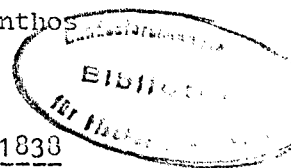


Cette communication ne doit pas être citée sans autorisation préalable de l'auteur

Conseil international
pour l'exploration de la mer

C.M. 1975/X:24
Comité des crustacés
coquillages et benthos



Age et croissance théoriques de *Pandalus borealis*, Kroyer 1838
dans l'Atlantique du Nord"

par
Bernard Fontaine *



Digitalization sponsored
by Thünen-Institut

RESUME

Afin de déterminer l'âge et la croissance de crevettes *Pandalus borealis* KROYER, 1838, nous avons adopté une forme simplifiée de la méthode de CASSIE. Trois échantillons de crevettes capturés sur les fonds du large de l'Atlantique du nord ont été analysés. Pour les fonds crevettiers de la Nouvelle-Ecosse, du Groenland et de la mer de Barents, les paramètres de l'équation de Von BERTALLANFY ont été calculés pour les mâles, les femelles et l'ensemble de la population. Les âges au moment du changement de sexe peuvent ainsi être appréciés ainsi que la durée de vie de la phase mâle et de la phase femelle.

ABSTRACT

As to estimate the prawn's age and growth *Pandalus borealis* KROYER 1838, we have adopted a reduce form of the CASSIE's method. Three prawns samples trawled on the north Atlantic offshore deeps have been studied. For the shrimp's deeps of the Nova-Scotia, Greenland and Barentz sea, the parameters of the Von BERTALLANFY's growth curves have been calculated for males, females and the whole population. Ages at the sex change can be estimated as of the wear of life of male and female phasis.

* Bernard Fontaine
Laboratoire I.S.T.P.M.
150, quai Gambetta
62200 BOULOGNE-sur-MER
France

L'absence de pièces anatomiques gardant le souvenir des croissances successives rend difficile la détermination de l'âge et de la croissance chez les crustacés. A partir d'une fréquence de distribution des tailles, la méthode de PETERSEN permet une répartition en classes d'âge sous la condition que les tailles modales puissent être distinguées. La croissance se déduit alors de l'évolution des classes modales au cours d'un cycle d'observations régulières. Chez Pandalus borealis, cette méthode a fourni les connaissances actuelles de la croissance de l'espèce pour des stocks côtiers dont il est plus facile de suivre le devenir par des échantillonnages saisonniers.

Pour les populations vivant aux accores ou dans les fosses des bancs de pêche du large et avec des échantillons provenant de captures occasionnelles, il devient nécessaire de rechercher d'autres méthodes de traitement des données. Nous allons appliquer l'une de ces méthodes et juger des résultats auxquels elle aboutit.

Méthode

La méthode que nous utiliserons a été décrite par HARDING (1948) et précisée par CASSIE (1950 et 1954) ; elle nécessite l'emploi de papier à probabilités et peut s'énoncer comme suit : sachant qu'une variable "x" est normalement distribuée, la loi des probabilités cumulées donne une courbe en S qui par un changement d'échelle sur l'axe des ordonnées, se résout en une droite. Il s'agit là d'une anamorphose et la droite obtenue est la droite de HENRY.

Notre propos étant d'isoler des classes d'âge afin de calculer à partir des tailles moyennes, les paramètres de l'équation de Von BERTALANFFY, la méthode de CASSIE va être simplifiée. La division de l'échantillon en classes d'âge et la détermination de la valeur des moyennes suffisent à l'étude de l'âge et de la croissance ; nous nous arrêterons donc au premier stade de la méthode qui donne par lecture directe sur le graphique la valeur de chacune des moyennes.

Cette méthode simplifiée va être appliquée à des échantillons de crevettes capturées dans trois régions de l'Atlantique septentrional :

- 1) en Nouvelle-Ecosse, dans l'une des fosses du plateau bordant les côtes de la province canadienne de la Nouvelle-Ecosse ;
- 2) au Groenland, aux accores des bancs de pêche du Groenland occidental ;
- 3) en Mer de Barents, dans une zone située entre le sud du Spitsberg et l'île de l'Ours.

l'étude

Après/de l'ensemble de la population, nous traiterons chacune des composantes : la population mâle, les femelles et les individus qui sont en cours d'inversion sexuelle. Pour ces derniers, on ne peut isoler qu'un nombre très restreint de classes (une ou deux) et il n'est pas possible de leur définir une courbe de croissance particulière.

Les tailles ont été mesurées au pied à coulisse, du bord orbitaire au bord postéro-médian de la carapace (Lc), au dixième de millimètre le plus proche et regroupés en classes de 0,5 millimètres. Les engins ayant servi à la capture des différents échantillons sont aussi bien des chaluts à crevettes que divers chaluts à poissons. Il ne sera pas fait état de leur influence car il serait nécessaire d'en fournir les caractéristiques et d'entrer dans des considérations qui déborderaient du cadre de cette note.

Traitement des données et résultats

Nous traiterons successivement chacune des captures en détaillant à titre d'exemple l'étude de la distribution de fréquence des tailles de la population totale du premier échantillon.

1 - Fosse du plateau continental de la Nouvelle-Ecosse.

Les chalutages effectués sur ce fond crevettier ont capturé à la fin du mois de mai 1971, 807 individus dont les tailles s'échelonnent entre 15,0 et 29,5 mm de Lc. Les pourcentages cumulés des effectifs des classes de taille sont portés sur papier à probabilités, figure 1. On obtient une ligne sinueuse qui peut être subdivisée en quatre segments en prenant les points d'inflexion A = 1,4 p. cent, B = 34 p. cent et C = 94 p. cent. Les limites de taille correspondantes vont de 15,0 à 16,5, de 17,0 à 21,5, de 22,0 à 25,0 et de 26,5 à 29,5 mm de Lc. Chacun des segments est ensuite considéré séparément et les pourcentages cumulés des effectifs des classes de taille composantes sont portés en regard de chaque classe. Par les points successifs obtenus, on ajuste une droite ; les résultats s'expriment graphiquement par quatre droites représentant les quatre classes d'âge isolées. La taille moyenne des classes est lue au point d'intersection de chacune des droites avec l'axe des 50 p. cent. L'écart type peut être obtenu en prenant les valeurs aux points d'intersection des ordonnées 2,5 et 97,5 p. cent ; on sait que ces deux valeurs déterminent un intervalle de quatre écart-types.

On a ainsi :

! Classe d'âge !	! Effectif !	! Moyenne !	! Ecart type !
! I + !	! 10 !	! 15,5 !	! 0,60 !
! II !	! 254 !	! 20,0 !	! 1,25 !
! III !	! 490 !	! 23,7 !	! 1,20 !
! IV !	! 53 !	! 26,8 !	! 1,02 !

On calcule Lc_{∞} et K en traçant la droite de WALFORD qui est ajustée par la méthode des moindres carrés, ce qui conduit à :

$$Lc_{\infty} = 41,76 \quad \text{et} \quad K = 0,187$$

La variance de Lc_{∞} est calculée par :

$$vLc_{\infty} = \left(\frac{1}{1-a}\right)^2 \cdot \frac{vLc_{t+1}}{n} + \left(\frac{\overline{Lc}_{t+1} - \overline{Lc}_t}{(1-a)^2}\right)^2 \cdot va = 0,3230$$

$$\text{L'écart_type : } \sigma = sLc_{\infty} \sqrt{vLc_{\infty}} = 0,5683$$

Ne connaissant pas l'âge de la première classe isolée, nous ne pouvons pas calculer la valeur de t_0 . Cependant, connaissant la taille moyenne d'une classe d'âge, il est possible de calculer celle de la classe précédente par la formule :

$$t(n) - t(n-1) = \frac{1}{K} \cdot \text{Log} \frac{(Lc_{\infty} - Lc(n-1))}{(Lc_{\infty} - Lc(n))}$$

La date de capture de l'échantillon se situant à la fin du mois de mai, ce qui correspond à la période d'éclosion des larves, $t(n) - t(n-1)$ est égal à 1. on a donc :

$$\begin{aligned} \text{pour } t(n) - t(n-1) = 1 \text{ et } Lc(n) = 15,5 & \quad Lc(n-1) = 10,08 \\ \text{pour } t(n) - t(n-2) = 2 \text{ et } Lc(n) = 15,5 & \quad Lc(n-2) = 3,55 \end{aligned}$$

Sachant que le dernier stade larvaire de Pandalus borealis mesure 17 mm de longueur totale (BERKELLY, 1930), soit environ 3,20 mm de Lc en prenant un coefficient de correspondance de 5,3, on admettra que la taille moyenne de 15,5 mm représente la taille des individus âgés de deux ans.

La valeur de t_0 est alors de -0,47

Pour la population mâle (tailles extrêmes de 15,0 à 24,0 mm), le calcul des paramètres de l'équation de la courbe de croissance donne :

$$Lc_{\infty} = 25,30 ; K = 0,511 \text{ et } t_0 = +0,14$$

Chez les femelles (tailles extrêmes, 22,0 et 29,5 mm) et les individus changeant de sexe (tailles extrêmes, 20,5 et 26,0 mm), il n'est pas possible d'isoler plus de deux classes d'âge dont les tailles moyennes sont respectivement 24,5 - 27,1 mm et 23,3 - 24,9 mm de Lc.

Pour la population totale et les mâles, les tailles moyennes pour chaque valeur de t , sont :

âges	t_0	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	t_6	t_7
Population totale	3,51	10,03	15,44	19,93	23,65	26,73	29,30	31,42
Population mâle	-1,91	9,17	15,82	19,81	22,21	23,64	24,51	

Les courbes de croissance théorique sont tracées à la figure 2.

Pour l'ensemble de la population, les plus grandes tailles (classes 29,0-29,5 mm) âgées de six ans vont disparaître au cours de leur septième année. Les mâles représentant 291 p. mille de la population à l'âge de trois ans commencent pour les plus grands individus à changer de sexe, mais l'inversion sexuelle intervient principalement à quatre ans, où la proportion de mâles tombe à 88 p. mille. Au niveau de l'intervention de ce phénomène, on observe qu'à âge égal, les mâles demeurent les plus petits individus. Il semble que l'inversion du sexe entraîne une accélération de la croissance, ce qui peut se justifier si l'on admet que l'inversion s'accomplit au travers d'un nombre important de mues dans un laps de temps relativement limité. Chez les femelles, les plus petites tailles vont participer à la reproduction pendant la quatrième année et assurer celle-ci jusqu'au cours de la septième année où elles disparaissent pratiquement, ne représentant plus que 29 p. mille de la population femelle.

Ces résultats peuvent être comparés à ceux que fournit SQUIRES (1968) pour les fonds côtiers de Terre-Neuve. Il décrit au mois de juillet, cinq groupes d'âge allant de deux à six ans dont les tailles sont 14, 17, 21, 25 et 28 mm de Lc. Les mâles et les individus changeant de sexe ont de deux à quatre ans et les femelles de quatre à six ans.

Le nombre de classes d'âge isolées ainsi que la composition des sexes sont identiques ; la différence de valeur ^{des} moyennes peut tenir à la localisation plus méridionale du lieu de capture.

2 - Accores des bancs de pêche à l'ouest du Groenland.

Le regroupement de plusieurs stations a donné un échantillon de 2 520 individus dont les tailles vont de 13,5 à 31,5 mm de Lc. La méthode graphique permet d'isoler cinq classes d'âge dont les tailles moyennes sont 17,7, 21,1, 24,2, 26,9 et 29,0 mm de Lc.

Les paramètres de la courbe de croissance sont :

$$Lc_{\infty} = 42,86 ; K = 0,149 \quad \text{et} \quad t_0 = -0,54$$

$$\text{avec } vLc_{\infty} = 9,350 \quad \text{et} \quad \frac{v}{K} = 3,058$$

Chez les mâles (tailles extrêmes, 13,5 - 25,5 mm), on isole trois classes d'âge de taille moyenne : 17,4, 20,8 et 23,2 de Lc, ce qui conduit aux valeurs :

$$Lc_{\infty} = 28,96 ; K = 0,348 \quad \text{et} \quad t_0 = -0,64$$

Chez les femelles (tailles extrêmes, 20,5 - 31,5), avec les moyennes 21,3, 24,5, 26,9 et 29,0 mm, on obtient :

$$Lc_{\infty} = 44,82 ; K = 0,125 \quad \text{et} \quad t_0 = -1,33$$

Pour les animaux en cours d'inversion des sexes (tailles extrêmes, 20,0 - 28,0 mm), on ne peut isoler que deux classes d'âge avec pour moyennes 22,0 et 24,3 mm de Lc.

Les valeurs correspondantes taille-âge suivantes sont reportées à la figure 3.

Agés	t ₀	t ₁	t ₂	t ₃	t ₄	t ₅	t ₆	t ₇	t ₈	t ₉
Total	3,31	8,78	13,50	17,56	21,06	24,07	26,57	28,91	30,84	32,50
Mâle	5,78	12,59	17,40	20,79	23,19	24,88	26,08			
Femelle	6,86	11,32	15,25	18,72	21,79	24,49	26,88	28,99	30,85	32,49

Les plus gros individus chez les femelles, sont âgés de huit ans et ont vécu à la date des captures environ un quart de leur neuvième année. Ils ne représentent plus à cet âge que 5 p. mille de la population totale et n'atteignent probablement pas l'âge de neuf ans.

Chez les mâles, les plus gros individus vivent une sixième année, mais ils sont dans une très faible proportion et conduisent certainement aux quelques individus de grande taille qui réalisent à six ans leur inversion sexuelle. Dans la population totale, les animaux de quatre ans représentent 303 p. mille dont 231 p. mille de mâles, 40 p. mille d'individus changeant de sexe et 32 p. mille de femelles. A cinq ans, les proportions correspondantes sont 323 p. mille dont 38 pour les mâles, 57 pour le changement de sexe et 228 pour les femelles. Le changement de sexe semble intervenir principalement à quatre ans et se terminer dans les premiers mois de la sixième année.

Les études sur l'âge et la croissance de Pandalus borealis faites par HORSTED et SHIDT (1956), sur la côte ouest du Groenland, fournissent des résultats difficilement comparables aux nôtres. Les fonds crevettiers qu'ils ont étudiés sont en effet situés dans des fjords où les conditions du milieu peuvent être très différentes de celles qui prévalent aux accores des bancs du large. Cependant, pour la côte sud-ouest du Groenland, ces deux auteurs font état de cinq à six classes d'âge avec l'inversion des sexes intervenant à quatre ans. Dans d'autres secteurs localisés plus au nord, le changement de sexe se produit à cinq ans et dans des régions intermédiaires, le phénomène se produit sur les deux ans comme nous le décrivons.

Les tailles de chaque âge ont pour valeurs approximatives compte tenu des différences dans la façon de mesurer la longueur de la carapace :
 $Lc_1 = 8,7$; $Lc_2 = 14,0$; $Lc_3 = 18,3$; $Lc_4 = 22,6$; Lc_5 ou $6 = 26,0$ mm de Lc .
 On voit qu'il y a concordance des tailles pour les deux premières années, mais qu'ensuite la croissance serait plus rapide à la côte. De plus, au delà de 26,0 mm, nous situons deux classes d'âge qui n'apparaissent pas pour les crevettes des fjords.

./...

3 - Mer de Barents.

La méthode simplifiée de CASSIE a été appliquée à un échantillon de 1 223 individus dont les tailles se répartissent entre 13,0 et 26,0 mm de Lc ; elle a permis d'isoler cinq classes d'âge. Les tailles moyennes de ces classes sont 14,3, 17,4, 19,7, 21,7 et 23,5 mm. Le calcul des paramètres de l'équation de Von BERTALANFFY donne les résultats suivants :

$$Lc_{\infty} = 31,39 ; K = 0,192 \text{ et } t_0 = -1,18$$

avec $vLc_{\infty} = 4,4915$ et $\sigma = 2,1193$

L'icolemement des classes dans la population mâle (tailles extrêmes, 13,0 - 22,0 mm) et la population femelle (tailles extrêmes, 18,0 - 26,0) donne respectivement pour chacun des sexes :

mâles : $Lc_{\infty} = 22,15 ; K = 0,477 \text{ et } t_0 = -0,23$

femelles : $Lc_{\infty} = 26,83 ; K = 0,325 \text{ et } t_0 = -0,37$

Les tailles moyennes pour chaque âge sont inscrites à la figure 4 et prennent les valeurs suivantes :

Âges	t ₀	t ₁	t ₂	t ₃	t ₄	t ₅	t ₆	t ₇	t ₈	t ₉	t ₁₀
Total	6,41	10,79	14,40	17,38	19,83	21,86	23,53	24,91	26,04	26,98	27,75
Mâle	2,30	9,82	14,49	17,39	19,19	20,31	21,01	21,44			
Femelle	3,06	9,67	14,45	17,90	20,39	22,19	23,49	24,43	25,11	25,60	25,96

On remarque que les grandes classes de tailles de l'échantillon (25,0 - 26,0 mm) sont âgées de sept à huit ans et qu'il faudrait dix ans pour que les crevettes mesurent environ 28,0 mm de Lc. Cette faible croissance peut être liée à l'absence des grandes tailles dans nos captures ; la sous-estimation des moyennes des ultimes classes d'âge se traduit par une fausse appréciation du taux de croissance au cours des dernières années de la vie.

Dans la population totale, on compte à trois ans un nombre d'individus correspondant à une proportion de 291 p. mille constituée presque exclusivement de mâles. A quatre ans, on trouve une proportion de mâles équivalente à 302 p. mille, de femelles à 33 p. mille et d'individus en cours d'inversion sexuelle à 44 p. mille. Les valeurs correspondantes à cinq ans sont de 29 p. mille pour les mâles, 132 p. mille pour les femelles et 48 p. mille pour les individus changeant de sexe. L'inversion sexuelle semble se réaliser principalement sur deux ans, à quatre et cinq ans, et prend fin à six ans pour quelques individus.

Dans cette région, les crevettes étudiées par RASINUSSEN (1953) se rapportent aux fonds côtiers du Spitsberg. Cet auteur décrit l'inversion des sexes à cinq ans : il dénombre six classes d'âge qui ont pour tailles moyennes 7,1 - 7,9, 12,3, 16,5, 19,7, 22,4 et 29,0 mm de Lc. Comparées à nos valeurs, ces moyennes sont légèrement inférieures et indiquent une croissance un peu plus lente qui peut être la conséquence de conditions climatiques moins favorables.

Conclusion

La méthode très simple que nous avons utilisée pour séparer les classes d'une distribution de fréquence polymodale n'est pas exempte de critiques liées précisément à la simplification. Les moyennes des classes d'âge sont déterminées graphiquement sans tenir compte du chevauchement entre les classes. En introduisant cette correction, on obtiendrait des valeurs plus proches de la réalité et qui permettraient une meilleure appréciation de la durée de vie. En effet, nous ne connaissons pour chaque âge, par la courbe de croissance théorique, que la taille moyenne des individus. Afin de mieux situer l'âge maximum qui peut être atteint par les crevettes d'un secteur donné, la connaissance des limites de taille par âge serait préférable.

Cependant les courbes de croissance théorique que nous avons définies pour chacune des populations s'intègrent relativement bien dans le cadre des connaissances générales de la biologie de cette espèce.

Ainsi, les taux de croissance deviennent moins importants pour les populations vivant dans les régions les plus septentrionales de l'Atlantique alors que la durée de vie y est plus longue. Cela est bien mis en évidence par les courbes de croissance des trois populations étudiées sauf pour ce qui concerne les âges de un et deux ans. Pour expliquer cette anomalie, il faut savoir que la plus petite classe d'âge isolée par la méthode graphique dans la distribution de fréquence des tailles a toujours une taille surestimée. L'effet de sélection du aux engins de captures entraîne chez les jeunes classes d'âge une plus grande proportion de grands que de petits individus ce qui se traduit par une augmentation de la valeur ^{de la} moyenne. Les tailles des premières classes d'âge des trois populations étudiées devraient donc subir un réajustement en fonction de la dimension des maillages des divers chaluts utilisés.

Le phénomène de changement de sexe est situé avec une bonne précision par cette seule étude théorique : intervenant principalement à quatre ans dans la région de Terre-Neuve, il se répartit sur quatre et cinq ans au Groenland et en Mer de Barents où il pourrait se terminer à six ans. Au moment où intervient l'inversion sexuelle, les mâles d'une classe d'âge se divisent en deux groupes qui ont des croissances différentes. Le groupe qui change de sexe réalise sa croissance annuelle dans un laps de temps plus court puisqu'il compose dans la même année la première classe de femelles et participe à la reproduction. Les individus qui vivent une année de plus en tant que mâles bénéficient d'une durée de temps plus longue ; ils peuvent poursuivre leur croissance alors que les femelles portant les oeufs ne peuvent plus grandir pendant le temps de l'incubation.

./...

La méthode simplifiée de CASSIE bien qu'approximative et nécessitant quelquefois des ajustements, permet de déterminer le type de croissance auquel peut se rattacher un échantillon de crevettes de l'espèce Pandalus borealis, capturé sur les fonds crevettiers du large. Pour ces fonds non exploités commercialement, un échantillonnage régulier n'est pas possible et l'on ne peut appliquer à la détermination de l'âge et de la croissance, une méthode classique telle la méthode de PETERSEN.

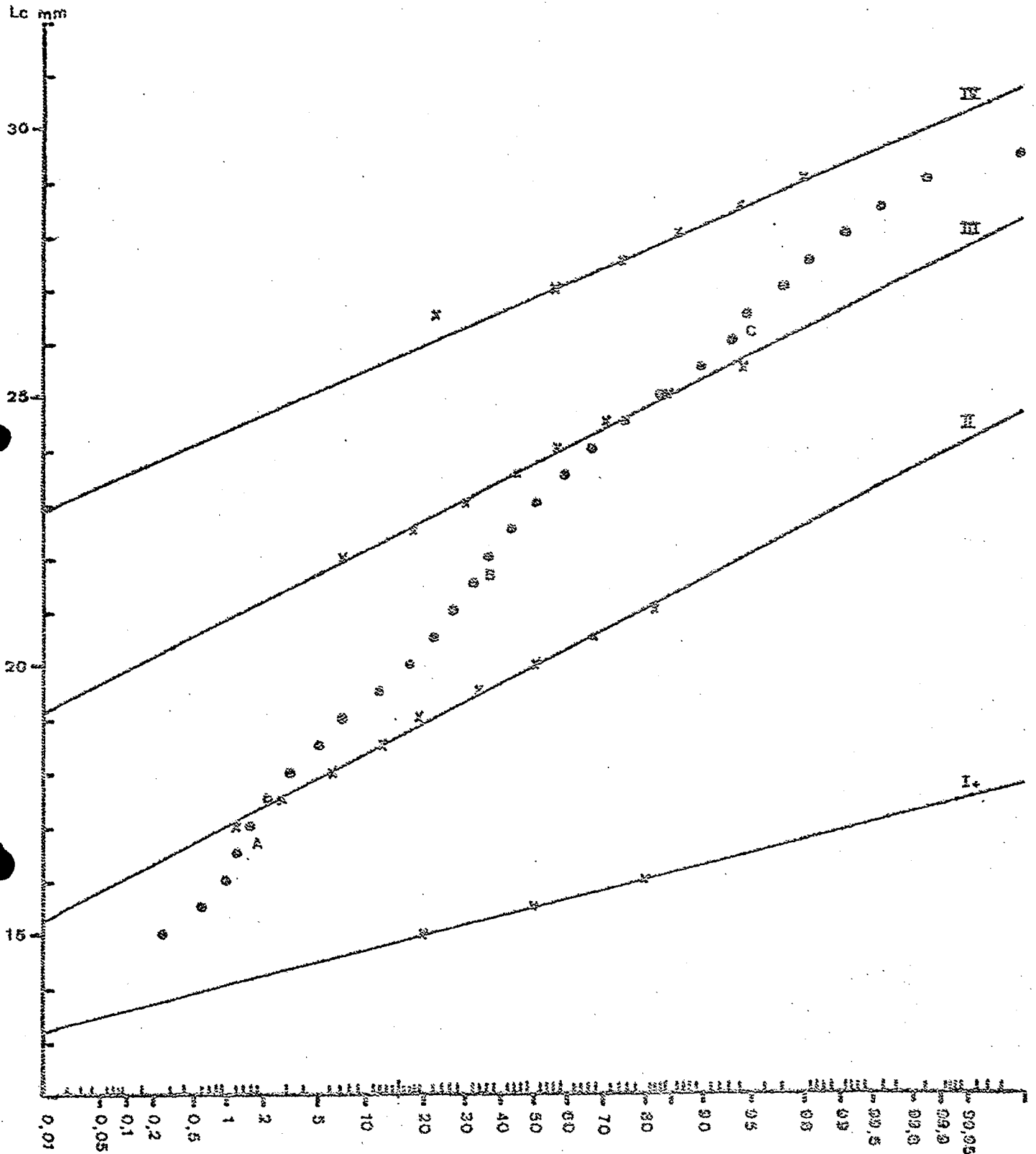


Fig. 1 : Répartition graphique des pourcentages cumulés d'une distribution de fréquence des tailles d'une population de Pandalus borealis des côtes de la Nouvelle-Écosse.

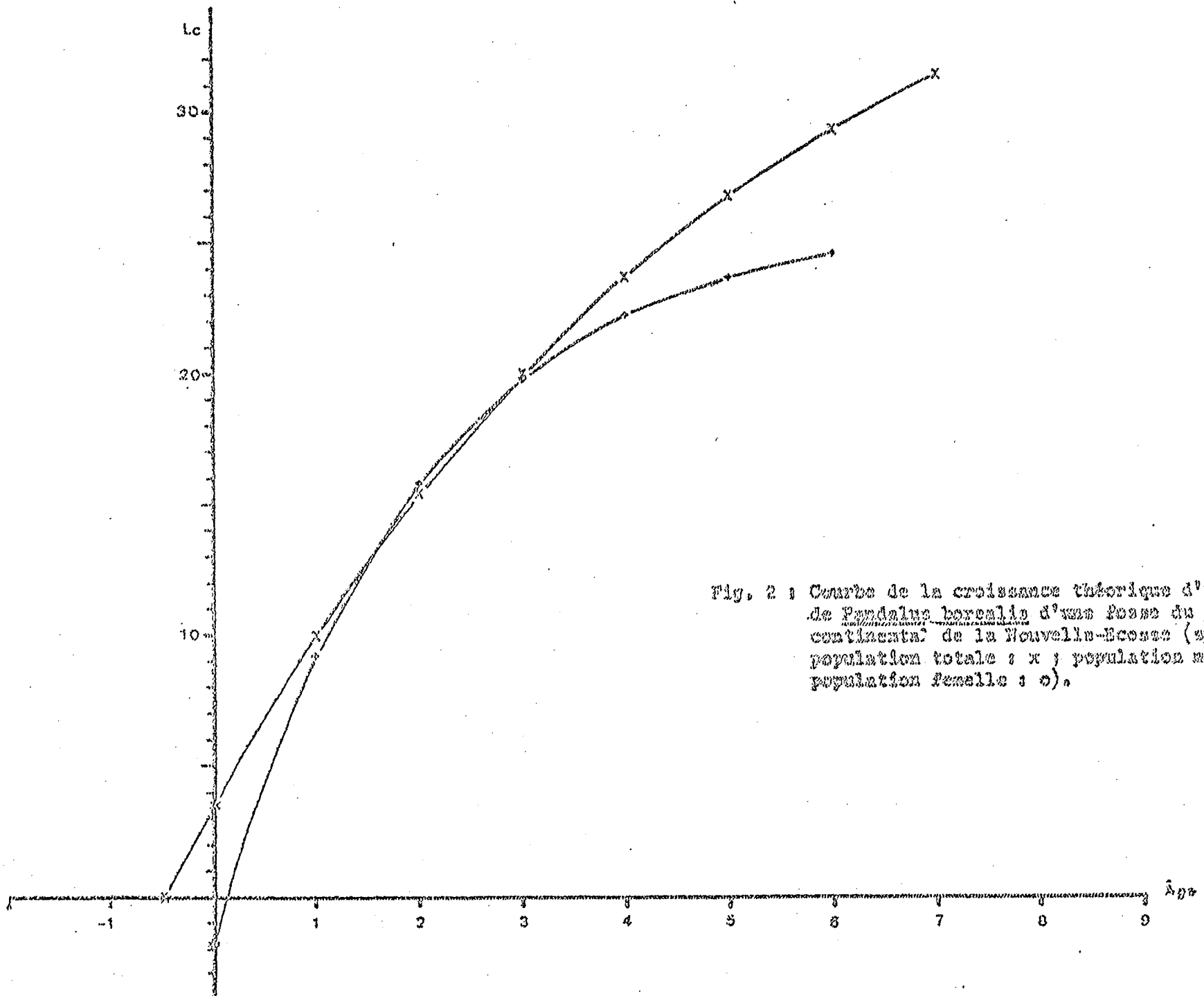


Fig. 2 : Courbe de la croissance théorique d'une population de *Pandalus borealis* d'une fosse du plateau continental de la Nouvelle-Ecosse (symboles utilisés : population totale : x ; population mâle : + ; population femelle : o).

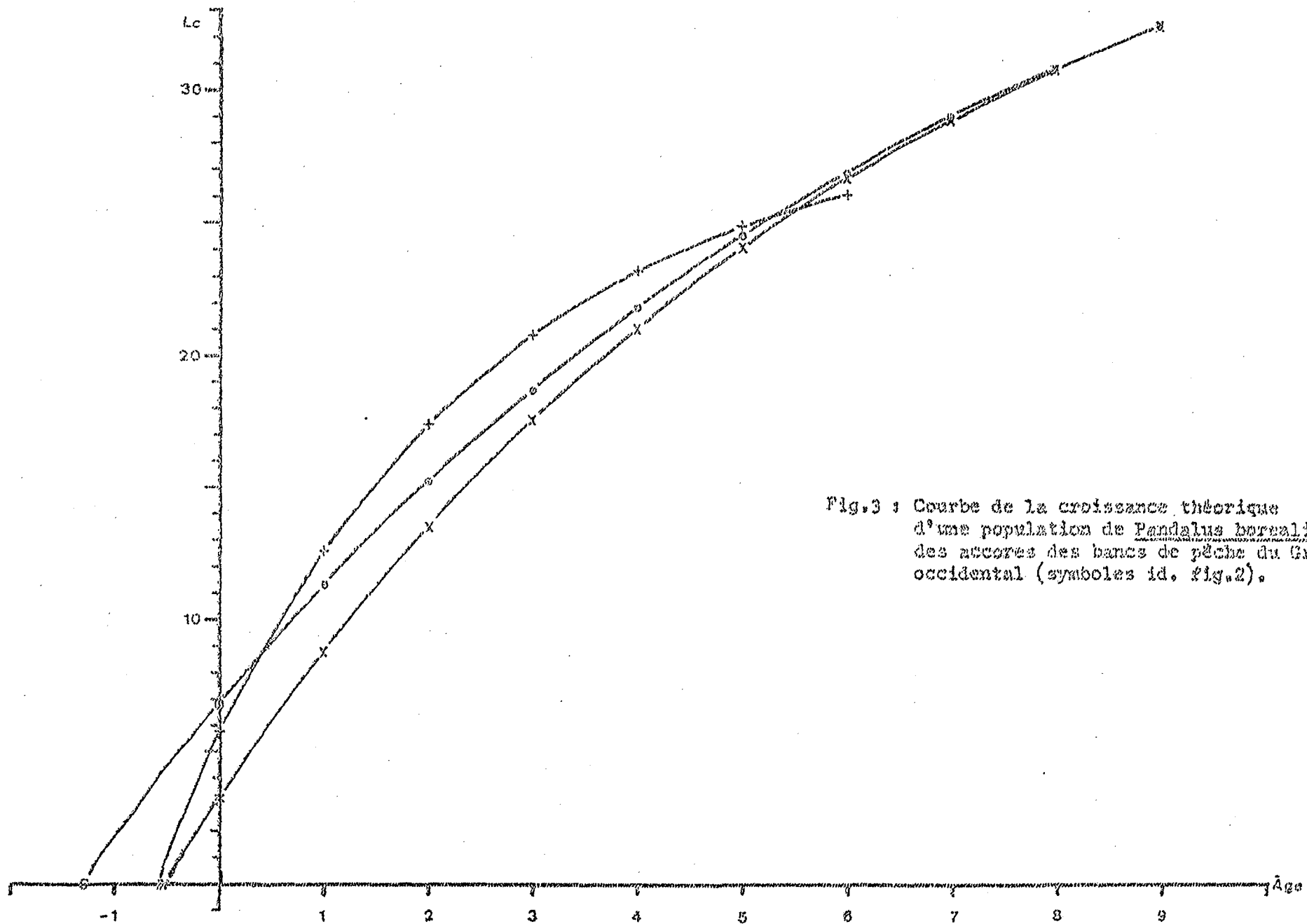


Fig.3 : Courbe de la croissance théorique d'une population de *Pandalus borealis* des accores des bancs de pêche du Groenland occidental (symboles id. fig.2).

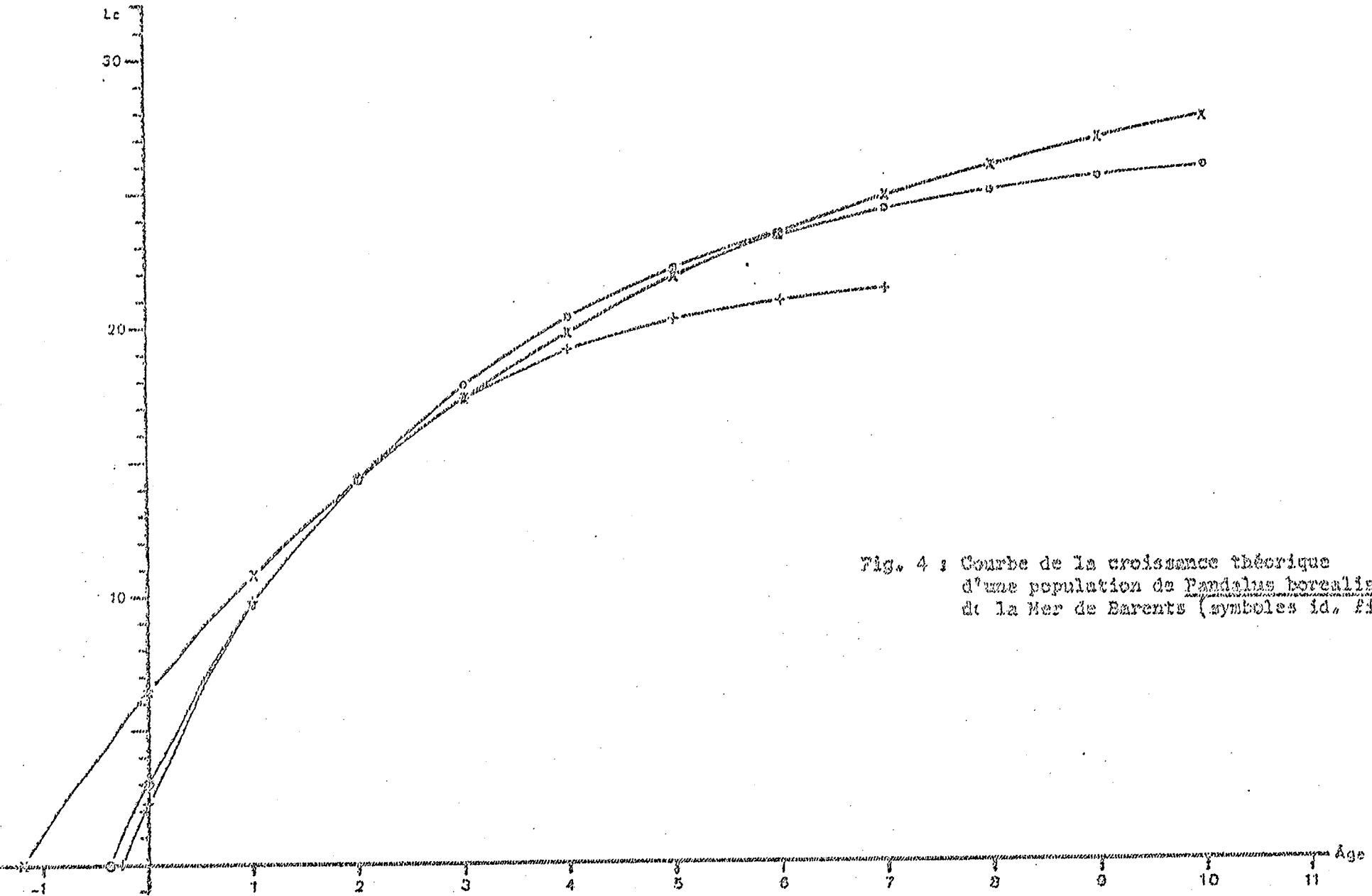


Fig. 4 : Courbe de la croissance théorique d'une population de Pandalus borealis de la Mer de Barents (symboles id. Fig.2).