J. Fish. Res. Board Can., 30 : 409 - 434.
- SILBERBAUER B.I., 1971. The biology of the South African rock lobster *Jasus lalandii* (H. Milne Edwards). 1 - Development.
Investl. Rep. Div. Fish. S. Afr., 92 : 1-70.
- SKUD B.E. et PERKINS H.C., 1969 - Size composition, sex-ratio and size at maturity of offshore Northern lobsters.
U.S. Fish Wildl. Serv., Special Scientific Report - Fisheries n° 598 : 1 - 10.
- SNEDECOR G.W. et COCHRAN W.G., 1967. Statistical methods. Sixth edition.
Iowa State University Press, Ames. Iowa, U.S.A. : 593 pp.
- STEELE D.H. et STEELE V.J., 1969. The biology of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) in the north-western Atlantic. 1 - *Gammarus duebeni* Lillj.
Can. J. Zool., 47 : 235-244.
- STEIN R.A., MURPHY M.L. et MAGNUSON J.J., 1977. External morphological changes associated with sexual maturity in the crayfish (*Orconectes propinquus*).
Am. Midl. Nat., 97(2) : 495-502.

- TEISSIER G., 1948. La relation d'allométrie ; sa signification statistique et biologique.
Biometrics, 4 : 14-53.
- TEISSIER G., 1960. Relative growth - dans : The Physiology of Crustacea, vol.1, pp. 537-560.
Edité par T.H. WATERMAN (NEW-YORK : Academic Press).
- THOMAS H.J., 1964. The spawning and fecundity of the Norway lobster (*Nephrops norvegicus* L.) around the Scottish coast.
J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 29(2) : 221-229.
- THOMAS H.J. et FIGUEIREDO M.J., 1965. Seasonal variations in the catch composition of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) around Scotland.
J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 30 : 75-85.
- TOMLINSON P., 1970 - Program NORMSEP - Normal distribution separator.
Dans ABRAMSON N.J., FAO Fish. Techn. Pap., 101 : Computer programs for fish stock assessment.
- VINCENT A., 1973. Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne en 1969 et 1970.
Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 37(1).
- VINCENT A. et KURC G., 1969. Hydrobiologie : variations saisonnières de la situation thermique du golfe de Gascogne en 1967.
Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 33(1) : 79-96.
- WARREN P.J., 1976. Some observations on fishing practice and fish predation as factors affecting a *Nephrops* stock.
I.C.E.S., C.M. 1976/K : 13.
- WEAR R.G., 1974. Incubation in British decapod crustacea and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development.
J. mar. biol. Ass., U.K., 54 : 745-762.
- WENNER A.M., FUSARO C. et OATEN A., 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations.
Can. J. Zool., 52 : 1095-1106.

ANNEXE

TABLEAU 2 : données des relations allométriques étudiées
(x = Log. de la longueur de la carapace)

Long.Carapace (mm) Min. - Max.	N	$\sum X$	$\sum X^2$	$\sum XY$	$\sum Y^2$	$\sum Y$
	<u>Largeur de l'abdomen - FEMELLES</u>					
8,4 - 54,0	420	1 257,538 535	3 846,126 208	3 018,574 978	2 382,480 775	976,303 383
8,4 - 12,0	73	169,581 421	394,554 679	262,281 099	174,529 907	112,586 639
12,0 - 23,5	169	478,924 704	1 352,415 506	1 024,621 665	772,096 924	359,258 636
23,5 - 30,0	92	302,975 936	998,183 664	817,307 174	669,335 029	248,039 340
30,0 - 42,0	74	259,961 736	913,674 470	762,735 256	636,827 186	216,981 476
42,0 - 54,0	10	38,170 670	145,743 217	124,427 013	106,240 580	32,588 773
23,5 - 42,0	166	562,937 673	1 911,858 134	1 560,042 431	1 306,162 214	465,020 817
	<u>Longueur du propodite de P1</u>					
	<u>MALES</u>					
8,9 - 69,0	617	1 890,916 037	5 940,992 060	6 811,555 259	7 812,418 112	2 168,998 119
\leq 19,0	274	714,585 634	1 876,142 754	2 174,036 146	2 519,806 150	828,435 782
$>$ 19,0	343	1 176,330 403	4 064,849 306	4 637,519 114	5 292,611 962	1 340,562 337
19,0 - 27,0	127	398,297 408	1 250,298 195	1 404,907 561	1 578,944 514	447,516 210
27,0 - 69,0	215	775,088 556	2 605,881 390	3 223,052 458	3 703,127 744	889,799 637
	<u>FEMELLES</u>					
8,4 - 54,0	486	1 462,981 313	4 485,259 808	5 062,165 953	5 716,912 110	1 654,962 648
\leq 19,0	199	516,294 184	1 350,535 906	1 564,743 556	1 813,512 540	598,655 829
19,0 - 27,0	155	487,823 646	1 536,550 935	1 717,851 206	1 920,846 047	545,318 168
27,0 - 54,0	132	458,863 484	1 598,172 966	1 779,571 190	1 981,833 523	510,988 652

TABLEAU 3 : résultats des régressions prédictives de y en x
dans les relations allométriques étudiées avec
x = Log de la longueur de la carapace

Longueur de carapace (mm)		Degrés de Liberté	Pente	Ordonnée à l'origine	R Coefficient de corrélation
min.	max.				
		<u>Largeur de l'abdomen - FEMELLES</u>			
8,4	- 54,0	418	1,179	- 1,206	0,997
8,4	- 12,0	71	1,092	- 0,995	0,972
12,0	- 23,5	167	1,254	- 1,429	0,988
23,5	- 30,0	90	1,099	- 0,924	0,917
30,0	- 42,0	72	1,117	- 0,992	0,947
42,0	- 54,0	8	0,775	0,301	0,829
23,5	- 42,0	164	1,084	- 0,876	0,977
		<u>Longueur du propodite de P1</u>			
		<u>MALES</u>			
8,9	- 69,0	615	1,125	0,065	0,993
	≤ 19,0	272	1,078	0,212	0,983
	> 19,0	341	1,308	- 0,579	0,992
19,0	- 27,0	125	1,215	- 0,289	0,922
27,0	- 69,0	213	1,312	- 0,591	0,986
		<u>FEMELLES</u>			
8,4	- 54,0	484	0,987	0,432	0,992
	≤ 19,0	198	1,047	0,290	0,982
19,0	- 27,0	153	1,281	- 0,513	0,940
27,0	- 54,0	130	1,065	0,169	0,963

TABLEAU 8 : EFFECTIFS DES ECHANTILLONS

		LONGUEUR de CEPHALOTHORAX en mm				
Année	Mois	18,5-21,5	21,5-24,5	24,5-27,5	27,5-30,5	>30,5
1976	7	31	56	32	1	0
	8	172	135	37	8	2
	9	111	115	53	24	0
	10	23	57	34	15	2
	11	71	68	67	5	0
	12	62	30	24	6	1
1977	1					
	2	46	9	16	4	1
	3	169	118	35	20	9
	4	73	45	8	5	2
	5	206	122	46	9	0
	6	107	139	79	12	4
	7	125	122	42	2	0
	8	89	74	24	2	0
	9	65	67	31	6	0
	10					
	11	139	128	40	1	0
	12	179	98	22	3	0
1978	1	153	127	59	1	0
	2					
	3	29	52	39	12	4
	4	47	106	76	39	21
	5	144	107	95	40	6
	6	220	127	154	48	8
	7	239	136	77	37	2
	8	133	182	66	11	0
	9	110	148	76	7	0
	10	96	122	129	13	0
	TOTAL	2 839	2 490	1 361	331	62
		7 083				