

Conseil International pour
l'Exploration de la Mer.

Shellfish and Benthos Committee.
C.M. 1977/K : 34.

Croissance à la mue des langoustines : méthodes d'évaluation,
dimorphisme sexuel et variabilité géographique.

Growth at moult of Norway lobsters : methods of assessment,
sexual dimorphism and geographic trends.

par

Anatole CHARUAU* et Gérard CONAN**⁽¹⁾



* Inst. Scient. et Techn. des Pêches Maritimes, Rue François Toullec, 56100 Lorient, France

** Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France

SUMMARY.

Data on growth at moult of juvenile, male and female Norway lobsters in Biscay Bay were obtained by tagging individuals in the wild, by rearing individuals in the laboratory, and by selecting and maintaining "ready to moult" individuals in submarine cages on the fishing grounds. These data are compared with data previously published by other authors for Scotland, Ireland, Ile of Man and Portugal.

A straightforward predictive linear regression was selected as the simplest and handiest tool for modeling post moult size versus premoult size relationship. Comparisons between regression lines were obtained by two techniques : 1) Tests of significance for differences between residual variances, slopes, and elevations by analysis of variance. 2) Graphical interpretation in a plot of elevations versus slopes of the ellipses defining joint confidence regions for the different paired estimates of these parameters. The second technique proved to be the best.

It appears that there are significant differences between data of growth at moult of Norway lobsters from the different geographic localities surveyed, when males, females and juveniles are taken separately. Further, in Biscay Bay there are significant differences between males and females and between juveniles and females, and in Ireland between adults and juveniles. It is suggested that differences between sexes tend to fade away when males and females are kept in aquaria for long periods of time. A possible explanation for this would be that non reproducing females in captivity save metabolic energy for growth. Growth of females in the wild would have a tendency to be "regressive", in aquaria it would shift to "arithmetic" or "progressive" patterns according to Kurata's terminology. Growth at moult of juveniles would be for equivalent reasons more similar to male's than to female's.

(1) Le nom des auteurs est placé par ordre alphabétique.

In Biscay Bay, apart from intragroup variability (represented by residual variances of regressions) growth at moult of sphyxion tagged Norway lobsters either in the wild or kept for a short time in laboratory and of untagged lobsters either retained for a short time in submarine cages or in the laboratory did not differ significantly.

INTRODUCTION.

La croissance des langoustines en fonction du temps est complexe, elle est la résultante de la croissance à la mue et de la fréquence des mues. La première composante est la plus facile à étudier ; depuis les travaux de THOMAS (1965) en Ecosse, des observations ont été effectuées par HILLIS (1971, 73, 74) en Irlande, par FARMER (1973) à l'île de Man, par FIGUEIREDO (1975) au Portugal, et plus récemment par CHARUAU (non publié) et par CONAN (non publié) dans la région Sud Bretagne du Golfe de Gascogne. Toutes ces observations portent sur des mesures de la longueur du céphalothorax (définie comme la distance entre la cavité orbitaire et le bord postérieur de la carapace) avant et après la mue ; elles ont été obtenues soit par élevage des langoustines au laboratoire (THOMAS, 1965 ; FARMER, 1973 ; HILLIS, 1971, 1973, 1974 ; FIGUEIREDO, 1975 ; CONAN), soit par des marquages (HILLIS, 1974 ; CONAN) soit en maintenant dans des cages sous marines régulièrement contrôlées des individus préalablement sélectionnés pour être sur le point de muer (CHARUAU).

Les données sont donc hétérogènes de par leur origine géographique, de par leur méthode d'obtention et de par l'âge ou le sexe des individus en observation. Nous avons regroupé les données existantes, nous les avons complétées par des données originales et nous avons cherché à déterminer quelle était l'importance des différents facteurs d'hétérogénéité sur les paramètres de la relation linéaire établie entre les longueurs de carapace après et avant la mue.

MATERIEL ET METHODES.

Choix du modèle pour la relation entre les tailles après et avant la mue.

Plusieurs modèles ont été utilisés pour différents crustacés : certains auteurs ont ajusté une droite de régression entre les pourcentages ou les taux relatifs de croissance à la mue et les tailles initiales (en autres THOMAS, 1958 et 1965 ; SIMPSON, 1961 ; HEPPER, 1967) ou entre les gains en taille et la taille initiale (HEPPER, 1967) ou plus simplement entre la taille après la mue et la taille avant la mue (HEPPER, 1967 ; FARMER, 1973). Dans tous les cas les coefficients de corrélation sont en général de l'ordre de 0,97 pour un nombre de degrés de liberté élevés, supérieur à 23. MAUCLINE (1977) et HEPPER (1967) font remarquer que le dernier type de régression fournit en général les coefficients de corrélation les plus

élevés car la taille après la mue comprend la taille avant la mue plus le gain de taille, ce qui tend à linéariser la relation. Pour cette raison MAUCHLINE (1977) recommande de rechercher une relation entre le pourcentage de gain de taille et la taille initiale ; il propose une régression linéaire du logarithme décimal des pourcentages de gain de taille en fonction de la taille initiale.

Nous avons choisi un modèle linéaire pour la relation entre les tailles après la mue et les tailles avant la mue (HIATT, 1948). Ce modèle s'ajuste de manière très satisfaisante aux données, il est le plus simple à manier pour comparer entre eux des lots d'observations. Les modèles utilisant des gains de taille absolus ou relatifs par rapport à la taille initiale font appel aux mêmes mesures de taille initiale à la fois pour les variables en abscisse et en ordonnée ; les erreurs sur les variables en abscisse et en ordonnée ne sont donc pas indépendantes, ce qui pose de sérieux problèmes pour des comparaisons statistiques entre régressions.

La finalité de ce travail n'est pas de rechercher une "loi" biométrique transcendante basée sur des principes d'origine physiologique mais de comparer la croissance moyenne des individus à la mue dans différentes populations suivant leurs sexes et éventuellement leur âge. Ceci afin de déterminer si une même relation de croissance moyenne à la mue peut être généralisée pour des études de population à tous les stocks de langoustines dans leur milieu naturel, ou si l'on doit tenir compte d'une certaine variabilité liée au sexe, à l'âge ou à la localité géographique.

Nous avons choisi la méthode des régressions prédictives (RICKER, 1973) pour évaluer les pentes et les hauteurs des droites des L_2 (tailles après la mue) en fonction des L_1 (tailles avant la mue). L'erreur de mesure sur L_1 étant très inférieure à "l'erreur" sur L_2 qui outre une erreur de mesure comprend la variabilité de croissance entre individus.

Comparaison des droites de régression.

Les coefficients des régressions linéaires ont été en premier lieu comparés par une méthode d'analyse de variance décrite par SNEDECOR et COCHRAN (1967) et programmée par CONAN (CONAN et GUNDERSEN, 1976) en Fortran et en HPL (1). Cette méthode permet de comparer simultanément deux ou plusieurs droites ; mais elle présente l'inconvénient de faire appel à une hypothèse préalable d'homogénéité des variances résiduelles pour les différentes régressions : elle n'est pas toujours applicable. De plus, si les pentes sont significativement différentes, il n'est plus statistiquement correct de comparer les hauteurs.

(1) Ce programme peut être obtenu sur demande dans sa version Fortran ou HPL.

Une autre méthode a été mise au point, elle consiste à porter sur un même graphe les hauteurs estimées \bar{a} (i) (ordonnées) en fonction des pentes estimées \bar{b} (i) (abscisses) pour chacune des régressions i. Autour de chacun des points ainsi définis on trace les limites de la région de confiance à un niveau de probabilité α donné pour les paramètres vrais a (i) et b (i) pris simultanément. Les estimations des paramètres a (i) et b (i) n'étant pas indépendantes et ayant des variances généralement inégales, la région de confiance commune aux deux paramètres affecte la forme d'une ellipse très allongée qui contient les valeurs \hat{a} (i) et \hat{b} (i) considérées acceptables lorsqu'elles sont prises simultanément (DRAPER et SMITH, 1966). Lorsque l'on compare une ou plusieurs droites on recherche par analyse graphique si les ellipses correspondant à ces droites se recoupent entre elles ; ceci permet de vérifier si les différences entre droites sont ou non significatives. Les comparaisons peuvent être faites même si les variances résiduelles ne sont pas homogènes. Les hauteurs peuvent être comparées même si les pentes sont significativement différentes : deux ou plusieurs ellipses peuvent avoir des valeurs communes en ordonnée sans nécessairement se recouper. Par ailleurs il devient possible de comparer les positions respectives d'ellipses de jeux de données homologues lorsqu'un critère de classification supplémentaire est imposé ; par exemple, on pourra rechercher si les ellipses des mâles, des femelles et des juvéniles sont agroupées de manière semblable pour des données provenant du Golfe de Gascogne et d'Irlande. Une autre application consiste à tester si les estimations de a (i) et b (i) sont significativement différentes de constantes données A et B. (Dans le cas présent on teste si la pente est supérieure, égale, ou inférieure à l'unité). Ceci est généralement fait en procédant à un test T à partir de la variance des paramètres \bar{a} (i) ou \bar{b} (i) (Tables 1 et 2). La démarche est erronée, car on ne tient pas compte de la covariance de \bar{a} (i) et b (i). Le test T n'est pas assez conservatif, c'est-à-dire que l'on rejette trop fréquemment et à tort l'hypothèse nulle que a (i) ou b (i) sont égaux à la constante A ou B testée. Graphiquement le test T revient à vérifier si le rectangle ayant pour médianes deux segments de longueurs $2 T (d, \alpha) \sqrt{\text{Var} (\bar{a} (i))}$ et $2 T (d, \alpha) \sqrt{\text{Var} (\bar{b} (i))}$ se croisant en leur milieu au point $(\bar{a} (i), \bar{b} (i))$ et parallèles respectivement aux axes des ordonnées et des abscisses, comprend ou non des valeurs égales à A en ordonnée ou à B en abscisse (d représente ici le nombre de degrés de liberté, α le niveau de significativité). Nous avons tracé ces médianes conjointement aux ellipses de confiance sur les graphes.

Le calcul des coefficients de régression, la comparaison de ces coefficients, le tracé des ellipses de confiance ont été programmés en langage HPL sur l'ordinateur de bureau Hewlett Packard 98025 A du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne (CNEOX).

Provenance des données.

Les données dont nous disposons pour le Golfe de Gascogne sont originales. Sur un total de 4 000 langoustines mâles marquées à l'aide de fléchettes "Sphyrion" (SCARATT et ELSON, 1965), 200 individus ont été recapturés, 21 d'entre eux avaient mué (CONAN, données non publiées). En élevage au laboratoire 100 observations de croissance à la mue ont été obtenues pour des juvéniles, 41 pour des femelles et 42 pour des mâles ; 13 de ceux-ci avaient été marqués à l'aide de fléchettes Sphyrion (CONAN, données non publiées). Nous désignons arbitrairement par "juvéniles" les jeunes individus de longueur de carapace généralement inférieure à 19 mm et dont le sexe n'est pas reconnaissable par la simple observation de la morphologie des pléopodes sexuels.

Indépendamment, CHARUAU (données non publiées) obtenait 73 et 55 observations de croissance à la mue, respectivement pour des mâles et des femelles maintenus en élevage dans des cages sous marines. Le but de cette expérience était de replacer les animaux dans leur milieu naturel pour que la mue s'effectue dans des conditions normales de température, de luminosité et de pression. Des langoustines au stade D_4 du cycle d'intermue (DRACH et TCHERNIGOVITZEFF, 1968) avaient été réimmergées durant la période de mue de printemps sur les lieux même de la pêche. Les langoustines au stade D_4 présentent une coloration générale jaune-orangée caractéristique et un épaississement notable des pléopodes ; chez les femelles, le diagnostic est simplifié par le fait que l'exuviation suit de très près l'éclosion et que les pléopodes sont à ce moment recouverts de lambeaux des enveloppes des oeufs. La durée des immersions était comprise entre 17 et 32 jours, avec une moyenne de 24.3 jours.

Les données d'Irlande ont été obtenues par HILLIS (1) (1971, 73, 74) en partie par marquage, en partie par élevage au laboratoire. Les données du Portugal (FIGUEIREDO (1), 1975) proviennent d'élevages de post larves et de juvéniles nés d'oeufs incubés en laboratoire. Les données d'Ecosse (THOMAS, 1965) proviennent d'adultes élevés en laboratoire durant des périodes représentant un ou parfois plusieurs cycles de mue.

Pour les données de l'Ile de Man (FARMER, 1973) nous ne disposons pas de données numériques, mais seulement d'un graphique avec en abscisse les tailles avant la mue et en ordonnée les tailles après la mue. Les données numériques ont été reconstituées en digitalisant avec une précision de 0,1 mm les coordonnées des différents

(1) Nous remercions les Drs FIGUEIREDO et HILLIS de nous avoir autorisés à utiliser leurs données présentées au C.I.E.M. sous forme provisoire.

points sur une table "Calcomp" ; un algorithme que nous avons programmé sur ordinateur CII 10070 nous a ensuite permis de recalculer les coordonnées dans le système d'axe du graphique. Les données de FARMER (1973) proviennent d'élevages en laboratoire.

RESULTATS.

Les paramètres des régressions prédictives des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue sont présentés dans la table 1 séparément pour les juvéniles, les mâles et les femelles de chaque région géographique. Pour la région Sud Bretagne du Golfe de Gascogne, les paramètres des régressions prédictives des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue sont présentés dans la table 2 séparément pour les mâles et les femelles suivant le mode d'obtention des données.

Les résultats des comparaisons par analyse de variance entre droites de régressions caractéristiques des différentes localités géographiques sont présentés séparément pour chaque sexe dans la table 3. Lorsque les variances résiduelles n'étaient pas homogènes entre lots, les comparaisons ont été reprises en excluant le lot de données le plus différent des autres : Ile de Man dans le cas des mâles, Irlande dans le cas des femelles. Dans la majorité des cas des différences significatives ont été obtenues entre les pentes des droites. Font exception les juvéniles du Portugal et du Golfe de Gascogne dont les droites ne diffèrent ni en pente ni en hauteur et les mâles d'Irlande, du Golfe de Gascogne et d'Ecosse dont les droites diffèrent toutefois significativement en hauteur.

Les résultats des comparaisons par analyse de variance entre les droites de régression des deux sexes sont présentés séparément par région dans la table 4. Les variances résiduelles ne sont homogènes que pour les mâles et les femelles de l'Ile de Man, les mâles et les femelles d'Ecosse ; dans ces deux cas les droites ne diffèrent significativement ni en pente ni en hauteur.

Les résultats des comparaisons par analyse de variance entre droites de régression ajustées à des données obtenues par marquage, élevage au laboratoire ou dans le milieu naturel, sont présentés séparément pour chaque sexe dans la table 5. Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les mâles. Les variances résiduelles ne sont pas homogènes entre femelles en élevage au laboratoire et femelles maintenues en élevage in situ ; elles ne le sont pas non plus entre femelles et mâles maintenus en élevage in situ.

Les droites de régression des adultes n'ont jamais pu être comparées par analyse de variance à celles des juvéniles. Les variances résiduelles étant pour les juvéniles toujours très inférieures à celles des adultes.

Des ellipses de confiance ont été tracées séparément sur un même graphe pour les lots de données des mâles, des femelles et des juvéniles regroupés sur l'ensemble des régions (fig. 1a). L'ellipse des mâles ne recoupe pas celle des femelles, tandis que l'ellipse des juvéniles recoupe les deux autres. En dépit de l'hétérogénéité géographique des données ceci est un premier indice de dimorphisme de croissance entre sexes. Nous avons donc traité séparément mâles et femelles pour les analyses entre régions géographiques et entre modes d'obtention des données.

La croissance à la mue des juvéniles du Portugal est semblable à celle des juvéniles de la région Sud Bretagne (Biscay Bay), elle n'est pas non plus significativement différente de celle des juvéniles d'Irlande (fig. 1b). Par contre les juvéniles d'Irlande diffèrent de ceux de la région Sud Bretagne.

Les mâles de l'Ile de Man ne diffèrent significativement d'aucun des autres mâles (fig. 2a). Ceci peut être expliqué par le faible nombre de données en provenance de l'Ile de Man et par la variance résiduelle élevée observée autour de cette droite de régression (table 1) ; l'ellipse occupe une surface très étendue. Par contre les mâles des autres régions diffèrent significativement entre eux. Les résultats sont identiques pour les femelles des différentes régions (fig. 2b). On notera que la disposition et les surfaces respectives des ellipses dans le graphe des mâles et dans celui des femelles sont très semblables.

Pour les données d'Irlande la croissance des juvéniles diffère significativement de celle des adultes (fig. 3a). Par contre celle des mâles et celle des femelles sont homogènes en pentes et en hauteurs. Dans la région Sud Bretagne (Biscay Bay), la croissance des mâles et celle des femelles diffèrent très significativement (fig. 3b). Celle des juvéniles ne diffère pas significativement de celle des mâles. On notera que, en Irlande comme dans la région Sud Bretagne la croissance des juvéniles se rapproche davantage de celle des mâles que de celle des femelles.

Pour l'Ile de Man aucune différence n'est mise en évidence entre les sexes (fig. 4a), les ellipses de confiance étant trop vastes. Les données sont peu nombreuses et les variances résiduelles élevées. Pour l'Ecosse (fig. 4b) les croissances ne diffèrent pas non plus significativement d'un sexe à l'autre. On notera que dans les deux cas les ellipses de confiance des femelles sont beaucoup plus vastes que celles des mâles en raison du nombre de données plus faible pour les premières.

Dans la région Sud Bretagne il n'a pas été trouvé de différences significatives entre les pentes et les hauteurs des individus en élevages au laboratoire et celles des individus dans leur milieu naturel (fig. 5a, b). On notera toutefois que les positions et les surfaces relatives occupées par les ellipses des deux types de données sont semblables pour les mâles (a) et les femelles (b). Il est possible que davantage d'observations en aquarium aient permis de mettre en évidence des différences entre individus maintenus au laboratoire et individus *in situ*.

Les quatre lots de données ayant permis d'évaluer la croissance des mâles dans la région Sud Bretagne paraissent parfaitement homogènes (fig. 6) : les individus marqués ou non marqués se trouvant dans leur milieu naturel ou en élevage de laboratoire ont une croissance à la mue tout à fait semblable.

SYNTHESE ET CONCLUSION.

A première observation, des différences relativement élevées existent entre les estimations des pentes (de 0,89 à 1,11) et surtout des hauteurs (de -1,04 à 2,96) des droites de régression obtenues à partir des lots de données regroupées de par l'origine géographique, le sexe, ou l'état de maturité des individus. Une analyse plus fine tend à montrer que ces différences ne sont pas toujours significatives. Les variances résiduelles des régressions sont peu homogènes (tables 2, 3) de sorte que l'utilisation des comparaisons par analyse de variance est limitée à quelques cas. La méthode graphique des ellipses de confiance est mieux adaptée aux données. Il est vraisemblable que des différences entre sexes, entre adultes et juvéniles, entre localités géographiques existent ; mais la significativité de ces différences n'apparaît que lorsque l'on dispose d'une centaine environ de couples de données pour chacune des catégories à comparer.

Les différences entre localités géographiques (fig. 2) sont les plus nettes ; à l'exception des données de l'Ile de Man pour lesquelles le nombre d'observations est trop faible ou les variances résiduelles trop élevées (table 1) pour que l'ellipse soit bien individualisée. Les différences sont apparentes lorsque les deux paramètres, pente et hauteur sont utilisés conjointement dans les comparaisons. Il n'est pas possible de décider si ces différences ont une origine génétique explicable par l'isolement partiel des stocks étudiés, ou si il s'agit d'adaptations à des conditions d'environnements géographiques distincts, ou plus simplement si elles sont fortuites, dues à des conditions de milieu (température, nourriture) passagères.

Il n'est pas justifiable de comparer la croissance à la mue des mâles et des femelles en regroupant les lots de données relatifs à chacun des sexes sans tenir compte de l'hétérogénéité géographique (fig. 1) ; nous avons préféré effectuer

les comparaisons séparément par région. Le dimorphisme de croissance à la mue entre sexes est apparent pour les données de la région Sud Bretagne (fig. 3b). Il est indécélable pour les données d'Irlande, d'Ecosse et de l'Ile de Man.

Il est intéressant de remarquer sur ce point que les observations d'Irlande, d'Ecosse et celles de l'Ile de Man ont surtout porté sur des individus maintenus longuement en élevage, tandis que les données de la région Sud Bretagne proviennent principalement d'individus marqués dans leur milieu naturel, ou conservés durant des périodes assez courtes en élevage. CONAN et GUNDERSEN (1976) ont montré que la croissance de homards femelles maintenus en élevage durant de longues périodes tendait à se rapprocher de celle des mâles. Les pentes des droites, inférieures à l'unité dans le milieu naturel, devenaient égales ou plus élevées que l'unité en aquarium : suivant la terminologie de KURATA (1962), la croissance de "régressive" devenait "arithmétique" ou "progressive". Ceci vraisemblablement parce que la part importante d'énergie métabolique qui est habituellement chez les femelles consacrée à la reproduction, était en élevage utilisée pour les besoins de la croissance. Pour les langoustines on observe de même que lorsque les différences de croissance entre sexes sont significatives, la pente de la droite des femelles est plus faible que celle de la droite des mâles ; cette pente est significativement inférieure à l'unité pour les données des femelles de la région Sud Bretagne dans leur milieu naturel (fig. 5b).

Il semble que la croissance à la mue des juvéniles puisse différer de celle des adultes (fig. 3a, 3b) ; elle se rapproche davantage de celle des mâles que de celle des femelles. A partir de leur maturité, les femelles consacraient à la reproduction une part d'énergie métabolique plus importante que les mâles, ce qui expliquerait cette dissociation.

Il n'a pas été possible de différencier la croissance à la mue des mâles ou des femelles selon l'origine ou la méthode d'obtention des données dans la région Sud Bretagne (fig. 5, 6). On notera toutefois, sans que ceci soit significatif, que la pente de la droite des femelles en élevage au laboratoire est plus forte, plus proche de l'unité que celle des femelles dans leur milieu naturel (fig. 5b, table 2).

En conclusion, il apparait que des différences significatives existent entre les croissances à la mue des langoustines provenant des différents stocks étudiés lorsque l'on traite séparément les adultes des deux sexes et les juvéniles. Les mâles ont dans toutes les régions une pente supérieure à l'unité (croissance "progressive" selon la terminologie de KURATA, 1962). La pente est significativement supérieure à 1 pour les données de la région Sud Bretagne. Les femelles tendent à avoir

une croissance "régressive" dans leur milieu naturel ; cette croissance pourrait devenir "arithmétique" ou "progressive" en élevage lorsque la reproduction ne se produit pas. Les mâles et les femelles ont donc des croissances à la mue vraisemblablement distinctes dans leur milieu naturel. La croissance des juvéniles serait assez proche de celle des mâles et diffèrerait de celle des femelles.

BIBLIOGRAPHIE

- CONAN, G. et K.R. GUNDERSEN, 1976. Growth curve of tagged lobsters (*Homarus vulgaris*) in Norwegian waters as inferred from relative increase in size at moulting and frequency of moult. ICES Special Meeting on Population Assessments of Shellfish Stocks. Contribution n° 5. Journal du Conseil. (sous presse).
- DRACH, P. et C. TCHERNIGOVITZEFF, 1968. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. Vie et Milieu, 8, 3 : 595-610.
- DRAPER, N.R. et H. SMITH, 1966. Applied regression analysis. John Wiley and Sons, Inc. New York, London, Sydney, 407 p.
- FARMER, A.S., 1973. Age and growth in *Nephrops norvegicus* (Decapoda Nephropidae). Mar. Biol., 23 : 315-325.
- FIGUEIREDO, M.J., 1975. Some studies on the growth of early post-larvae of *Nephrops norvegicus* (L.) reared from the egg. ICES C.M. 1975/K : 16 (mimeo), 7 p.
- HEPPER, B.T., 1967. On the growth at moulting of lobsters (*Homarus vulgaris*) in Cornwall and Yorkshire. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 47 : 629-643.
- HIATT, R.W., 1948. The biology of the lined shore crab *Pachygrapsus crassipes* Randall. Pacif. Sci., 2 : (3) 135-213.
- HILLIS, J.P., 1971. Growth studies in *Nephrops*. ICES C.M. 1971/K : 2 (mimeo), 6 p.
- HILLIS, J.P., 1973. Continued growth studies on captive *Nephrops norvegicus*. ICES C.M. 1972/K : 27 (mimeo), 5 p.
- HILLIS, J.P., 1974. Observations on the growth of *Nephrops norvegicus* 1973-74. ICES C.M. 1974/K : 8 (mimeo), 3 p.
- KURATA, H., 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. Bull. Hokkaido reg. Fish. Res. Lab., 24 : 1-115.

- MAUCHLINE, J., 1977. Growth of shrimps, crabs and lobsters an assessment . J. Cons. int. Explor. Mer, 37 : 162-169.
- RICKER, W.E., 1973. Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Bd Canada, 30 : 409-434.
- SCARRAT, D.J. et P.F. ELSON, 1965. Preliminary trials of a tag for salmon and lobsters. J. Fish. Res. Bd Canada, 22 : 421-423.
- SIMPSON, A.C., 1961. A contribution of the bionomics of the lobster (*Homarus vulgaris* Edw.) on the coast of North Wales. Fish. Invest., London, 2, 23, (7) 28 p.
- SNEDECOR, G.W. et W.G. COCHRAN, 1967. Statistical methods. Iowa State Univ. Press, Ames Iowa, 593 p.
- THOMAS, H.J., 1958. Observations on the increase in size at moulting in the lobster (*Homarus vulgaris* M. Edw.). J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 37 : 603-606.
- THOMAS, H.J., 1965. The growth of Norway lobster in aquaria. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer, 156 : 209-217.

	JUVENILES			MALES				FEMALES			
	Portugal	Ireland	Biscay Bay	Ireland	Biscay Bay	Ile of Man	Scotland	Ireland	Biscay Bay	Ile of Man	Scotland
a	1.370035	.583643	1.061913	.464126	.98869	1.146978	1.584386	.445531	2.76132	2.069895	.595368
b	0.891880	1.077968	.980047	1.036939	1.04850	1.024869	1.022915	1.026889	.96435	.972756	1.049117
N	28	28	100	38	118	31	127	15	114	14	30
ΣL_1	128.2	298.3	1027	824.7	3411.3	1039.2	4363.2	327.9	3121.6	362.6	957.7
ΣL_1^2	601.54	3621.07	10833.92	19660.91	100854.85	36809.56	155057.74	8172.75	87034.08	9472.46	31629.15
$\Sigma L_1 L_2$	712.14	4077.5	11708.34	20769.92	109118.63	38916.91	165523.89	8538.6	92550.9	9964.94	33752.85
ΣL_2^2	846.99	4597.45	12668.27	21968.22	118169.5	41197.88	176798.18	8922.98	98496.55	10490.69	36039.56
ΣL_2	152.7	337.9	1112.7	872.8	3693.4	1100.6	4664.4	343.4	3325.1	381.7	1022.60
R	.902395	.995352	.978977	.993211	.97885	.987966	.991663	.999158	.98074	.956435	.991481
Residual variance	.101623	0.185407	.121949	.722231	.92603	1.751318	.728724	.137445	.56773	.595995	.716490
Var. (a)	.149874	0.054112	.046094	.211985	.35390	1.054048	.172558	.074525	.27838	4.971061	.715222
Var. (b)	.006976	0.000418	.000425	.000410	.00041	.000888	.000141	.000137	0.00036	0.007347	.000678
Covar. (a, b)	-.031941	-0.004458	-0.004369	-0.008892	-0.01293	-0.029758	-0.004856	-0.002990	-0.01759	-0.190289	-0.021656
t test for $b \neq 1$	-1.294483	3.811634	-0.967320	1.824891	2.395244	.834689	1.927517	2.299161	-1.878920	-0.317839	1.885780
$\alpha =$.206878	.000763	.335765	.076325	.018210	.410716	.056184	.038719	.062855	.756070	0.069739

Table 1 - Parameters of regressions of post moult vs premoult sizes by sexes and geographic localities. $L_2 = a + b L_1$

SEX	MALES				FEMALES	
	Wild		Aquarium		Wild	Aquarium
	Tagged	Cages	Tagged	Untagged	Cages	Untagged
a	3.487297	1.381889	-0.009432	-1.044013	2.965023	1.98694
b	.960936	1.038514	1.092569	1.112194	.956671	.99489
N	21	55	13	29	73	41
ΣL_1	648.5	1547.4	375.1	840.3	2052.8	1068.8
ΣL_1^2	20165.75	44820.28	10991.81	24877.01	58833.88	28200.2
$\Sigma L_1 L_2$	21639.5	48684.81	12003.55	26790.77	62371.24	30179.66
ΣL_2^2	23244.08	52935.5	13113.27	28876.65	66158.27	32338.28
ΣL_2	696.4	1683.0	409.7	904.3	2180.30	1144.8
R	.926135	.982454	.987945	.981975	.987944	.94734
Residual variance	1.124188	.942236	.438826	.897222	.350724	.98136
Var. (a)	7.741197	.597596	2.198974	1.456058	.255107	1.99460
Var. (b)	.008061	.000733	.002601	.001697	.000317	.00290
Covar. (a, b)	-0.248945	-0.020632	-0.075041	-0.049183	-0.008901	-0.07710
t test for $b \neq 1$	-0.435085	1.422222	1.556896	2.723199	-2.435421	-.09489
$\alpha =$.668403	.160821	.147781	.011192	.017388	.924888

Table 2 - Biscay Bay : Parameters of regressions of post-moult vs premoult sizes for different sources of data.

$$L_2 = a + b L_1$$

SEX		JUVENILES		MALES		FEMALES	
Geographic localities compared		Portugal vs Ireland vs Biscay Bay	Portugal vs Biscay Bay	Ireland vs Biscay Bay vs Ile of Man vs Scotland	Ireland vs Biscay Bay vs Scotland	Ireland vs Biscay Bay vs Ile of Man vs Scotland	Biscay Bay vs Ile of Man vs Scotland
Res. variances	χ^2 or 2 tailed F	2.73629	1.20001	11.48646	1.97678	9.20710	.62229
	Dg of freedom	2	98/26	3	2	3	2
	α	.254579	.609581	.009366 *	.372175	.026660 *	.732607
Slopes	1 tailed F	7.64961	.91566	.42845	.66438	3.08457	3.82891
	Dg of freedom	2/150	1/124	3/306	2/277	3/165	2/152
	α	.00024 ***	.340479	.732757	.515411	.028886 ***	.023859 ***
Elevations	1 tailed F	23.65567	.79662	9.35132	12.57111	6.18817	4.69485
	Dg of freedom	2/152	1/125	3/309	2/279	3/168	2/154
	α	$1.13 \cdot 10^{-9}$.373821	.000006	.000006	.000517	.010490

* $\alpha < .05$: Since residual variances are not homogeneous, neither slopes nor elevations can be compared.

*** $\alpha < .05$: Elevations cannot be compared.

Table 3 - Data obtained from different geographic localities :
 comparison of regression equations by variance analysis.

Geographic localities		IRELAND	BISCAY BAY	ILE OF MAN	SCOTLAND
Res. variances	F test (2 tailed)	5.25471	1.63112	2.93848	1.04687
	Dg of freedom	36/13	116/112	29/12	125/28
	α	2.58353 10^{-03} *	9.64487 10^{-03} *	.052207	.927608
Slopes	F test (1 tailed)	.11397	8.66613	.14973	.90022
	Dg of freedom	1/49	1/228	1/41	1/153
	α	.737111	3.57709 10^{-03} **	.700795	.344219
Elevations	F test (1 tailed)	1.09072	24.65788	1.07149	.56127
	Dg of freedom	1/50	1/229	1/42	1/154
	α	.301335	1.33792 10^{-06}	.306533	.454892
* $\alpha < .05$: Since residual variances are not homogeneous, neither slopes nor elevations can be compared.					
** $\alpha < .05$: Elevations cannot be compared.					

Table 4 - Comparison of Male versus Female regression equations by variance analysis.

SEX		MALES				FEMALES	MALES, FEMALES
Methods compared		Aquarium vs Wild (1+2) vs (3+4)	Aquarium : 1 : tagged vs 2 : untagged	Wild : 3 : tagged vs 4 : cages	All categories : 1 vs 2 vs 3 vs 4	Aquarium vs Wild (cages)	Wild (cages) : Males vs Females
Res. variances	χ^2 or 2 tailed F	F = 1.26808	F = 2.04460	F = 1.19311	$\chi^2 = 2.75971$	F = 2.79810	F = 2.68654
	Dg of freedom	74/40	27/11	19/53	3	39/71	53/71
	α	.415991	.212691	.596565	.43017558	.000165*	.000113**
Slopes	1 tailed F	3.35238	.17994	.76456	1.24694	.65924	6.60297
	Dg of freedom	1/114	1/38	1/72	3/110	1/110	1/124
	α	.069720	.673817	.384813	.296310	.418582	.011365***
Elevations	1 tailed F	.13813	2.61911	1.03433	1.32755	.05678	25.70522
	Dg of freedom	1/115	1/39	1/73	3/113	1/111	1/125
	α	.710831	.113644	.312503	.268981	.812099	.000001

* $\alpha < .05$: Since residual variances are not homogeneous, neither slopes nor elevations can be compared.

** $\alpha < .05$: Elevations cannot be compared.

Table 5 - Biscay Bay : Different methods used for obtaining data,

Comparison of regression equation by variance analysis.

LEGENDE DES FIGURES

- Figure 1 : Ellipses de confiance pour les pentes et les hauteurs des droites de régression des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue. Niveau de probabilité $\alpha = 5\%$.
- a) Données regroupées suivant le sexe ou l'état de maturité sans tenir compte de la provenance géographique.
 - b) Données concernant les juvéniles du Portugal, d'Irlande, et de la région Sud Bretagne.
- Figure 2 : Ellipses de confiance pour les pentes et les hauteurs des droites de régression des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue. Niveau de probabilité $\alpha = 5\%$.
- a) Données concernant les mâles, traitées séparément pour chaque région étudiée.
 - b) Données concernant les femelles, traitées séparément pour chaque région étudiée.
- Figure 3 : Ellipses de confiance pour les pentes et les hauteurs des droites de régression des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue. Niveau de probabilité $\alpha = 5\%$.
- a) Données d'Irlande traitées séparément par sexe ou état de maturité.
 - b) Données de la région Sud Bretagne traitées séparément par sexe ou état de maturité.
- Figure 4 : Ellipses de confiance pour les pentes et les hauteurs des droites de régression des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue. Niveau de probabilité $\alpha = 5\%$.
- a) Données de l'Ile de Man traitées séparément par sexe.
 - b) Données d'Ecosse traitées séparément par sexe.
- Figure 5 : Ellipses de confiance pour les pentes et les hauteurs des droites de régression des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue. Niveau de probabilité $\alpha = 5\%$. Données de la région Sud Bretagne.
- a) Données concernant les mâles, traitées séparément pour les individus.
1. dans leur milieu naturel, 2. en aquarium.
 - b) Données concernant les femelles, traitées séparément pour les individus.
1. dans leur milieu naturel, 2. en aquarium.

Figure 6 : Ellipses de confiance pour les pentes et les hauteurs des droites de régression des tailles après la mue en fonction des tailles avant la mue. Niveau de probabilité $\alpha = 5\%$. Données concernant les mâles de la région Sud Bretagne, traitées séparément suivant les techniques d'obtention :

1. marquages dans le milieu naturel,
2. cages dans le milieu naturel,
3. marquages en aquarium,
4. en aquarium sans marquages.

ALL AREAS : SEX DIFFERENCES

- 1 : JUVENILES
- 2 : MALES
- 3 : FEMALES

ELEVATION

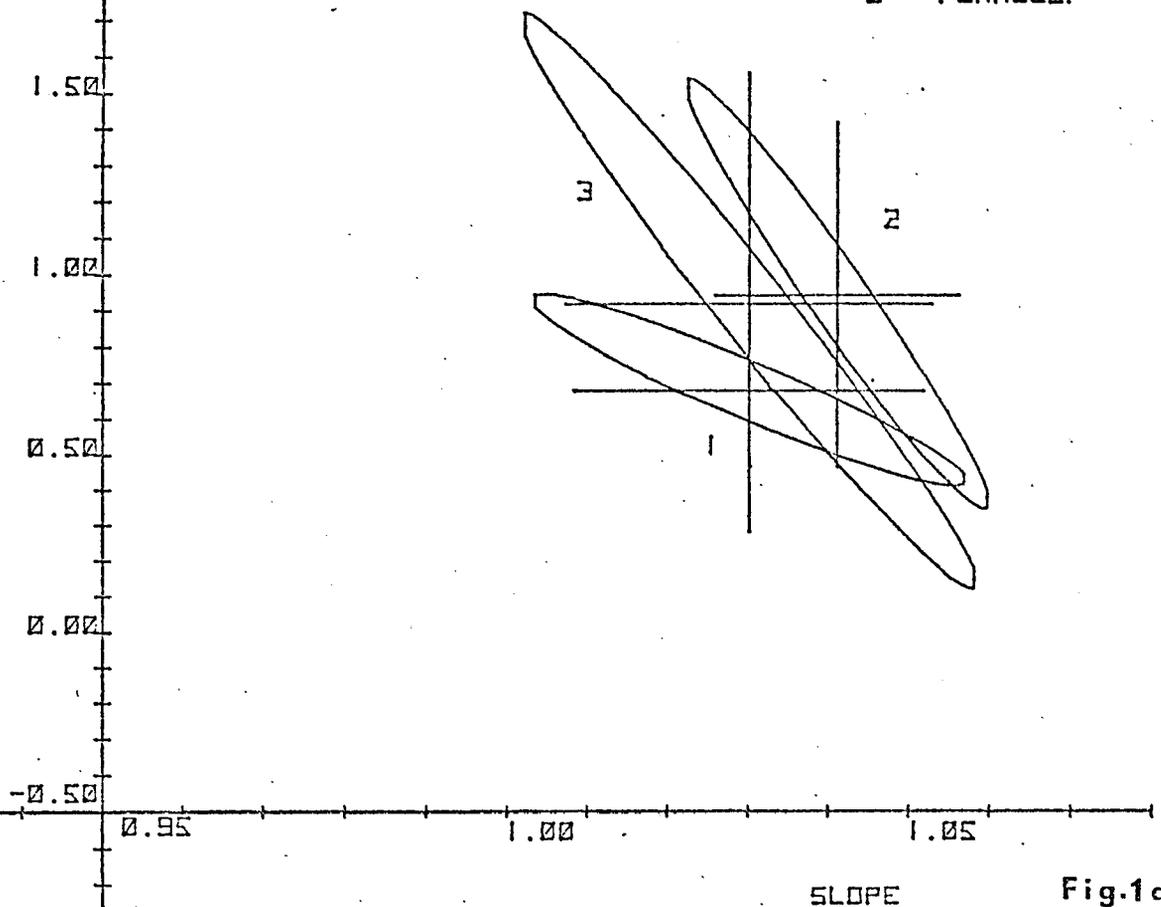


Fig.1a

JUVENILES : GEOGRAPHIC DIFFERENCES

- 1 : PORTUGAL
- 2 : IRELAND
- 3 : BISCAY BAY

ELEVATION

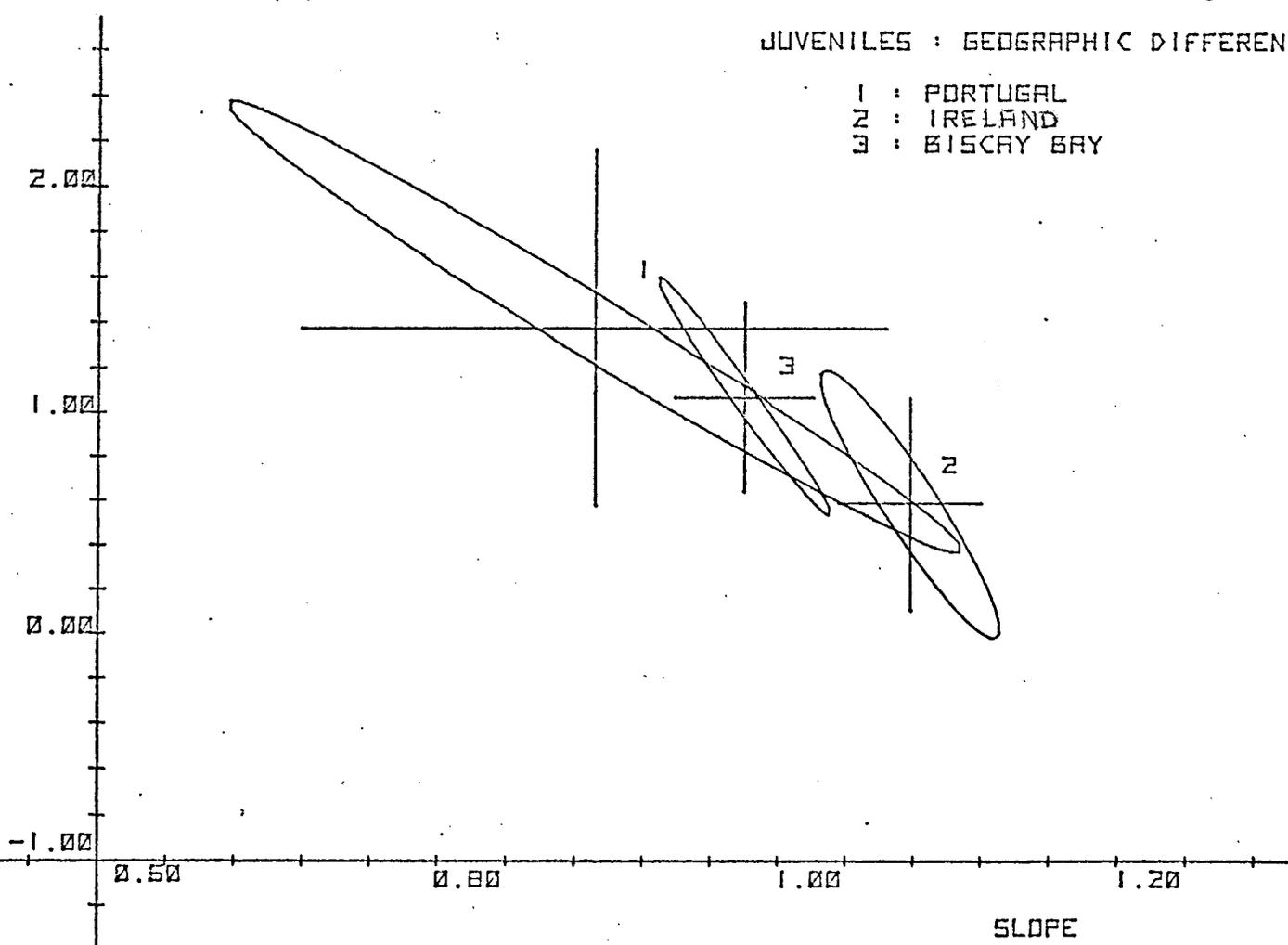


Fig.1b

MALES : GEOGRAPHIC DIFFERENCES

- 1 : IRELAND
- 2 : BISCAY BAY
- 3 : ISLE OF MAN
- 4 : SCOTLAND

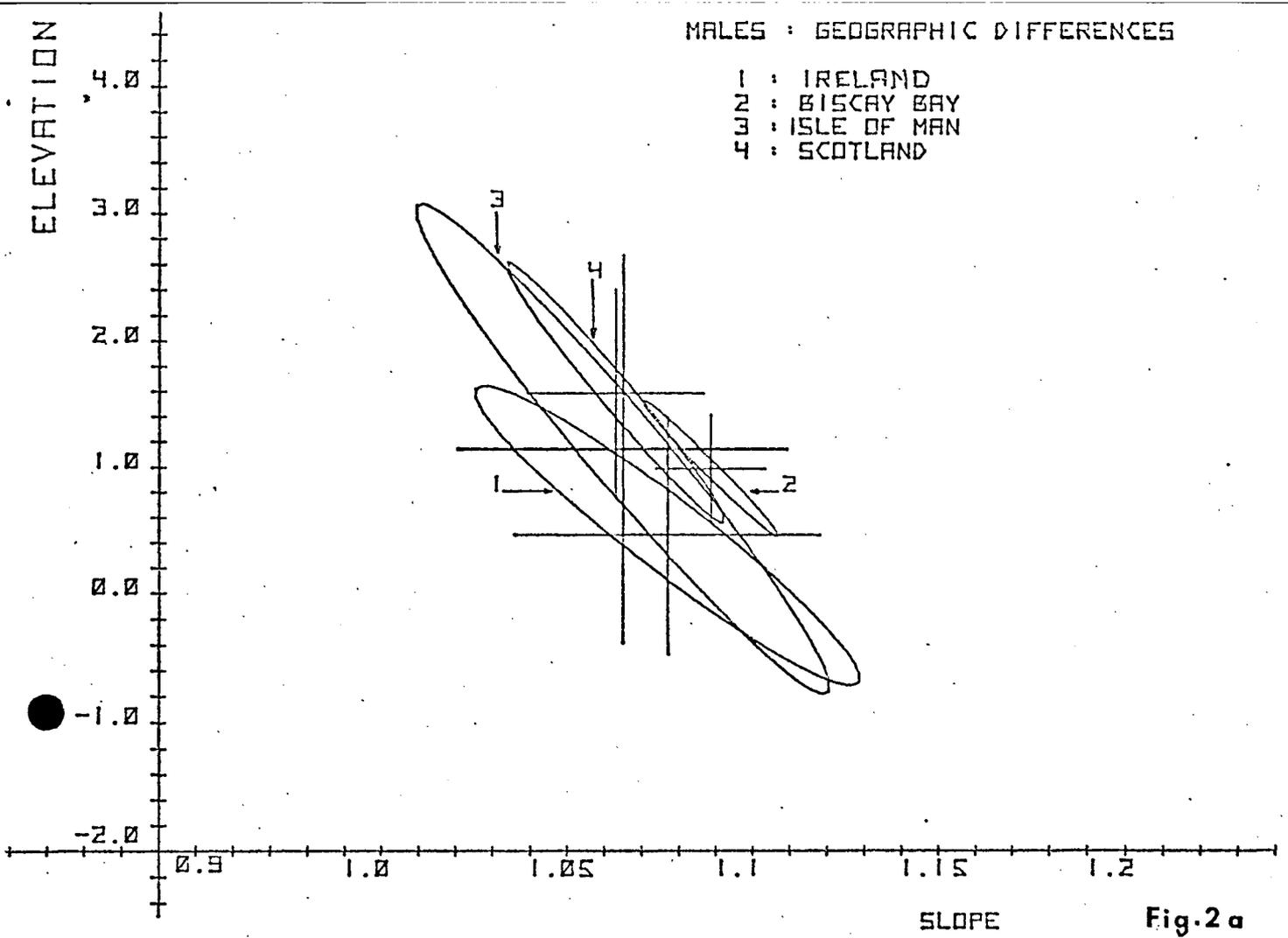


Fig.2 a

FEMALES : GEOGRAPHIC DIFFERENCES

- 1 : IRELAND
- 2 : BISCAY BAY
- 3 : ISLE OF MAN
- 4 : SCOTLAND

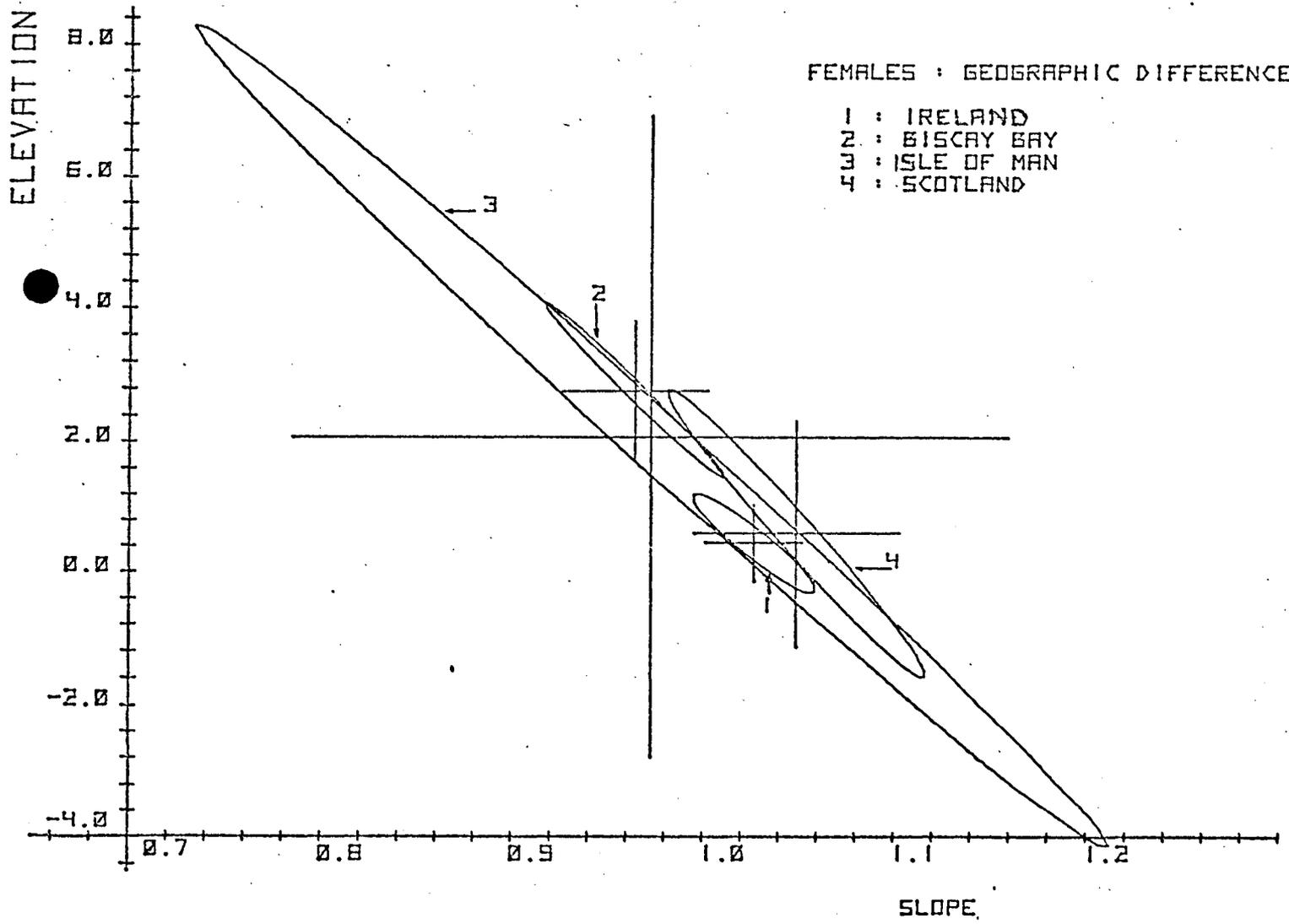
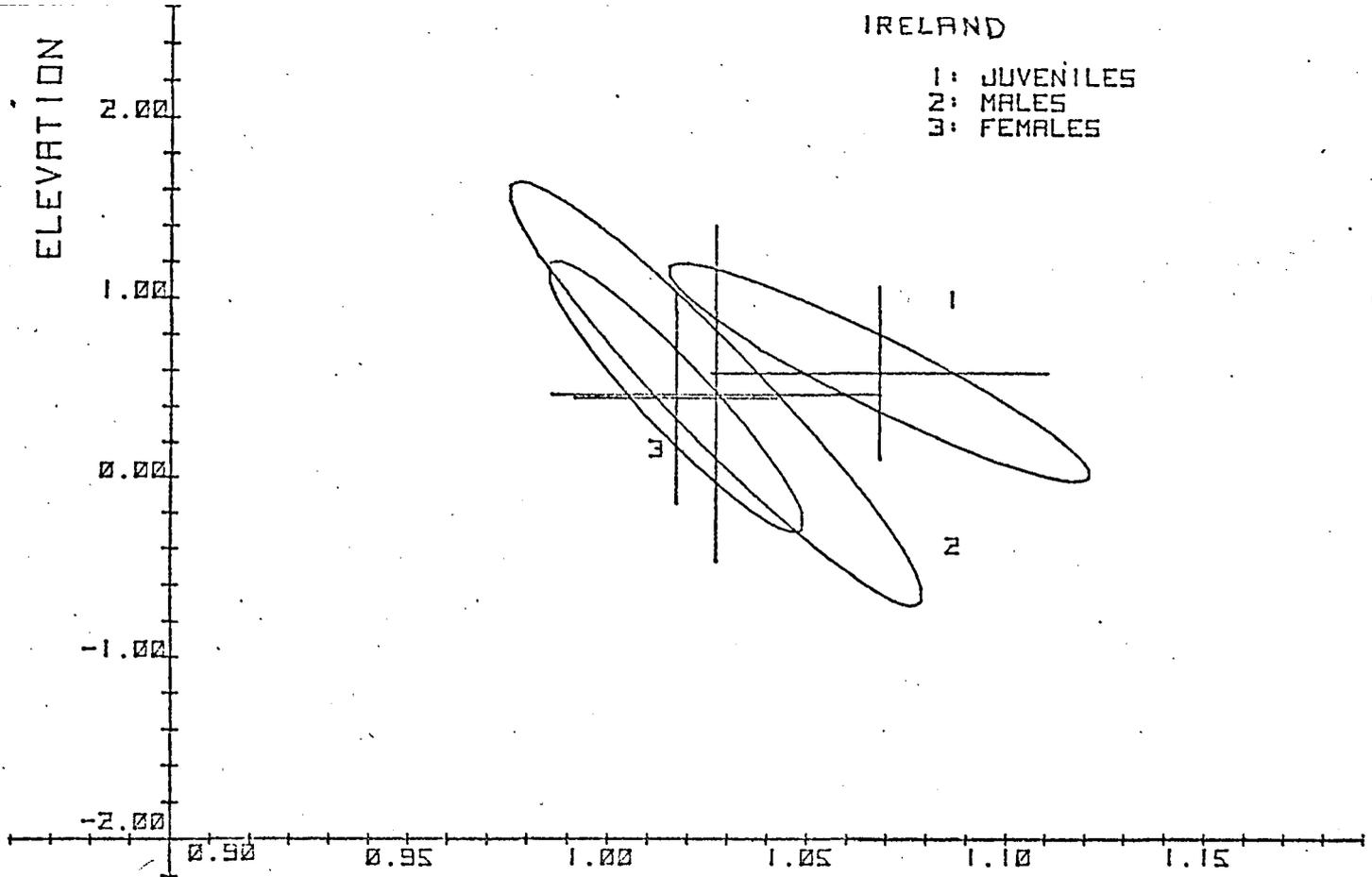


Fig.2 b

IRELAND

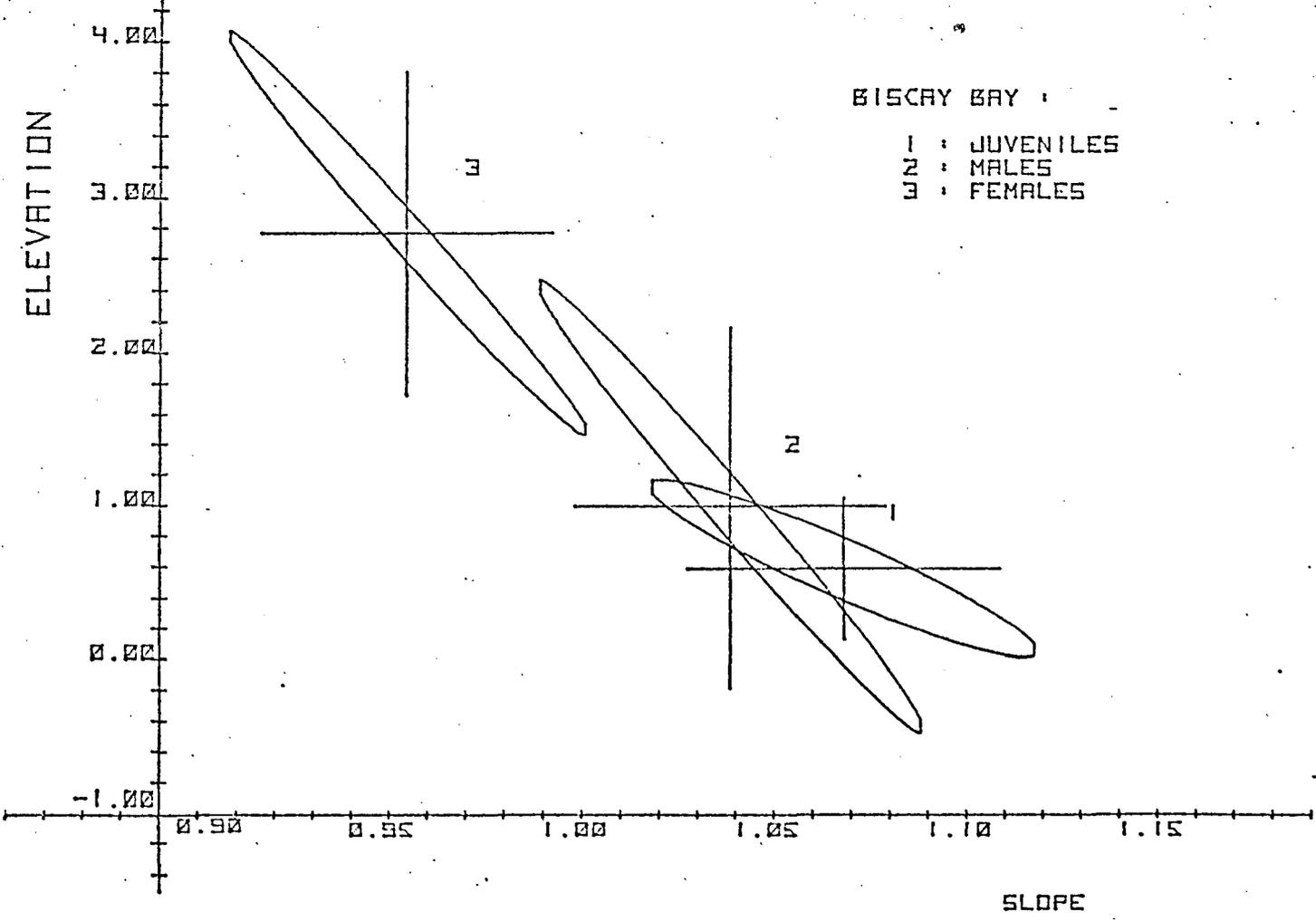
- 1: JUVENILES
- 2: MALES
- 3: FEMALES



SLOPE Fig.3a

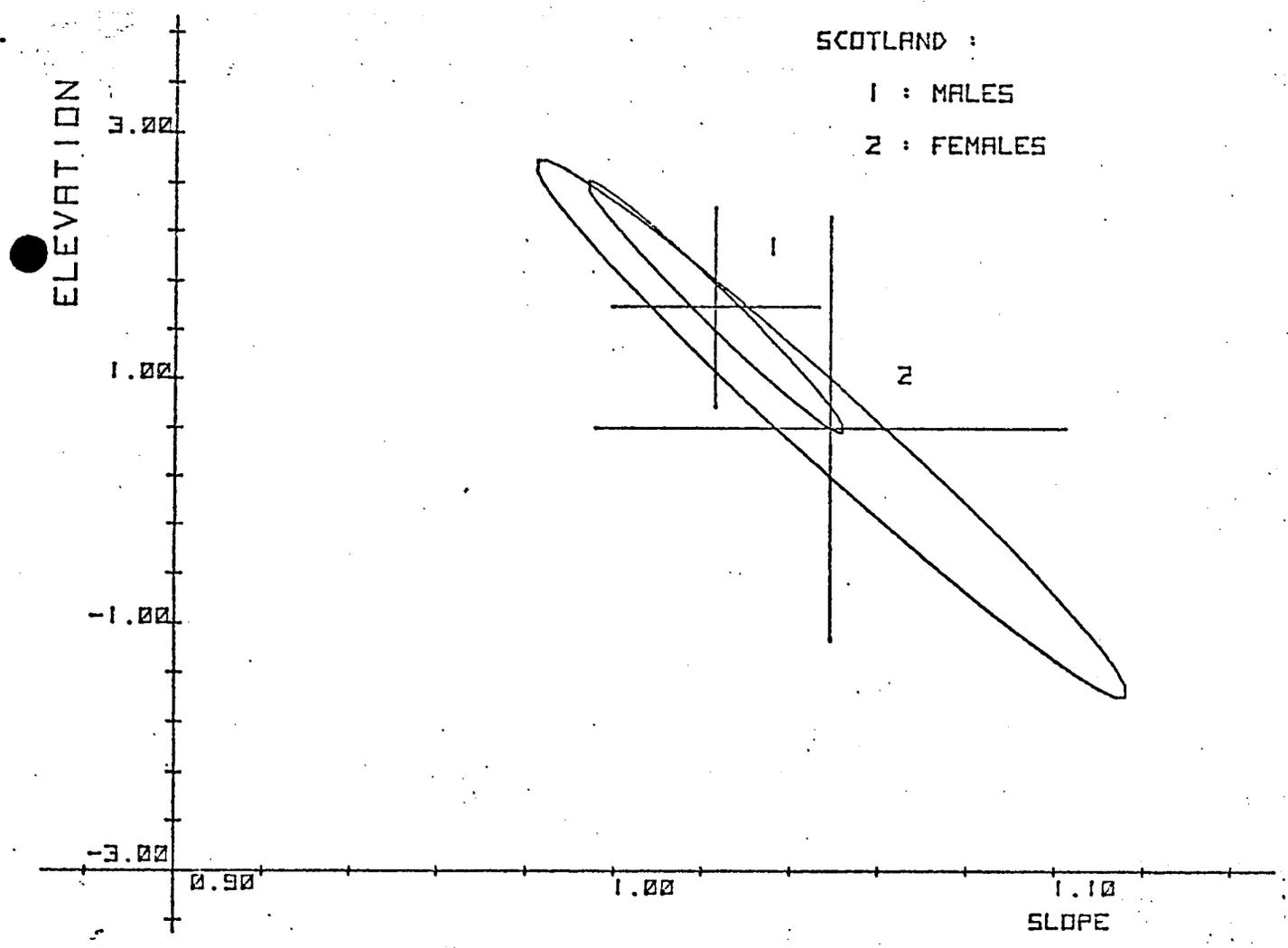
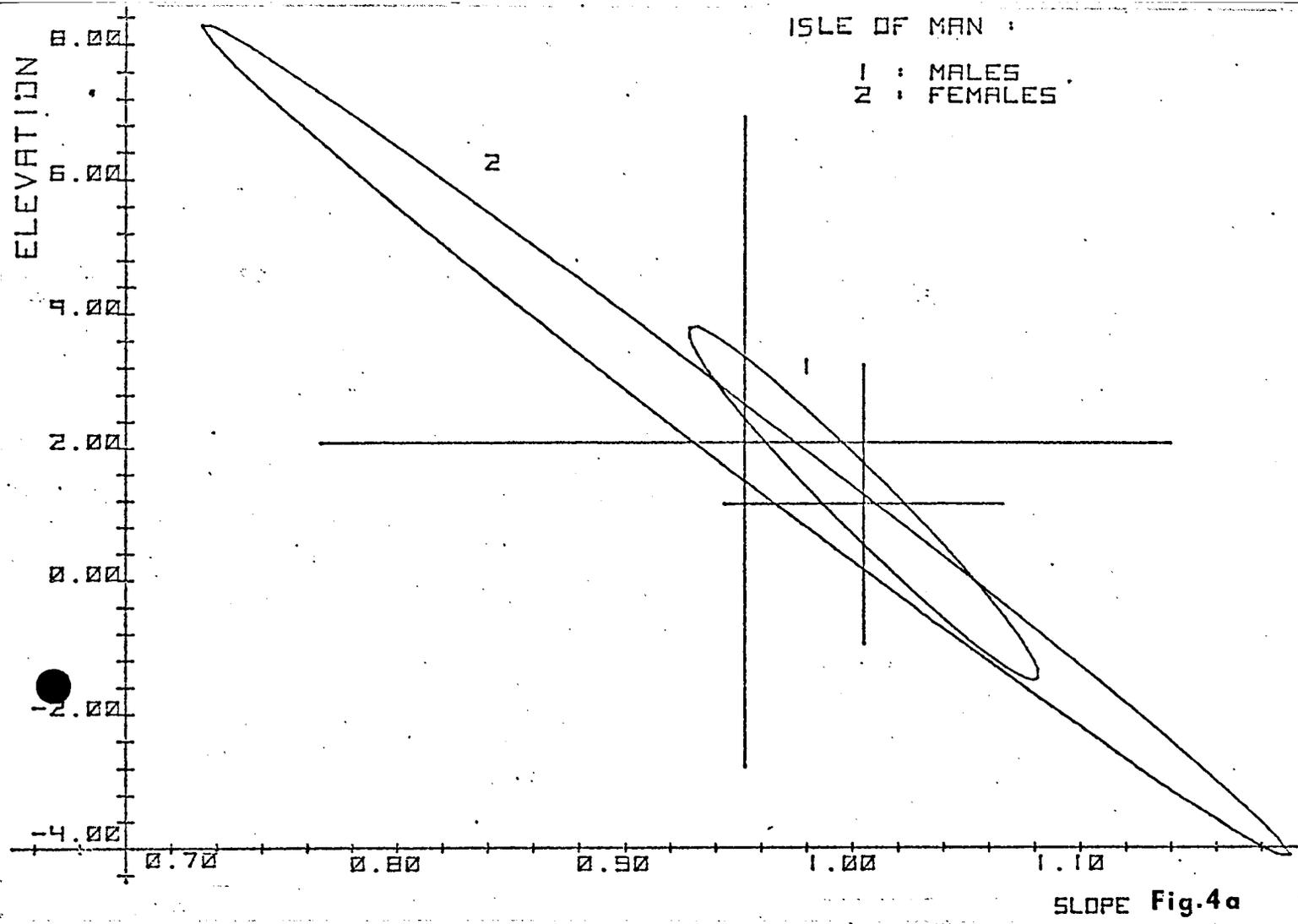
BISCAY BAY

- 1: JUVENILES
- 2: MALES
- 3: FEMALES



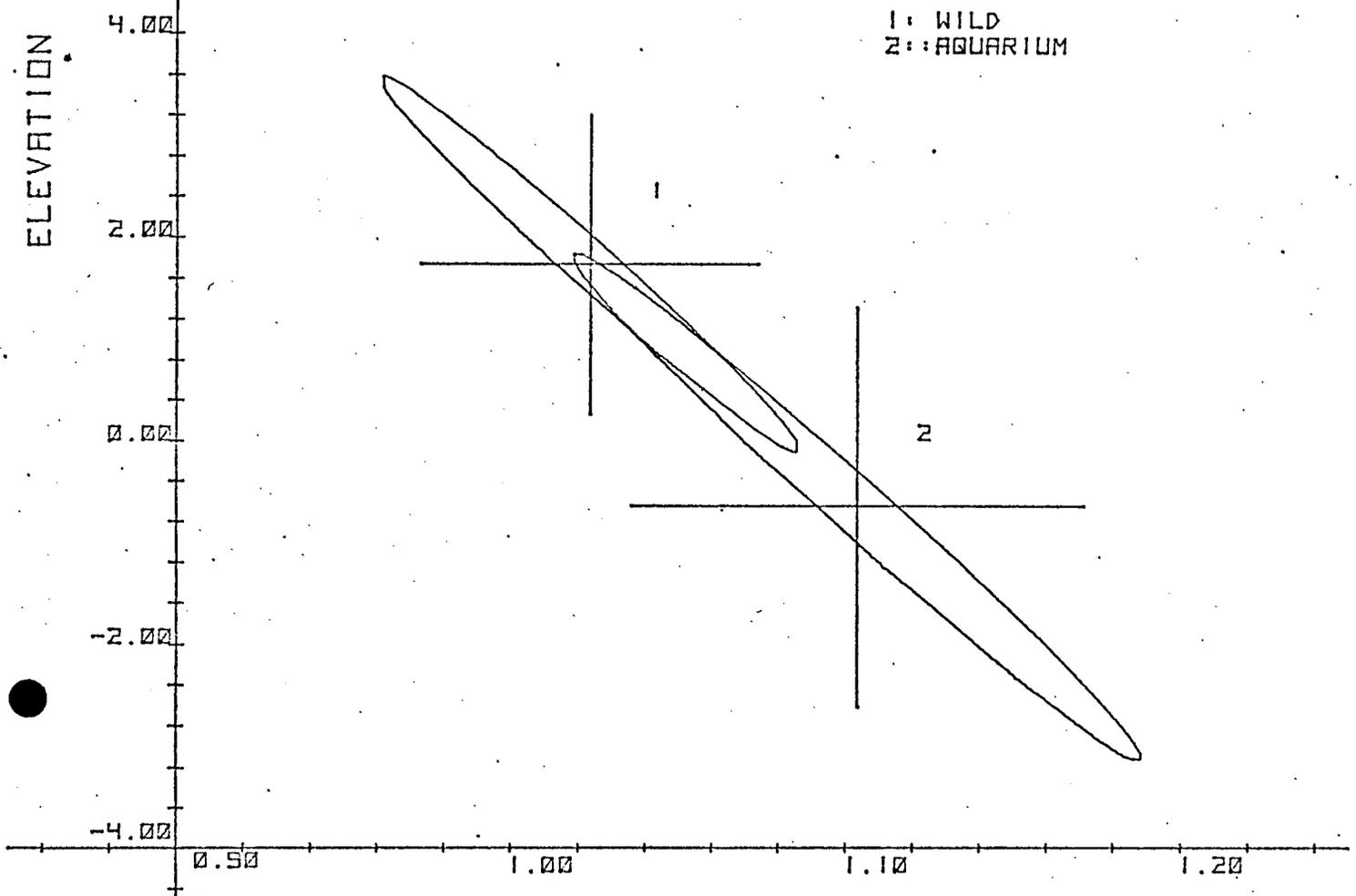
SLOPE

Fig.3b



BISCAY BAY : MALES

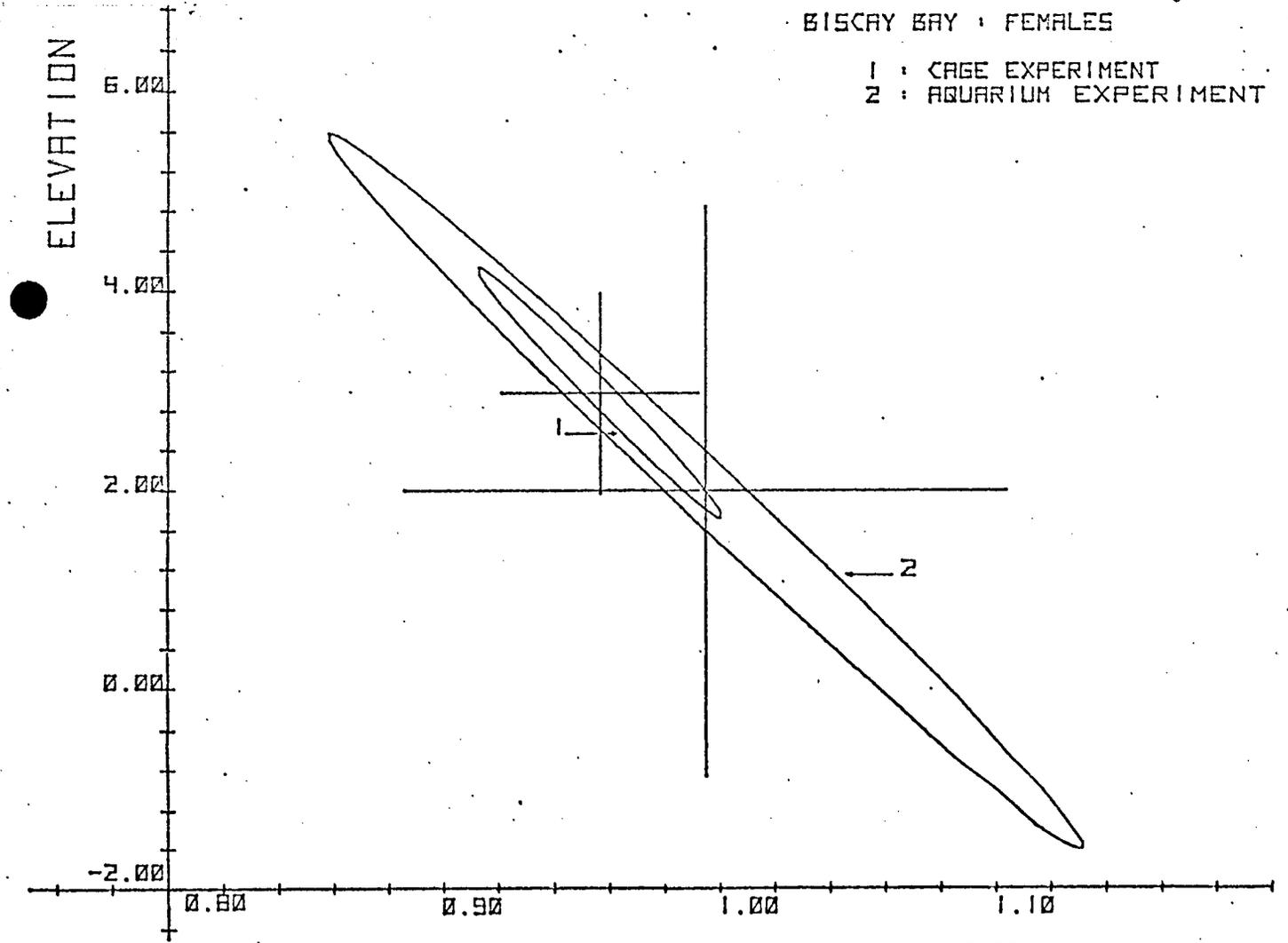
1 : WILD
2 : AQUARIUM



SLOPE Fig.5a

BISCAY BAY : FEMALES

1 : CAGE EXPERIMENT
2 : AQUARIUM EXPERIMENT



SLOPE

Fig.5b

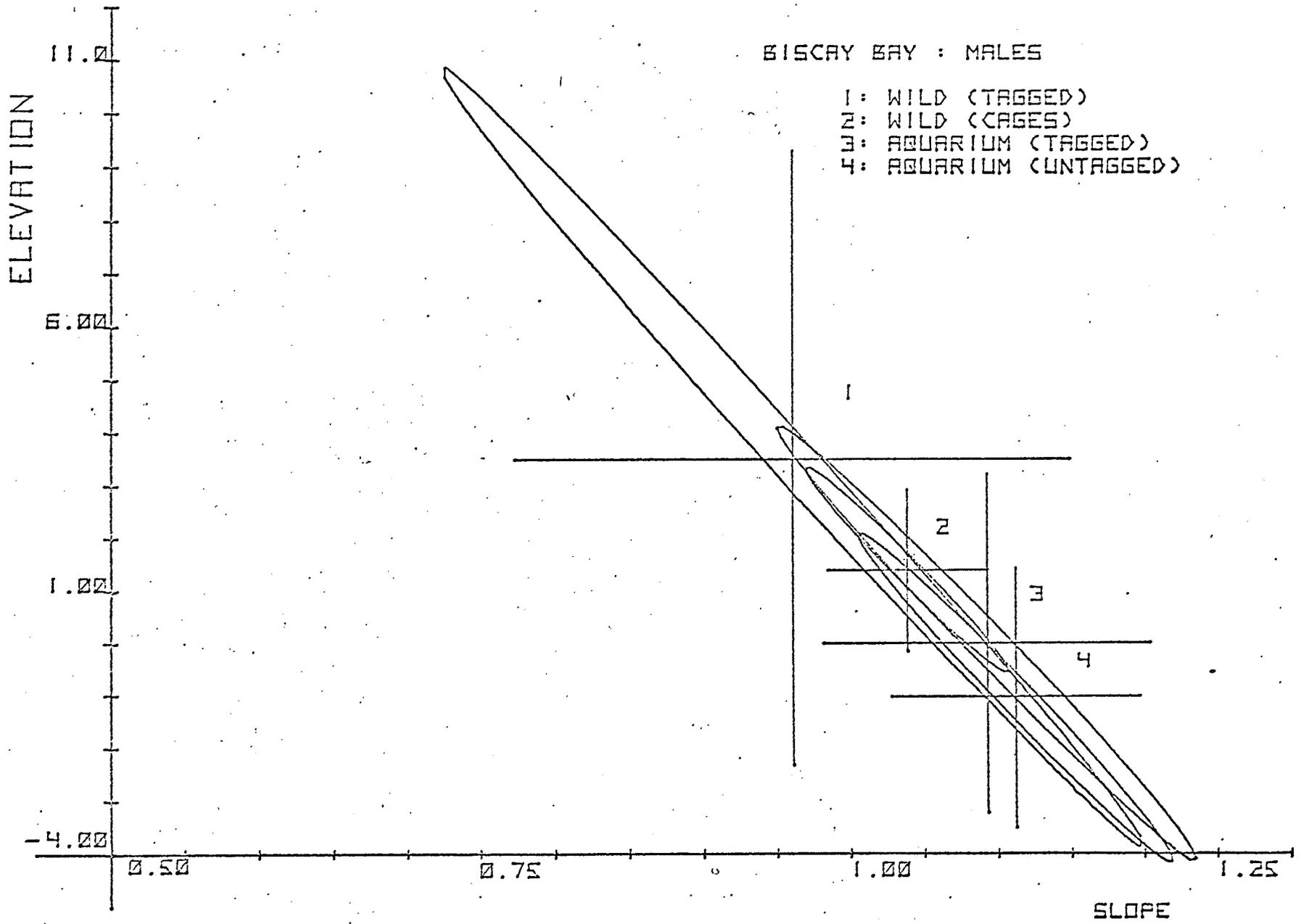


fig.6