

**BIOLOGIE DE LA CREVETTE *PENAEUS INDICUS***  
**H. MILNE EDWARD A MADAGASCAR :**  
**CROISSANCE, RECRUTEMENT, MIGRATIONS**  
**REPRODUCTION, MORTALITÉ**

Contribution à l'étude d'une baie eutrophiq ue tropicale

Louis LE RESTE et Jacques MARCILLE

Chercheurs océanographes à l'O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, Paris VIII<sup>e</sup>

RÉSUMÉ

*Dans le présent article, nous étudions quelques aspects de la biologie des crevettes adultes appartenant à l'espèce *Penaeus indicus*, en baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar) : croissance, recrutement, migrations, reproduction, mortalité.*

*Cette étude a été réalisée d'une part à l'aide d'échantillonnages réguliers, à quinze jours d'intervalles, de la population de crevettes, d'autre part à l'aide de marquages au moyen des disques de PETERSEN.*

*La courbe de croissance des mâles et des femelles a été établie en utilisant les résultats des marquages. Les paramètres  $K$  et  $L_{\infty}$  de l'équation de VON BERTALANFFY ont été calculés par la méthode de FABENS. Le calcul de  $l_0$  a été fait en tenant compte des connaissances que nous avons déjà acquises sur la croissance des juvéniles, entre 0 et 10 cm de longueur totale.*

*Environ sept groupes de recrues alimentent le stock tout au long de l'année. Cependant, la quasi totalité des captures dans la zone de chalutage, qui ont lieu entre février et début juin, dépendent des recrutements de janvier-février. On constate par ailleurs que les individus sont recrutés à une taille plus petite pendant la saison humide que pendant la saison sèche.*

*Les migrations sont de faible amplitude, d'une quarantaine de km au maximum. Par ailleurs, quelques crevettes marquées dans la zone de chalutage ont été recapturées dans la zone intertidale.*

*L'étude de la reproduction a été faite en examinant la taille des ovocytes, qui ont été classés en trois catégories. Les femelles qui portaient des ovocytes de grande taille (diamètre supérieur à 0,260 mm) étaient considérées comme gravides. En tenant compte du tonnage de *P. indicus* pêchés, du sex-ratio et du pourcentage de femelles gravides dans les captures, nous avons calculé les variations saisonnières du tonnage de femelles gravides. Un maximum important a été observé en mars-avril et un autre, moins important, en novembre. Ces résultats sont confrontés avec ceux d'une précédente étude basée sur les variations d'abondance des larves dans le plancton et discutés.*

*L'étude des mortalités a été réalisée en se basant sur quatre opérations de marquage. Les deux premières ont été faites alors que la saison de pêche battait son plein. Les deux dernières ont été effectuées à quinze jours d'intervalle, pendant la période de fermeture annuelle et respectivement 55 et 41 jours avant la date de réouverture. Pour les crevettes mesurant plus de 30 mm de longueur céphalothoracique, nous avons trouvé  $X_{\text{mois}} = 0,22$  et  $X$  est alors vraisemblablement assimilable à la mortalité naturelle pour les crevettes de cette taille. Mais pour les crevettes plus petites nous avons trouvé  $X$  compris entre 0,63 et 0,95 selon les expériences ; il n'est pas possible de dire si ces valeurs élevées sont dues à une mortalité naturelle plus grande ou à une mortalité additionnelle importante ou les deux à la fois ; une cause d'erreur due à une possible variation de  $q$  durant les premières semaines d'exploitation est également discutée. Pour un mois,  $q = 0,172$  quand l'intensité de pêche est de 1 heure de chalutage (avec un crevettier de 160 CV.) par semaine et par km<sup>2</sup>.*

## ABSTRACT

*In the present study we deal with some aspects of the biology of adult shrimp belonging to species *Penaeus indicus* in Ambaro bay (NW coast of Madagascar): growth, recruitment, migration, reproduction and mortality.*

*This study was carried out using fortnight sampling of the population and tagging experiments with Petersen's discs.*

*The growth curve for males and females was calculated from tagging data.  $K$  and  $L_{\infty}$  Von Bertalanffy growth parameters were calculated using Fabens method.  $t_0$  was calculated from results of former studies on juveniles between 0 and 10 cm total length.*

*About seven groups of recruits enter the adults stock all year long. However the major part of the trawlers catches which takes place between february and the begining of june is under dependance of the january-february recruitment. Recruits are smaller during the rainfall season than during the dry season.*

*The amplitude of migrations is small (max. 20 miles). Some shrimp which were tagged in the trawling area were recaptured inside the intertidal zone.*

*The reproduction was studied from the results of measurements of oocytes which were classified into three size groups. Females with eggs larger than 0,260 mm were considered mature. Seasonal variations of tonnage of mature females were calculated from total catch, sex ratio and percentage of mature females. One main spawning maximum was observed in march-april and a secondary one takes place during november. These results are compared with those of a former study based on the abundance of larvae in plancton hauls.*

*Mortality was studied from results of four tagging operations: the first and the second one were carried out when the fishing season was at its maximum. The last ones took place during the closure of fishing operations, respectively 55 and 41 days before reopening of the season. For shrimp bigger than 30 mm cephalothorax length, we found  $X$ /month = 0,22,  $X$  corresponding then roughly to natural mortality rate for shrimp of this size. For smaller individuals we found a value of  $X$  varying between 0,63 and 0,95 according to the tagging experiment considered. It is not possible to tell whether these high values are due to higher natural mortality or to an important additional death by tagging, or both; a source of error caused by a possible variation of «  $q$  » during the very first weeks of exploitation is also discussed.  $q$ /month = 0,172 when the fishing intensity is 1 fishing hour (with a shrimp-boat of 160 CV)/km<sup>2</sup>/week.*

Nous nous proposons d'étudier dans cet article différents aspects de la biologie des crevettes adultes appartenant à l'espèce *Penaeus indicus*: croissance, recrutement dans la zone de chalutage, migration, reproduction, mortalité.

A cette fin, nous avons effectué, principalement en baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar):

— 26 sorties, à raison d'une sortie tous les 15 jours, entre décembre 1971 et janvier 1973;

— 7 expériences de marquage.

### Échantillonnage

Au total, 363 traits de chalut ont été effectués. Chaque trait durait en principe une heure. Cependant, dans certains cas (abondance de crevettes, de méduses), la durée du trait était reccourcie.

Lors de chaque sortie, nous avons réalisé une quinzaine de traits. Cependant, durant les sorties où les crevettes étaient particulièrement abondantes,

nous en avons réalisé moins. En revanche, quand il y en avait peu, nous avons multiplié les traits pour tenter d'obtenir un échantillonnage suffisant.

Les traits ont été effectués uniquement en baie d'Ambaro, sur des fonds de 5 à 15 mètres.

Le filet utilisé était un chalut à crevettes de 14 m de corde de dos: c'est le modèle A5 de LE DREZEN.

Suivant l'abondance des crevettes, la totalité d'entre elles ou une fraction seulement était retenue pour l'échantillonnage. Les crevettes étaient triées par espèces puis par sexes. Nous mesurions ensuite la longueur du céphalothorax  $L_c$  (distance séparant le creux orbitaire du bord dorsal postérieur de la carapace) à l'aide d'un pied à coulisse, avec une précision de 1/10 mm. Les grandes femelles étaient gardées dans de l'eau de mer formolée pour examen des ovaires en laboratoire.

Les résultats étaient ensuite pondérés de manière à les ramener à la totalité de l'échantillon et, dans les cas où le trait avait duré moins d'une heure, à une heure de chalutage.

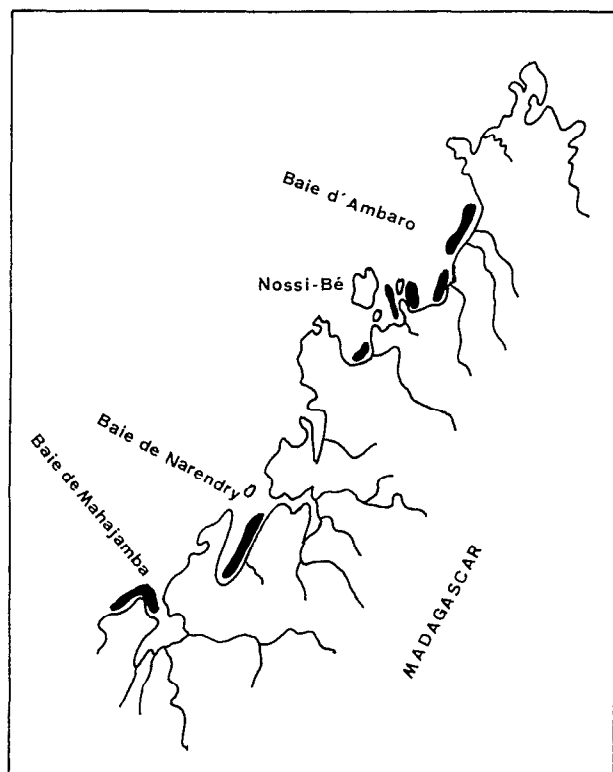


Fig. 1. — Zones de pêche dans le Nord-Ouest de Madagascar.

### Marquages

Cinq expériences de marquage ont été effectuées en baie d'Ambaro et deux autres respectivement en baie de Narendry et en baie de Mahajamba (fig. 1).

Les crevettes étaient capturées au moyen de traits de chalut durant généralement dix minutes. Dès la remontée du chalut elles étaient placées dans des bacs emplis d'eau. Un tri permettait alors d'isoler les plus vigoureuses qui étaient placées dans des bacs métalliques de 1 m<sup>3</sup> dont l'eau était renouvelée en permanence.

Lors des deux premières expériences, nous avons utilisé des disques de PETERSEN ancien modèle, rouge et blanc, de 7,9 mm de diamètre, et des épingles en nickel. Lors des cinq expériences suivantes nous avons utilisé les disques modifiés par le laboratoire de biologie de Galveston, mesurant 6,4 mm de diamètre, et des épingles en acier. Nous n'avons pas remarqué de différences dans les taux de recapture qui puissent être mises en relation avec l'utilisation de l'une ou l'autre marque.

L'épingle était enfilée entre le premier et le second segment abdominal.

La stérilisation des épingles était obtenue par passage à l'étuve à 120 °C. Des précautions étaient prises ensuite pour préserver la stérilisation.

Au bout de trois heures environ, les crevettes étaient relâchées au niveau du fond à l'aide d'une caisse lestée pouvant se retourner et s'ouvrir par action d'un messenger sur un déclencheur.

Le lâchage des crevettes se faisait à plusieurs reprises en des endroits différents de manière à ce que le mélange des crevette marquées avec la population non marquée se fasse rapidement.

Les crevettes marquées ont été récupérées soit auprès des patrons de bateau, soit en usine. Chaque bateau était visité au retour de sa marée. Les crevettes qui avaient échappé à l'attention des marins à bord étaient récupérées dans l'une des trois usines de traitement. Nous pensons que le nombre de marques perdues est infime. Ceci n'est vrai cependant que pour les marquages effectués en baie d'Ambaro. Pour ceux effectués en baies de Narendry et de Mahajamba, exploitées par des chalutiers basés à Majunga, le nombre de marques perdues a dû être important. Les résultats obtenus, quant au nombre de crevettes recapturées, sont présentés dans le tableau 1.

TABLEAU 1

Quelques informations concernant les marquages.

N° des expériences	Lieu de marquage	Date de marquage	Nombre de crevettes marquées	Nombre de crevettes recapturées
1	B. Ambaro	12/1/72	1 020	183
2	B. Ambaro	8/2/72	623	177
3	B. Ambaro	1/3/72	942	52
4	B. Ambaro	22/12/72	1 347	193
5	B. Ambaro	4/1/73	1 054	248
6	B. Narendry	29/3/72	760	87
7	B. Mahajamba	30/3/72	621	10

### 1. ÉTUDE DE LA CROISSANCE

LE RESTE (1971) a étudié la croissance des jeunes de *P. indicus*, mâles et femelles confondus, en baie d'Ambaro, et trouvé qu'entre 0 et 10 cm elle était égale à 3,3 cm par mois en moyenne.

CHABANNE et PLANTE (1969), étudiant les adultes dans la même zone, indiquaient une croissance de 0,7 cm par mois pour les mâles et de 1 cm pour les femelles. Mais dans un travail ultérieur (1972), ces auteurs notaient : « Aucune étude précise de la croissance n'a pu être faite. Cependant nous pouvons

dire que les adultes vivent en moyenne de 4 à 6 mois en phase chalutable, phase pendant laquelle ils grandissent de 6 cm en longueur totale. »

Dans la présente étude nous avons calculé la courbe de croissance des mâles et des femelles adultes en utilisant les résultats de nos marquages.

Les crevettes recapturées trop peu de temps après avoir été marquées sont susceptibles de montrer des variations extrêmes dans leur croissance selon qu'il y aura eu ou non une mue. Pour éviter autant que possible cet inconvénient nous n'avons utilisé que les crevettes qui ont été recapturées au plus tôt un mois après le marquage. De ce fait, nous n'avons retenu que 295 valeurs pour les femelles et 134 pour les mâles.

L'équation de VON BERTALANFFY (1938) rend bien compte de la croissance des crevettes. Elle peut-être donnée sous la forme

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

où  $L_t$  est la taille de l'animal au temps  $t$ . La résolution de cette équation nécessite la connaissance des paramètres  $L_\infty$ ,  $K$  et  $t_0$ .  $L_\infty$  est la taille asymptotique (taille pour laquelle la croissance serait nulle),  $K$  le taux de croissance instantanée,  $t_0$  le temps auquel  $L = 0$ .

### 1.1. Détermination de $L_\infty$ et de $K$

Il existe de nombreuses méthodes pour calculer les valeurs de  $L_\infty$  et de  $K$ . Néanmoins, la plupart ne peuvent être retenues dans le cas d'expériences de marquage-recapture où seuls sont connus les accroissements de taille pour des intervalles de temps inégaux.

GULLAND et HOLT (1959) donnent une méthode graphique de calcul spécialement adaptée à ce type de données. Cependant, elle convient plus particulièrement lorsque le temps écoulé entre le marquage et la recapture est petit par rapport à la durée de la vie de l'espèce étudiée. Ceci est assez loin d'être le cas ici puisque l'intervalle de temps entre le marquage et la recapture est compris entre un (pour la raison signalée précédemment) et quatre mois alors que la durée de vie de *P. indicus* est vraisemblablement de 12 à 14 mois.

La méthode de FABENS (1965) paraissait mieux adaptée aux données que nous possédions. Rappelons succinctement cette méthode.

FABENS présente l'équation de VON BERTALANFFY sous la forme suivante :

$$y = x + (a - x) [1 - e^{-Kd}] \quad (1)$$

où  $x$  est la taille au temps  $t$ ;  $a = L_\infty$ ;  $y$  est la taille au temps  $t + d$ .

Dans cette équation la nouvelle taille ne dépend que de la taille initiale, de l'intervalle de temps  $d$  et des paramètres  $a$  et  $K$ .

Soit  $n$  observations comportant une longueur initiale  $x_i$  et une longueur finale  $y_i$  au bout d'un temps  $d_i$  (ce sont les données que l'on obtient lors des expériences de marquage). Le problème est de choisir des valeurs de  $K$  et  $a$  telles que  $(y_i - y_i^*)^2$  soit minimum,  $y_i^*$  étant la valeur de  $y$  prédite en utilisant l'équation (1).

Il faut procéder par itérations successives jusqu'à ce que l'on obtienne le degré de précision désiré. FABENS décrit la méthode utilisée pour minimiser la somme des carrés. Il décrit également un programme d'ordinateur qui permet d'obtenir, à partir des données expérimentales  $x_i$ ,  $y_i$ ,  $d_i$  les valeurs de  $K$  et  $a$ .

Les résultats que nous présentons ont été calculés au FSFRL de Shimizu grâce à l'amabilité de M. SUZUKI.

Pour les mâles :  $K = 0,373$  et  $L_\infty = 29,88$   
 Pour les femelles :  $K = 0,344$  et  $L_\infty = 42,41$

### 1.2. Détermination de $t_0$

La valeur de  $t_0$  a été calculée en tenant compte du fait qu'à l'âge de 3 mois, les crevettes atteindraient une longueur totale de 10 cm (LE RESTE, 1971) soit, en longueur de carapace, 19,9 mm pour les mâles et 20 mm pour les femelles (LE RESTE *et al.*, 1974).

Ce qui nous donne  $t_0 = 0,06$  pour les mâles et  $t_0 = 1,15$  pour les femelles.

Nous avons par ailleurs repris les données de LE RESTE (1971) et avons essayé de préciser les modalités de la croissance entre 0 et 10 cm de longueur totale. Nous connaissons les dates approximatives des pontes, les dates et tailles de recrutement dans la zone côtière, les dates des maxima de captures et la taille des crevettes pêchées dans la pêcherie artisanale. On peut donc essayer de calculer, d'une part la vitesse de croissance ( $v_1$ ) pendant la phase qui précède le recrutement dans l'estuaire (larves et jeunes postlarves), d'autre part la vitesse de croissance ( $v_2$ ) pendant la phase de vie côtière (postlarves âgées et juvéniles).

Les valeurs ont été calculées pour plusieurs cohortes (tabl. 2). Les estimations de  $v_1$  sont très variables; cela tient à ce que l'incertitude sur la date de ponte ( $\pm 10$  jours en moyenne) est élevée alors que la phase qui précède le recrutement dans l'estuaire est brève (environ un mois). Nous avons trouvé pour  $v_1$  une croissance de  $L_c$  de 4,8 mm par mois.

Les valeurs trouvées pour  $v_2$  varient beaucoup

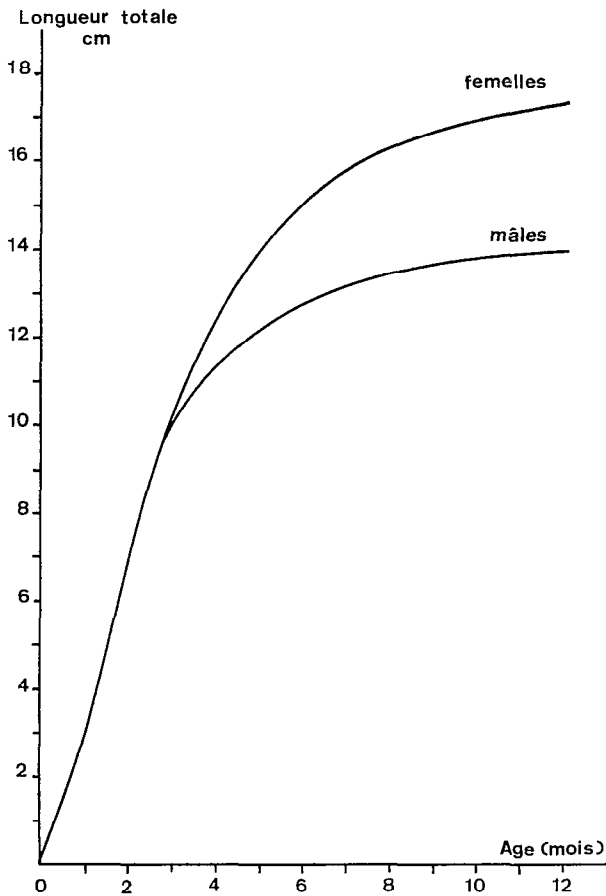


Fig. 2. — Longueur totale de *Penaeus indicus* en fonction de l'âge.

TABLEAU 2

Vitesse de croissance des jeunes avant ( $v_1$ ) et après ( $v_2$ ) leur recrutement dans l'estuaire.  $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$  = dates de la ponte, du recrutement dans l'estuaire, du maximum de captures dans la pêche artisanale.  $L_1$  et  $L_2 = L_c$  en mm au moment du recrutement dans l'estuaire et au moment de la capture dans la pêche.

$t_1$	$t_2$	$L_1$	$v_1$ mm/ mois	$t_3$	$L_2$	$v_2$ mm/ mois
?	23-10-68	3,1		12-1-69	24,7	8
27-12-68	18-1-69	5,5	7,5	18-3-69	23,2	9
4-2-69	4-3-69	4,0	4,3	14-6-69	25,5	6,3
21-3-69	28-4-69	6,2	4,9	14-7-69	25,5	7,5
15-7-69	21-8-69	3,1	2,5	24-11-69	24,7	6,8
moyenne		4,7	4,8		24,7	7,5

moins ; cela tient à ce que les dates de recrutement et celles des maxima de capture sont connues avec

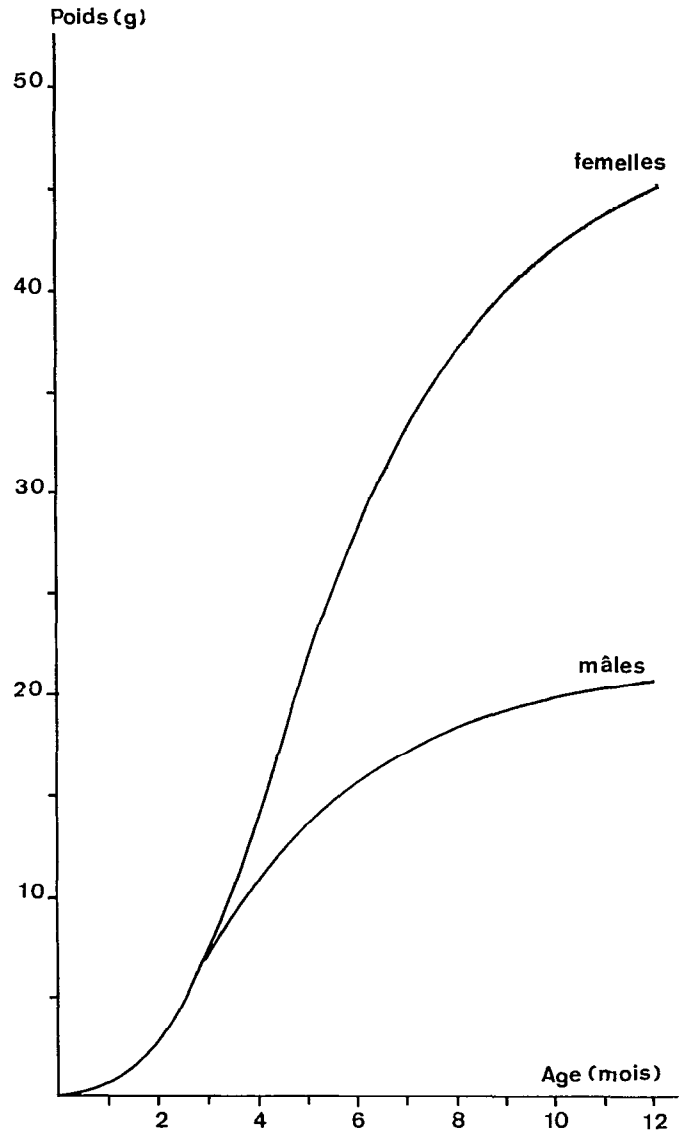


Fig. 3. — Poids total de *Penaeus indicus* en fonction de l'âge.

une bonne précision ( $\pm 7$  jours) par rapport à la période considérée qui est plus longue (environ deux mois). La vitesse de croissance moyenne  $v_2$  a été trouvée égale à 7,5 mm par mois.

La longueur totale et le poids en fonction de l'âge ont été calculés. Les résultats sont illustrés dans les fig. 2 et 3.

Il aurait été également intéressant de calculer la courbe de croissance en suivant le déplacement de la taille modale dans le temps. Cependant, cette méthode, qui comporte une certaine part de subjectivité, ne peut être utilisée que si une cohorte peut

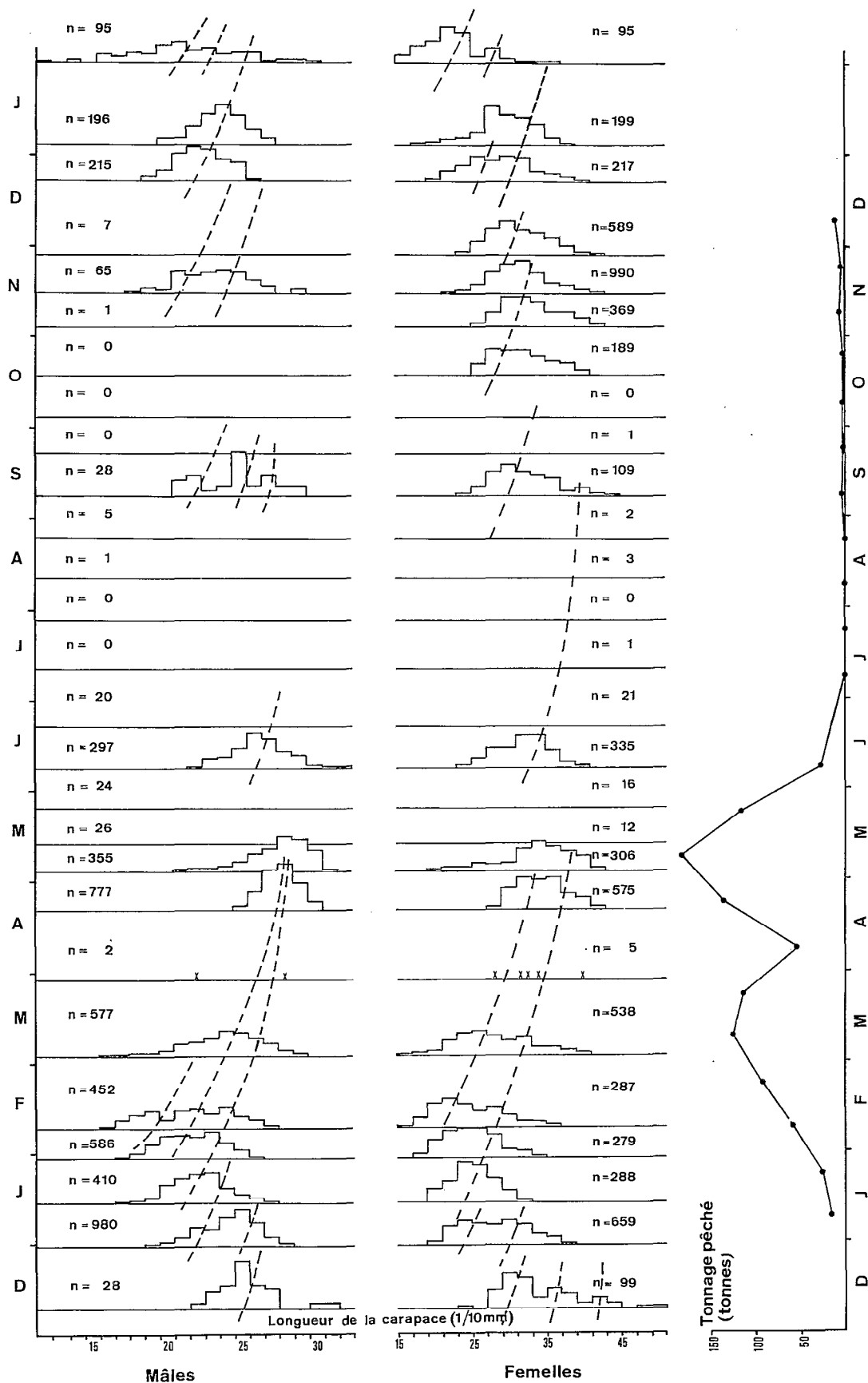


Fig. 4. — Histogrammes de fréquence des tailles (avec en pointillés les courbes de croissance calculées à l'aide des marquages) et variations saisonnières des captures.

être suivie d'une manière relativement évidente pendant un temps assez long. Tel n'a pas été le cas ici : recrutement à une taille souvent grande dans la zone de chalutage, migration des crevettes hors de la zone d'échantillonnage, pêche intensive, font qu'une cohorte ne peut être suivie dans une zone donnée que pendant peu de temps, deux ou trois mois au maximum. En outre, au moment du recrutement de la cohorte dans un biotope et lors de son départ de ce biotope, l'histogramme de tailles que l'on observe ne correspond pas à l'histogramme de tailles réel de la population puisqu'une partie de celle-ci est hors du biotope et n'est donc pas échantillonnée. De ce fait la croissance observée ne correspond pas à la croissance réelle.

Néanmoins, nous avons figuré (fig. 4) en même temps que les histogrammes de tailles les courbes de croissance obtenues en utilisant les résultats des marquages. On constate que, lorsqu'une cohorte peut-être suivie pendant quelque temps, ces courbes réunissent assez logiquement les modes entre eux, ce qui tendrait à prouver la validité des résultats obtenus.

## 2. RECRUTEMENT DANS LA ZONE DE CHALUTAGE

Les histogrammes de fréquence des tailles ont été tracés pour chaque sortie (fig. 4). Les cohortes ont été repérées en utilisant les courbes de croissance calculées à partir des résultats des marquages.

On dénombre, au cours d'une année, une dizaine de cohortes dont certaines peuvent être regroupées et qui correspondent à sept périodes de recrutement (janvier, février, juin, septembre, mi-octobre, fin novembre, fin décembre).

Si, du temps où le stock était vierge ou l'effort de pêche faible tous ces recrutements donnaient lieu à d'assez bons rendements (LE RESTE, 1973), il n'en est plus de même depuis qu'il est intensément exploité. En fait, et cela depuis plusieurs années, la quasi totalité des captures dans la zone de chalutage dépend maintenant des recrutements de janvier-février. Les deux cohortes recrutées à cette époque peuvent être suivies jusqu'en mai et c'est pendant la période février-mai que sont obtenus les meilleurs rendements.

On constate par ailleurs que les crevettes sont recrutées à une taille plus petite en février-mars que pendant le reste de l'année. En février-mars, c'est-à-dire en pleine saison des pluies, les plus petits individus, aussi bien mâles que femelles, mesurent 9 cm. Pendant la saison fraîche, les plus petits mâles mesurent 10,5 cm et les plus petites femelles 11,5 cm.

Cela confirme les observations faites par LE RESTE (1971) dans la zone intertidale. Le circuit migratoire des crevettes au cours de leur vie (estuaire, zone intertidale, mer) montre qu'elles supportent d'autant moins la dessalure (et peut-être également les variations de salinité) qu'elles sont plus âgées. Il semble donc normal qu'elles quittent plus rapidement la zone côtière en saison humide qu'en saison sèche.

## 3. MIGRATIONS

En baie d'Ambaro, les crevettes ont toutes été marquées en face du lieu-dit « la Petite Montagne » (fig. 5). Les migrations vers le Nord semblent pratiquement inexistantes car aucune crevette n'a été capturée au-delà de l'Ifasy. Par contre, nombreuses sont celles qui ont été repêchées à l'Ouest de Nosy-Faly (notamment lors des opérations 4 et 5 où elles ont eu le temps de se disséminer car elles ont été lâchées au début de la période de fermeture de la pêche).

La plus grande distance parcourue par des crevettes marquées a été de 40 km. La vitesse de migration la plus élevée a été observée lors de l'opération 2 ; le marquage ayant eu lieu les 8 et 9 février, des crevettes ont été recapturées à l'Ouest de Nosy-Faly dans la semaine du 9 au 15 mars, ce qui correspond à une vitesse moyenne de migration d'environ 1,200 km par jour.

Tous nos marquages ont été faits en saison humide et les migrations vers l'Ouest que nous avons observées sont peut-être facilitées par la circulation de type estuaire qu'ont mise en évidence PRON et MAGNIER (1971) en baie d'Ambaro. En effet, les pêcheurs ont souvent rapporté avoir vu des bancs de crevettes se déplaçant en surface. Or, PRON et MAGNIER ont calculé qu'il existait un courant de surface de direction côte-large atteignant en saison humide 3,5 à 5 km par jour (il est en partie compensé par un courant de fond de sens contraire dont la vitesse atteindrait 1,7 à 3,5 km par jour) ; sous l'effet de la force de Coriolis ce courant de surface serait dévié vers l'Ouest.

Les crevettes marquées en baie de Narendry (fig. 1) qui ont été récupérées l'ont toutes été à l'intérieur de la baie.

Enfin, les quelques crevettes récupérées lors de l'opération 7 (baie de Mahajamba) l'ont toutes été soit à l'intérieur de la baie soit au Sud-Ouest de l'entrée.

Tout ceci confirme donc l'opinion de CROSNIER (1965) qui notait : « Par suite de la stabilité assez grande des conditions hydrologiques et de l'isolement relatif de nombreux lieux de pêche (fonds de baie),

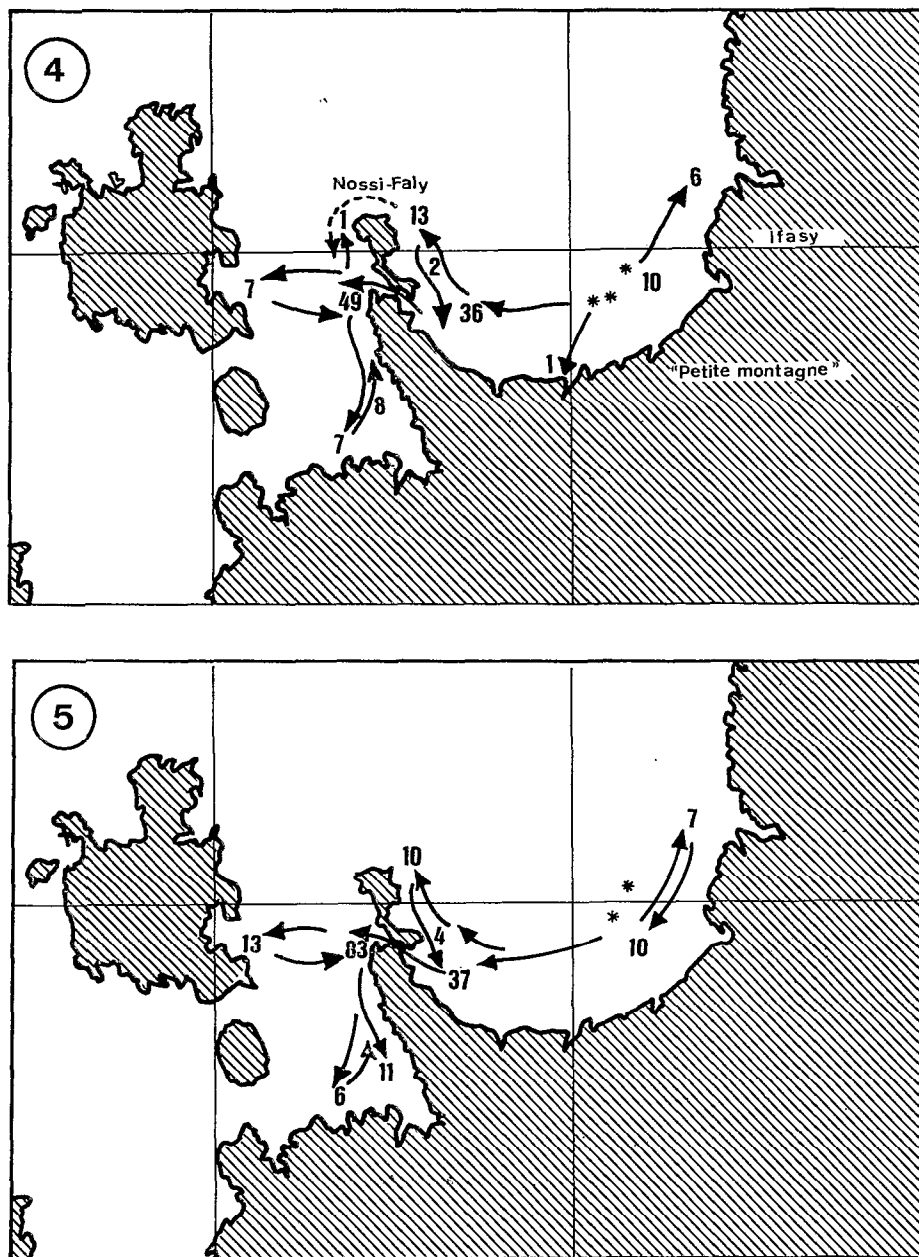


Fig. 5. — Emplacements des marquages (astérisque) et des recaptures (chiffre) lors des expériences 4 et 5.

il ne paraît pas y avoir de migrations de crevettes de grande amplitude à Madagascar ».

Il est un autre type de migration, de très faible amplitude celle-là : les migrations côte-large. On sait que les stades juvéniles vivent dans la zone intertidale et la quittent généralement lorsqu'ils atteignent une dizaine de centimètres. Cependant, des mouvements inverses peuvent se produire : en effet, des crevettes adultes lâchées sur des fonds de

5-10 m ont été récupérées dans les barrages côtiers situés dans la zone intertidale.

#### 4. REPRODUCTION

Les observations concernant la reproduction de *P. indicus* sont maintenant assez nombreuses à Madagascar.



GROSNIER (1965) qui a étudié *P. indicus* en baie d'Ambaro de février à juin 1959 note : « l'examen des ovaires a montré que des pontes assez nombreuses ont dû avoir lieu en janvier-février. Mais en dehors de cette période, de nombreuses femelles matures ont été observées en avril et mai, ainsi qu'au début du mois de juin ».

VINCENT-CUAZ (1964) a étudié des prélèvements effectués de janvier à septembre 1964 entre la baie de Narendry et le cap Saint-André. Après cuisson les femelles étaient ouvertes longitudinalement et le développement gonadique observé. Il a noté une période de ponte en mars et avril ; par contre, aucun développement gonadique n'a été observé en juillet-août-début septembre.

Lors de chalutages effectués de mars à juillet 1966 entre la baie de Mahajamba et le cap Tanjona, VINCENT-CUAZ (1966) retrouve la période de reproduction de mars mais en note une autre en juin et surtout juillet.

De mars 1965 à février 1967, CHABANNE et PLANTE (1969) ont effectué des sorties mensuelles en baie d'Ambaro. Le degré de maturité des femelles était noté en utilisant l'échelle de CUMMINGS (1961). Des stades de maturité ont été observés en septembre 1965 (il n'y a pas eu de chalutage en octobre 1965, et en novembre et décembre les pêches ont été nulles), novembre et décembre 1966. Les auteurs n'ont pas observé de *P. indicus* en cours de maturation pendant les autres mois de l'année.

CHABANNE et PLANTE (1972) ont effectué une nouvelle étude de la reproduction à partir d'échantillons prélevés par les chalutiers opérant entre la baie d'Ambaro et Morandava en 1968-1969. Malheureusement, pour la plupart des zones les données sont fractionnaires. Pour la baie de Narendry, cependant, les auteurs disposent de données de janvier à septembre. Bien que des femelles mures soient trouvées pendant toute cette période, c'est en janvier et septembre que les pourcentages de femelles mures sont les plus importants.

LE RESTE (1973) a abordé l'étude de la reproduction en baie d'Ambaro en suivant, entre novembre 1968 et décembre 1969 l'abondance des larves dans le plancton. Cette étude, qui se voulait quantitative, a permis de mettre en évidence un maximum d'abondance des protozoés en mars et plusieurs autres, moins importants, début février, fin-juillet-début août, mi octobre.

Les précédentes études sur les adultes étaient qualitatives. Au mieux, les auteurs signalent simplement le pourcentage de femelles mures, sans tenir compte de la quantité des femelles présentes ni de leur taille. De manière à quantifier l'intensité de la reproduction nous avons opéré de la façon suivante.

#### 4.1. Évaluation du tonnage de femelles adultes

Grâce aux fiches remplies par les patrons de chalutiers, nous connaissons les tonnages capturés chaque quinzaine en 1972. Cependant, ces tonnages englobent les trois espèces (*P. indicus*, *P. semisulcalus*, *Metapenaeus monoceros*) pêchées dans cette zone. La part qui revient à *P. indicus* a été calculée en tenant compte du pourcentage que représentait cette espèce dans nos propres captures tout au long de l'année (fig. 4).

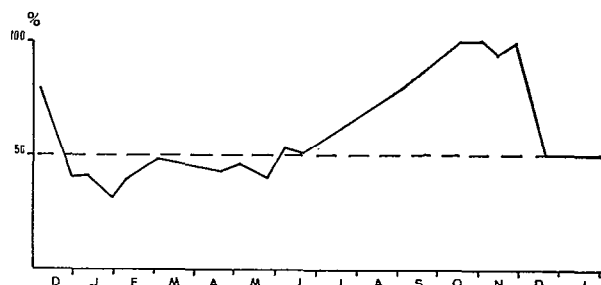


Fig. 6. — Variations saisonnières des sex-ratio.

De même, nous avons évalué le tonnage des femelles à partir du sex-ratio dans nos propres captures (fig. 6). On constate au passage que de décembre à mai on trouve légèrement plus de mâles que de femelles alors que de août à novembre on trouve surtout des femelles.

Enfin, nous avons déterminé la taille à la première maturation. Elle a été déterminée pendant une période favorable à la ponte, un grand nombre de femelles étant mures. Nous avons retenu la taille à partir de laquelle 50 % au moins des femelles observées étaient mures. Cette taille correspond à  $L_c = 27$  mm.

Le stock de femelles adultes par quinzaine était alors proportionnel au produit des captures de *P. indicus* par le sex-ratio et par le pourcentage de femelles dont  $L_c$  était  $\geq 27$  mm.

Ce tonnage a l'avantage de tenir compte non seulement de la quantité des femelles, mais également de leur poids, ce qui est intéressant puisque le volume des gonades dépend de la taille des animaux.

#### 4.2. État de maturation des gonades

Lors de chaque sortie, les femelles des sous-échantillons dont  $L_c$  était  $\geq 27$  mm étaient conservées dans de l'eau de mer formolée et ramenées au laboratoire. Les gonades étaient prélevées et les ovocytes observés au binoculaire.

Pour chaque femelle, une quinzaine d'ovocytes sont étudiés et classés en trois catégories d'après

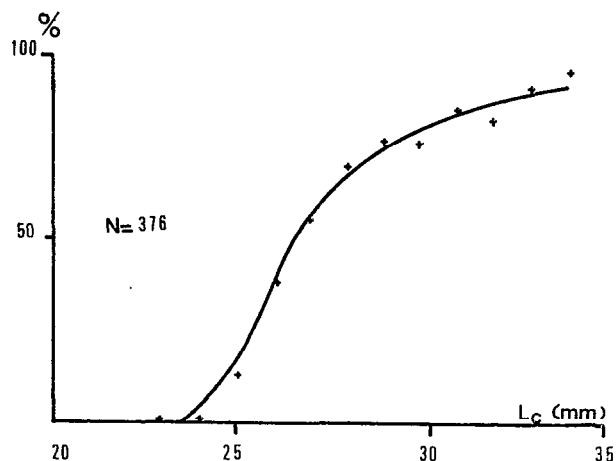


Fig. 7. — Pourcentage des femelles appartenant à la catégorie III (diamètre des ovocytes supérieur à 0,260 mm) en fonction de la longueur céphalothoracique.

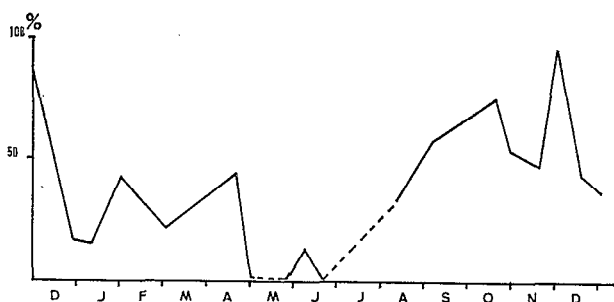


Fig. 8. — Variations saisonnières du pourcentage des femelles dont  $L_c$  est supérieur à 27 mm (donc susceptibles d'être mûres) qui sont mûres. Cette courbe met en évidence les périodes les plus favorables à la reproduction.

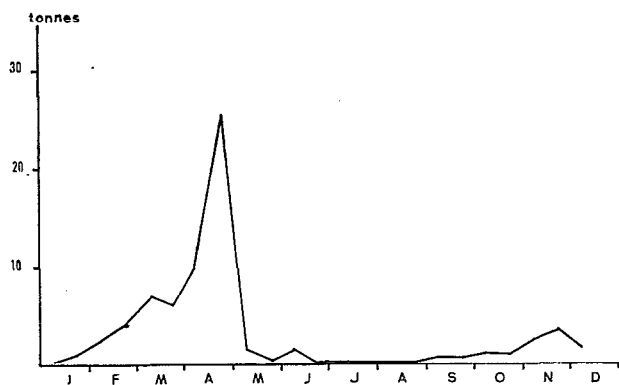


Fig. 9. — Variations saisonnières du tonnage de femelles mûres. Cette courbe met en évidence les variations saisonnières de la ponte.

leur coloration : incolores, clairs, opaques. La correspondance entre la taille des ovocytes et leur coloration est la suivante

- incolore : diamètre inférieur à 0,120 mm
- clair : diamètre compris entre 0,120 et 0,260 mm
- opaque : diamètre supérieur à 0,260 mm

Lorsqu'il y avait deux groupes d'ovocytes de taille différente, seul était pris en considération celui dont la maturation était la plus avancée.

Les femelles étaient ensuite classées en trois catégories d'après la coloration, et donc la taille, des ovocytes. Les femelles de la catégorie III (ovocytes opaques et de grande taille) étaient considérées comme mûres.

Dans la fig. 8 nous avons représenté les variations saisonnières du pourcentage de femelles gravides parmi celles mesurant au moins 27 mm de longueur céphalothoracique. On observe un maximum de septembre à décembre. Il semble que ce soit là la période la plus favorable à la maturation des gonades.

#### 4.3. Variations saisonnières de l'intensité de la ponte

L'intensité de la ponte à un moment donné est proportionnelle au produit des valeurs obtenues aux paragraphes 4.1. et 4.2. Les variations saisonnières sont représentées dans la fig. 9.

On constate un important maximum de reproduction en mars et surtout avril et un autre, beaucoup moins important, en novembre. Ces résultats s'accorderaient assez bien avec ceux de LE RESTE (1973) si on ne constatait ici l'absence totale de reproduction en juillet-août alors que la ponte observée par LE RESTE à cette époque était très importante : en fait, la deuxième après celle de mars. On ne peut cependant douter, dans le cas présent, qu'il y ait eu une ponte en juillet-août car en août 1972 (LE RESTE, en préparation) une très grande quantité de postlarves et de juvéniles de *P. indicus* ont été pêchés dans l'estuaire de l'Ambazoana qui se jette en baie d'Ambaro et sert de nurserie aux jeunes crevettes ; plus d'ailleurs qu'en aucune autre période de l'année.

Comment expliquer le hiatus entre l'absence apparente de reproduction et l'abondance de postlarves dans l'estuaire ?

Cette absence apparente de reproduction tient au fait que nous n'avons pas trouvé de *P. indicus* en juillet-août. On peut donc penser que notre échantillonnage a été insuffisant. Dans une certaine mesure cela est vrai car les postlarves de l'estuaire venaient bien de quelque part ! Nous avons cependant effectué en juillet-août 53 traits de chalut correspondant à 55 heures de chalutage dans une zone

de pêche somme toute assez restreinte. Par ailleurs la fréquence de nos sorties était assez grande et il est improbable qu'un maximum important d'abondance de femelles mûres ait pu nous échapper. Au demeurant, les captures par les crevettiers en juillet-août sont relativement faibles (127 tonnes pour les deux mois) et semblent composées surtout de *M. monoceros* et *P. semisulcatus*. Nous avons pu constater enfin que les statistiques de pêche font état de captures peu importantes dans la pêcherie artisanale qui est localisée dans la zone intertidale. Il semble donc que le stock de *P. indicus* en général et des femelles mûres en particulier était peu important et qu'il faille chercher ailleurs que dans une lacune de l'échantillonnage l'explication de l'anomalie de juillet-août.

LE RESTE (1973) avait montré qu'il n'y avait pas parallélisme entre les variations saisonnières des protozoés, des mysis et des postlarves. A un important maximum de protozoés pouvait correspondre une faible quantité de postlarves, l'inverse étant également vrai. L'auteur était arrivé à la conclusion que le taux de survie des larves était très variable tout au long de l'année ; plus important de juillet à novembre que de décembre à mai. En saison humide les apports d'eau douce sont très importants et il en résulte un courant de surface qui s'établit dans le sens côte-large (PITON et MAGNIER, 1971) qui pourrait disperser une grande partie des larves vers l'extérieur de la baie. En saison sèche l'apport d'eau douce est minime, compensé par l'évaporation, et les larves peuvent donc rester en place dans la baie. On peut donc supposer qu'en juillet-août un petit nombre de femelles gravides aurait émis un nombre restreint d'œufs mais qu'à partir de l'éclosion les conditions auraient été extrêmement favorables pour la survie des larves si bien qu'on obtiendrait finalement une quantité de postlarves et un recrutement dans la nurserie non négligeables.

Si cette explication est la bonne, il conviendrait de considérer avec prudence les courbes de reproduction obtenues à partir de la seule observation des femelles mûres. En fait, les maxima de reproduction alors observés n'augureraient pas nécessairement de l'intensité du recrutement aux différentes phases du développement. Des observations à différents niveaux (larves, postlarves, juvéniles, adultes) semblent indispensables pour saisir l'importance et le devenir d'une cohorte.

## 5. MORTALITÉ

### 5.1. Méthodes utilisées

Cette étude a été réalisée à l'aide des marquages effectués en baie d'Ambaro.

La méthode utilisée a été exposée par GULLAND (1969). Lorsque l'on rapporte au temps le nombre de recaptures en fonction de l'intensité de pêche sur une échelle logarithmique, on obtient une droite de pente  $Z$  qui coupe l'axe des  $y$  au point  $qN_0$ . Posons :

$Z = F + X$ ,  $Z$  étant le coefficient de mortalité totale,  $F$  et  $X$  les coefficients de mortalité dus respectivement à la pêche et à d'autres causes (mortalité naturelle, mortalité due au marquage).

$q$  est le coefficient de capturabilité, c'est-à-dire le coefficient de mortalité dû à la pêche par unité d'intensité de pêche ; il est supposé constant tout au long de l'expérience.

$N_0$  est le nombre de crevettes marquées.

$N_0$  étant connu, on pourra en déduire  $q$  et donc  $F$  si l'on connaît l'intensité de pêche puisque  $F = qf$  ; on déduit ensuite  $X$ .

Connaissant  $Z$ , on peut obtenir une deuxième estimation de  $F$  en se basant sur le calcul du taux d'exploitation de RICKER :

$$\frac{R}{N_0} = \frac{F}{Z} (1 - e^{-Zt}), \quad R \text{ étant le nombre d'ani-}$$

maux capturés pendant le temps  $t$ .

### 5.2. Causes d'erreurs

Les estimations de  $Z$  et  $F$  au moyen d'expériences de marquage sont susceptibles d'être biaisées. Nous passerons en revue les causes plausibles d'erreurs signalées par GULLAND (1969).

5.2.1. ERREURS AFFECTANT L'ESTIMATION DE  $F$  mais non celle de  $Z$  (type A de RICKER, type I de BEVERTON et HOLT).

#### 5.2.1.1. Mort des crevettes aussitôt après le marquage.

Pour minimiser ce type d'erreur, les crevettes devant être marquées étaient sévèrement sélectionnées. Après le marquage elles étaient gardées quelques heures à bord ; ceci de manière à ce que les traumatismes provoqués par le chalutage d'abord, par le marquage ensuite ne soient pas cause d'une mortalité anormale au moment de la mise en liberté.

Par ailleurs les crevettes sont relâchées au niveau du fond de manière à ce qu'elles ne soient pas l'objet d'une prédation anormalement élevée à ce moment (visibilité moindre des prédateurs, possibilité d'enfouissement rapide). Nous n'avons pas observé comme GARCIA (1975) de différence dans les taux de recapture des crevettes lâchées de jour et de nuit. Cela tient sans doute au fait que nous avons toujours effectué nos marquages en saison des pluies, dans une

zone peu profonde (5-10 m) où l'eau est extrêmement turbide.

5.2.1.2. *Notification incomplète* de récupération des marques par les pêcheurs (en supposant constante la proportion des marques non déclarées).

Les marques sont bien visibles et il est peu probable que des crevettes marquées aient échappé à deux tris successifs, sur les bateaux d'abord, dans les usines ensuite.

5.2.2. ERREURS AFFECTANT L'ESTIMATION DE Z mais non celle de F (type B de RICKER, type 2 de BEVERTON et HOLT).

5.2.2.1. *Mortalité additionnelle des crevettes marquées* intervenant tout au long de l'expérience.

Expérimentalement, COSTELLO et ALLEN (1962) ont trouvé que la mortalité était nettement plus importante chez les crevettes marquées avec des disques de PETERSEN que chez celles qui ne l'étaient pas. LUCAS *et al.* (1972) n'ont constaté une mortalité additionnelle que chez les crevettes dont  $L_c$  était inférieur à 30 mm. Nous-mêmes (LE RESTE et MARCILLE, *sous presse*) avons constaté une mortalité additionnelle quelle que soit la taille des crevettes mais supérieure chez celles dont  $L_c$  était inférieur à 25 mm.

Au cours des expériences en mer plusieurs auteurs, après LINDNER et ANDERSON (1956) ont constaté que le taux de recapture dépendait de la taille des crevettes marquées.

Dans la fig. 12 nous avons représenté, pour chacune des six expériences au cours desquelles suffisamment de crevettes ont été recapturées, le taux de recapture en fonction de la taille au marquage. Nous considérerons plus particulièrement les résultats des expériences 1, 2, 3 et 6 au cours desquelles 80 à 100 % des crevettes ont été recapturées moins d'un mois après le marquage si bien que la croissance entre les deux dates a été faible. Bien que la courbe obtenue diffère d'une expérience à l'autre, quelques traits communs apparaissent.

Pour les plus petites crevettes ( $L_c$  généralement inférieur à 30 mm) le taux de recapture est faible et n'évolue pas suivant un sens net en fonction de la taille.

Pour les crevettes de taille moyenne ( $L_c$  compris entre 30 et 35 mm environ) le taux de recapture est maximal.

Pour les plus grandes crevettes ( $L_c$  supérieur à 35 ou 40 mm) le taux de recapture est faible.

Les raisons de ces différences peuvent être nombreuses : sélectivité du chalut, différence de la mortalité naturelle et de la mortalité additionnelle due à la

marque en fonction de la taille, migration possible des plus grandes crevettes hors de la zone de chalutage.

GARCIA (1975) ne pense pas que la sélectivité du chalut puisse expliquer la partie gauche de la courbe car « le fait que les taux de recapture les plus élevés ne soient pas observés toujours aux mêmes tailles ... ne cadre pas avec la rigueur d'un mécanisme de sélectivité lié aux engins de pêche ». Nous nous rallions d'autant plus volontiers à cette appréciation que, au cours des expériences 1 et 2 le taux de recapture, durant la première phase, diminuait légèrement quand la taille augmentait.

Il est plus probable que les faibles taux de recapture observés pour les plus jeunes crevettes sont imputables à une mortalité additionnelle d'autant plus grande que les individus marqués sont plus jeunes. Il est possible aussi que la mortalité naturelle soit plus élevée chez les jeunes crevettes car elles sont peut-être la proie d'un plus grand nombre de prédateurs. Le fait que, au cours des deux premières expériences, le taux de recapture durant la première phase n'augmente pas avec la taille, est sans doute lié à ce que mâles et femelles ont été traités globalement (nous ne les avons pas distingués au moment du marquage).

A partir de  $L_c = 30$  mm environ, la mortalité additionnelle due à la marque est probablement faible ou nulle. La mortalité naturelle est peut-être aussi assez faible (la prédation serait moindre et les effets du vieillissement ne se feraient pas encore sentir).

A partir de 35-40 mm, les crevettes devenant âgées, le taux de mortalité naturelle doit tendre à augmenter. Il est possible également que les plus vieux individus tendent à migrer hors de la zone de pêche.

Pour éviter autant que possible la mortalité additionnelle liée à la marque nous n'avons retenu, pour les expériences 1 et 2, que les crevettes dont  $L_c$  était égal ou supérieur à 25 mm. Pour les expériences 4 et 5, les recaptures ayant lieu assez longtemps après le marquage, la relation entre la taille au marquage et le taux de recapture est moins nette, sauf pour les très jeunes crevettes dont  $L_c$  est inférieur à 20 mm (peu nombreuses) et nous avons tenu compte de toutes les crevettes. Par ailleurs, nous n'avons pas tenu compte des résultats de l'expérience 3.

5.2.2.2. *Migration des crevettes*

Nous avons tenu compte de l'ensemble des zones de pêche de la région de Nosy-Bé. La région ayant été très prospectée, le nombre de crevettes susceptibles de migrer hors de ces zones doit être très faible.

### 5.2.3. ERREURS AFFECTANT A LA FOIS L'ESTIMATION DE F ET DE Z

Elles pourraient provenir d'une dispersion non uniforme des crevettes marquées au sein de la population non marquée. Pour éviter ce risque nous avons pris soin de libérer les crevettes en plusieurs points de la zone D (cf. 5.3). Par ailleurs, l'intensité de pêche a été calculée en fonction de la répartition des crevettes marquées dans le temps.

### 5.3. Calcul de l'intensité de pêche

La région de Nosy-Bé, où ont eu lieu les expériences destinées à l'étude de la mortalité, comprend

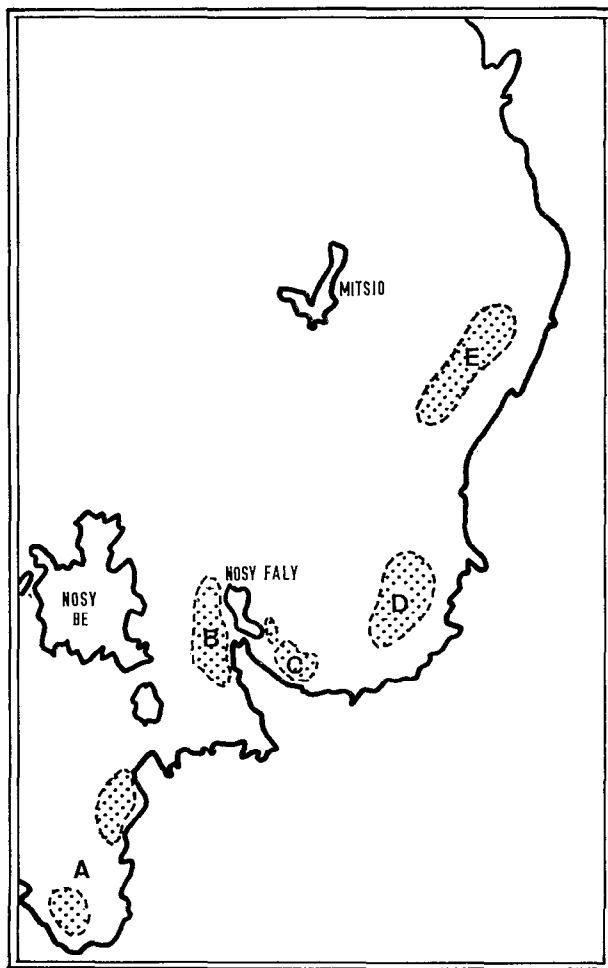


Fig. 10. — Zones de pêche dans la région de Nosy-Bé.

cinq zones de pêche désignées par les lettres A, B, C, D, E (fig. 10) (MARCILLE et VEILLON, 1973). Lors de quatre opérations retenues pour notre étude les crevettes ont été marquées et relâchées dans la zone D.

On peut considérer que le mélange des crevettes marquées avec la population non marquée se fait rapidement dans cette zone. Mais il a été vu au paragraphe 3 que les crevettes tendent à migrer hors de cette zone. Quelque temps plus tard on pêche des crevettes dans la zone C et, plus tard encore, dans la zone B. Aucune crevette marquée n'a été recapturée dans les zones E et A. Pour calculer l'intensité de pêche sur la population marquée, nous avons donc procédé de la manière suivante.

— Tant que les crevettes marquées ont été recapturées dans la seule zone D nous avons considéré que les crevettes marquées étaient uniformément réparties dans cette zone et nous avons pris en considération l'effort de pêche dans la seule zone D.

— A partir du moment où elles ont commencé à être pêchées dans la zone C, alors qu'on n'en prenait pas encore dans la zone B, nous avons pris en considération l'effort de pêche exercé dans l'ensemble des deux zones D et C.

— Lorsqu'elles ont commencé à être pêchées dans la zone B nous avons pris en considération l'effort exercé dans l'ensemble des trois zones D, C et B.

Comme l'effort de pêche appliqué chaque jour dans chacune de ces zones était parfaitement connu grâce aux fiches de pêche remplies régulièrement par les patrons de chalutiers (MARCILLE et VEILLON, 1973; MARCILLE et STEQUERT, 1974) et que nous connaissions la superficie des différentes zones, nous avons pu calculer quel était l'effort de pêche théoriquement appliqué sur la population marquée.

Les captures ont été regroupées par semaine. Au cours d'une même expérience l'effort de pêche varie d'une semaine à l'autre. Comme unité d'intensité de pêche nous prenons, lors de chaque expérience, la moyenne arithmétique des différentes valeurs de l'effort de pêche qui s'exerçait chaque semaine par km<sup>2</sup>. Nous calculons ensuite  $f$  pour chacune des  $n$  semaines; nous obtenons des valeurs  $f_1, f_2, \dots, f_n$ . Pour caractériser l'ensemble de l'expérience nous prenons la moyenne de ces valeurs; étant donné l'unité choisie, elle sera égale à 1 si bien que  $F = q(1)$ .

(1) Ceci permet d'obtenir des valeurs de recaptures par unité d'intensité de pêche se rapprochant des valeurs absolues; cela sera indispensable lorsque nous combinerons les expériences 4 et 5 pour ne pas introduire de biais dans les calculs lors des transformations logarithmiques. Les unités d'intensité variant d'une expérience à l'autre, les valeurs de  $q$  obtenues ne seront évidemment pas directement comparables.

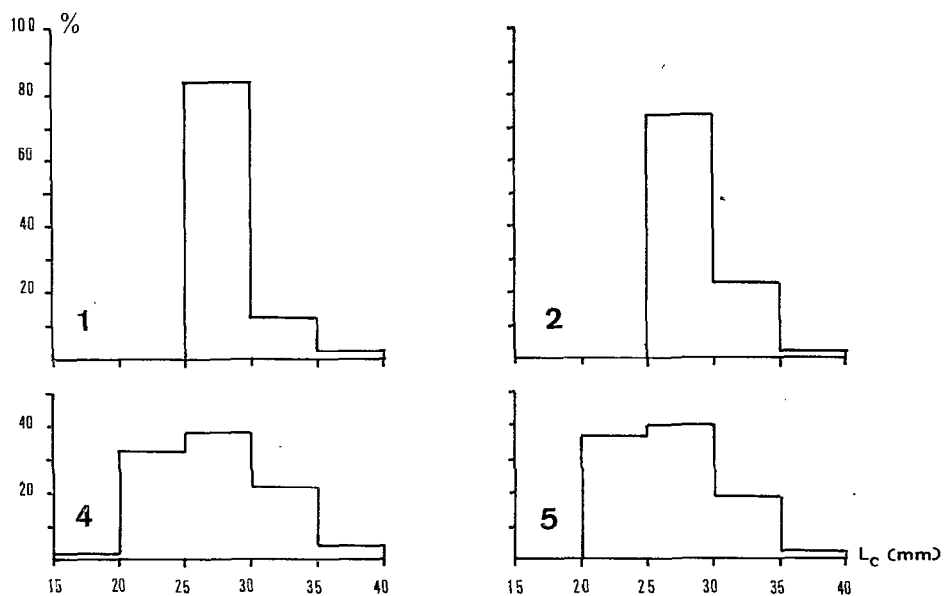


Fig. 11. — Histogrammes de tailles des crevettes marquées, au moment du marquage, lors des différentes expériences.

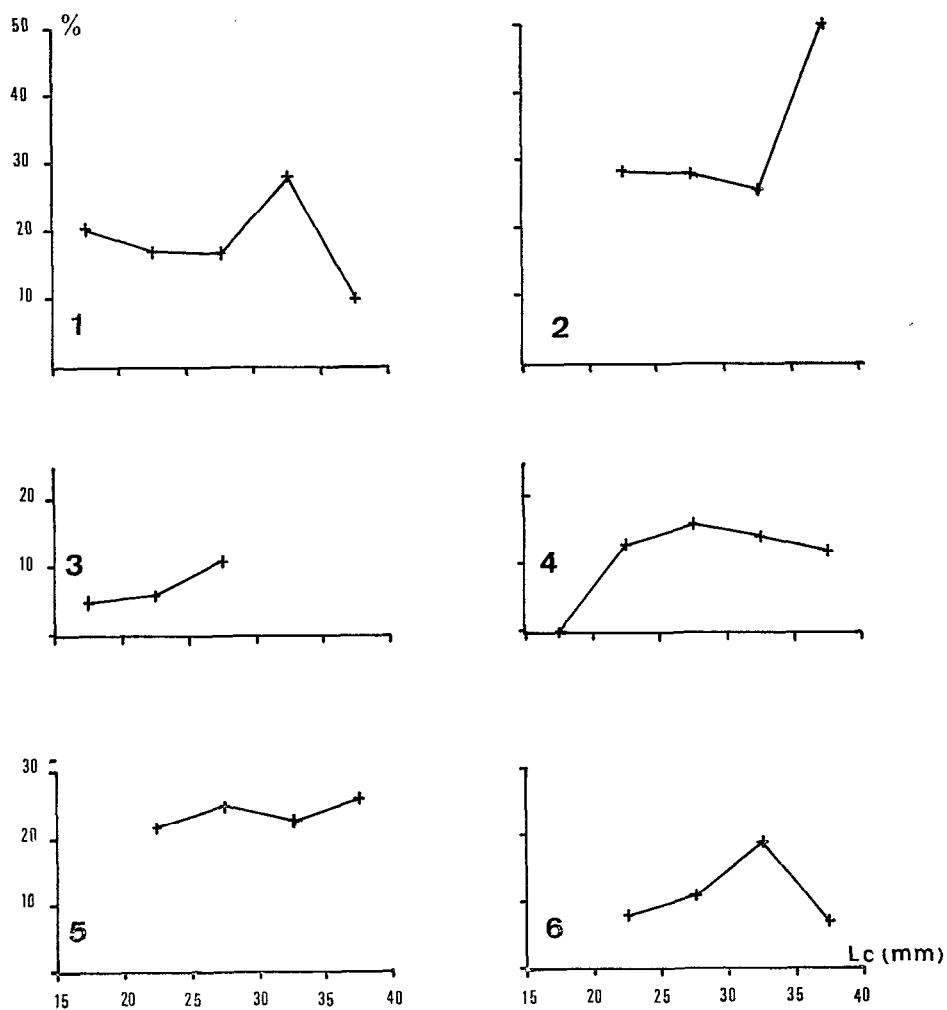


Fig. 12. — Taux de recapture des crevettes en fonction de leur taille au moment du marquage pour les différentes expériences.

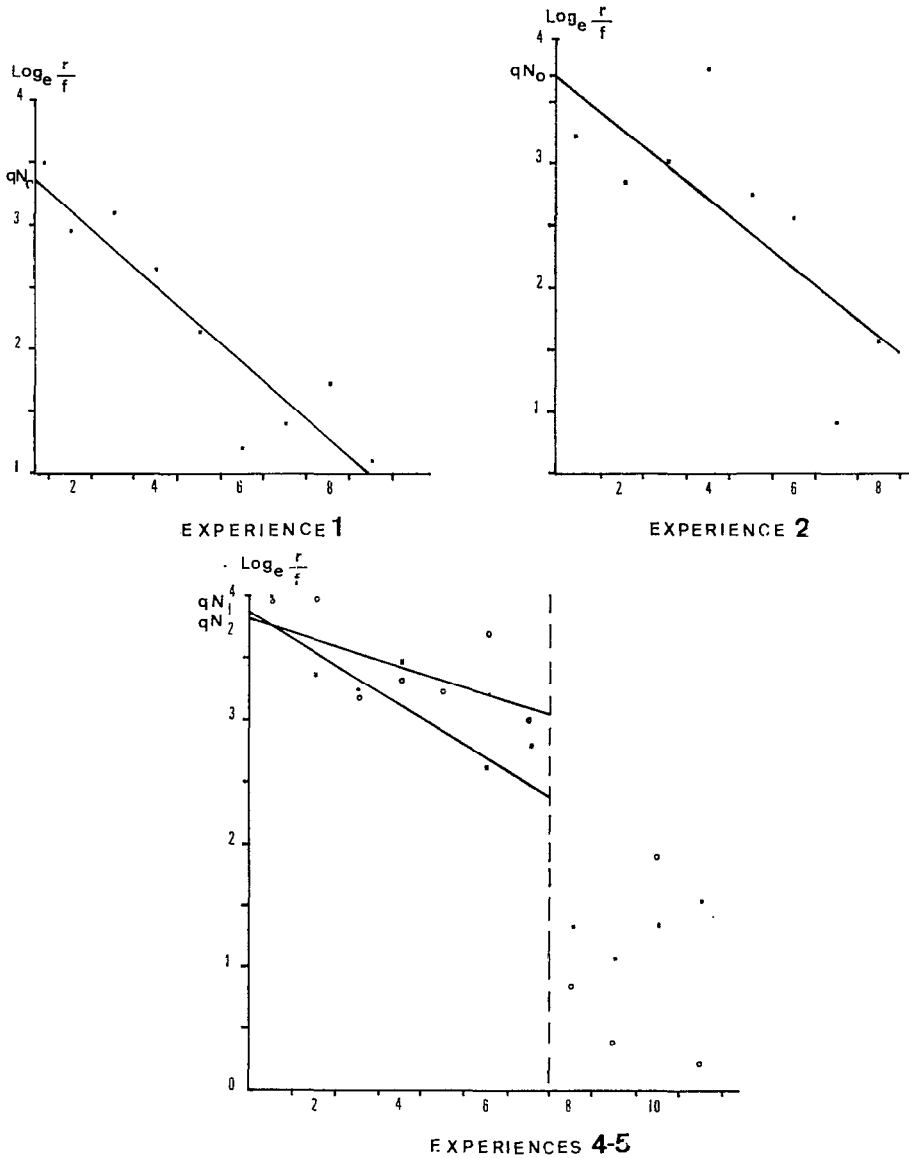


Fig. 13. — Recaptures hebdomadaires par unité d'intensité de pêche en fonction du temps.

5.4. Résultats

5.4.1. RÉSULTATS DE L'EXPÉRIENCE 1

Les recaptures hebdomadaires et la droite d'ajustement (droite de régression) sont représentées dans la fig. 13.

L'unité d'effort = 4,70 heures de pêche / semaine / km<sup>2</sup>.

Z/ semaine = 0,308 et Z/ mois = 1,32 r = -0,93

Première détermination de F :

qN<sub>0</sub> = FN<sub>0</sub> = 29,2243. Comme N<sub>0</sub> = 318, on a

F/ semaine = 0,092 et F/ mois = 0,40  
d'où X/ mois = 0,92

Deuxième détermination de F :

R = 76 ; N<sub>0</sub> = 318 ; t = 2 ; d'où :  
F/ mois = 0,34  
et X/ mois = 0,98

5.4.2. RÉSULTATS DE L'EXPÉRIENCE 2.

Les recaptures hebdomadaires et la droite d'ajustement sont représentées dans la fig. 13

L'unité d'effort = 5,66 heures/semaine/km<sup>2</sup>  
 Z/ semaine = 0,279 et Z/ mois = 1,20  $r = -0,75$

Première détermination de F :

$qN_0 = FN_0 = 40,1531$ . Comme  $N_0 = 473$  on a  
 F/ semaine = 0,085 et F/ mois = 0,36  
 d'où X/ mois = 0,84

Deuxième détermination de F :

$R = 132$  ;  $N_0 = 473$  ;  $t = 1,93$  ; d'où :  
 F/ mois = 0,37  
 et X/ mois = 0,83

#### 5.4.3. RÉSULTATS DE L'EXPÉRIENCE 4

Les expériences 4 et 5 ont été menées dans des conditions particulières. Les marquages ont eu lieu en effet respectivement les 22-23 décembre et 4 janvier, c'est-à-dire pendant la période de fermeture de la pêche qui se situait du 15 décembre au 15 février. Ainsi, durant une bonne partie de l'expérience, le coefficient de mortalité Z a été égal à X.

D'autre part, au moment de la réouverture, des crevettes marquées étaient récupérées dans la zone B, ce qui semble indiquer qu'elles étaient déjà bien mélangées avec la population marquée dans les trois zones, D, C, B.

Pour les deux expériences 4 et 5 nous n'avons considéré que les recaptures obtenues lors des sept premières semaines car ensuite on constate une brusque diminution des recaptures (fig. 13) ; cela nous donne à penser qu'après la septième semaine un phénomène nouveau est intervenu : migrations hors de la zone de pêche liées à l'âge ? migrations ou plus grande mortalité en rapport avec une détérioration des conditions naturelles, ce qui permettait d'expliquer la simultanéité du phénomène pour les deux expériences ? Dans ces conditions, calculer la droite d'ajustement avec tous les points n'aurait pas eu de sens.

L'unité d'effort = 2,8 heures/semaine/km<sup>2</sup>.  
 Z/ semaine = 0,216 d'où Z/ mois = 0,93 ;  $r = -0,85$   
 $qN = FN = 48,3565$

Nous ne connaissons cependant pas N (nombre de crevettes marquées encore vivantes au moment de l'ouverture de la pêche). Posons

$$N = N_0 e^{-xt} \text{ où}$$

$N_0 =$  nombre de crevettes marquées = 1319 (1)

$t =$  laps de temps séparant le marquage de l'ouverture de la pêche = 1,83 mois

X = coefficient de mortalité pendant la période où les crevettes n'étaient pas pêchées.

X n'est évidemment pas connu et nous devons procéder par itérations successives. Nous prendrons au départ  $X = 0,89$  qui est la valeur moyenne trouvée lors des deux premières expériences (2). Nous obtiendrons une nouvelle valeur de X que nous réutiliserons. Nous continuons ainsi jusqu'à ce que la valeur de q se stabilise. Nous obtenons ainsi :

Première estimation de F :

N estimé = 510 d'où F/ mois = 0,41  
 et X/ mois = 0,52

Deuxième estimation de F :

N estimé = 501 ;  $R = 168$  ;  $t = 1,63$  mois ; d'où  
 F/ mois = 0,40  
 et X/ mois = 0,53

#### 5.4.4. RÉSULTATS DE L'EXPÉRIENCE 5

Z/ semaine = 0,113 d'où Z/ mois = 0,48 ;  
 $r = -0,63$

$FN = qN = 47,2370$

Pour le calcul de F nous devons à nouveau procéder par itérations.

$N_0 = 965$  (1)  
 $t = 1,37$  mois

Première estimation de F :

N estimé = 729 d'où F/ mois = 0,28  
 et X/ mois = 0,20

Deuxième estimation de F :

$R = 208$  ;  $t = 1,63$  ; N estimé = 711  
 d'où F/ mois = 0,26  
 et X/ mois = 0,22

#### 5.4.5. COMBINAISON DES EXPÉRIENCES 4 ET 5

La méthode par itérations conduit à des résultats discutables.

Tout d'abord les valeurs de F sont très différentes pour les deux populations marquées ; or les crevettes ont à peu près la même taille et leur répartition semble identique (fig. 5) ; rien ne semble donc justifier une mortalité par pêche différente.

Par ailleurs, les valeurs de X sont des valeurs

(1) Ces valeurs sont légèrement différentes de celles rapportées dans le tableau 1 ; cela tient au fait que nous n'avons pas tenu compte des crevettes pour lesquelles nous ne connaissons pas la date de recapture et que des valeurs théoriques de  $N_{01}$  et  $N_{02}$  ont été calculées en conséquence.

(2) Le résultat final est indépendant de la valeur attribuée à X au départ.



moyennes, c'est-à-dire que nous avons supposé que X n'avait pas varié entre le moment du marquage et la septième semaine après l'ouverture de la pêche. Or rien n'est moins sûr. GARCIA (1975), lors d'une expérience ayant duré plusieurs mois, a trouvé une valeur de X beaucoup plus élevée en début qu'en fin d'expérience. Nous-mêmes, lors des expériences 1 et 2 qui ont duré peu de temps, avons trouvé des valeurs de X plus grandes que les valeurs moyennes des expériences 4 et 5 ; ne serait-ce pas parce que ces deux dernières expériences ont été plus longues et que les dernières semaines X aurait été moins élevé qu'au début ?

Nous avons donc tenté de préciser davantage nos résultats en combinant les expériences 4 et 5.

Nous avons supposé qu'avant l'ouverture de la pêche la valeur de X était identique pour les deux groupes de crevettes. Nous avons également supposé qu'après l'ouverture la mortalité par pêche était identique pour les deux groupes.

$$N_1 = N_{01}e^{-xt_1}$$

$$N_2 = N_{02}e^{-xt_2}$$

$N_{01}$  et  $N_{02}$  sont les quantités de crevettes marquées respectivement lors des opérations 4 et 5 (1319 et 965).

$t_1$  et  $t_2$  correspondent aux intervalles de temps, en mois, séparant les dates de marquage de celle de l'ouverture de la pêche (1,83 et 1,37).

$$\text{Log}_e N_1 = 7,1846 - 1,83 X$$

$$\text{Log}_e N_2 = 6,8721 - 1,37 X$$

d'où

$$\text{Log}_e \frac{N_1}{N_2} = 0,3125 - 0,46 X (*)$$

Par ailleurs, si, comme nous l'avons supposé, le coefficient de capturabilité est le même pour les deux populations :

$$F_1 = F_2 = \frac{48,3565}{N_1} = \frac{47,2370}{N_2}$$

d'où  $\frac{N_1}{N_2} = 1,0237$ . En portant cette valeur dans (\*)

on obtient :

$$X / \text{mois} = 0,63$$

Il s'agit là d'une valeur moyenne de la mortalité due à des causes autres que la pêche pour l'ensemble des crevettes marquées durant les expériences 4 et 5, entre la date de marquage et celle de l'ouverture de la pêche.

On trouve alors :

$$N_1 = 416$$

$$\text{et } N_2 = 407$$

Nous pouvons maintenant calculer F et X pendant la période qui a suivi l'ouverture de la pêche par les deux méthodes mentionnées précédemment.

Expérience 4 :

Première estimation de F :

$$F / \text{semaine} = 0,116 \text{ d'où } F / \text{mois} = 0,50$$

$$\text{et } X / \text{mois} = 0,43$$

Deuxième estimation de F :

$$F / \text{mois} = 0,48 \text{ d'où } X / \text{mois} = 0,45$$

Expérience 5 :

Première estimation de F :

$$F / \text{semaine} = 0,116 \text{ d'où } F / \text{mois} = 0,50$$

$$\text{et } X / \text{mois} = -0,016 (1)$$

Deuxième estimation de F :

$$F / \text{mois} = 0,45 \text{ et } X / \text{mois} = 0,03$$

Ainsi, au cours de ces deux expériences groupées, la valeur de X calculée pour l'intervalle de temps précédant l'ouverture de la pêche aurait été beaucoup plus importante qu'après l'ouverture.

### 5.5. Discussion

Dans le tableau 3 nous avons regroupé toutes les valeurs trouvées pour X en faisant la moyenne des valeurs trouvées par les deux méthodes.

TABLEAU 3

Valeur moyenne de X lors des différentes expériences

Expérience	Désignation de X	Valeur moyenne de X		
1	X <sub>1</sub>	0,95		
2	X <sub>2</sub>	0,835		
4 (X étant supposé constant durant toute la durée de l'expérience)	X <sub>3</sub>	0,525		
5 ( id. )	X <sub>4</sub>	0,21		
4-5	Avant l'ouverture	X <sub>5</sub>	0,63	
	Après l'ouverture	4	X <sub>6</sub>	0,44
		5	X <sub>7</sub>	0,01

(1) Naturellement, X ne peut être négatif. Cette valeur est cependant intéressante à retenir dans la mesure où il s'agit d'une estimation de la vraie valeur, positive mais faible.

Nous laisserons de côté  $X_3$  et  $X_4$  qui correspondent à une estimation moyenne de  $X$  pour toute la durée des expériences 4 et 5 et masquent les phénomènes que nous discutons ci-après.

Dans une première approche nous pouvons isoler deux groupes de valeurs :  $X_1, X_2, X_5$  d'un côté,  $X_6$  et  $X_7$  de l'autre (tabl. 3), les premières valeurs étant plus élevées que les secondes. Or :

1)  $X_1, X_2$  et  $X_5$  s'appliquent à des crevettes dont le marquage est plus récent ;

2)  $X_1, X_2$  et  $X_5$  s'appliquent à des crevettes dont  $L_c$  moyen en début d'expérience est inférieur à 30 mm alors que  $X_6$  et  $X_7$  s'appliquent à des crevettes dont  $L_c$  moyen, au moment de l'ouverture de la pêche, est supérieur à 30 mm.

Avant de tirer des conclusions de ces deux observations il est intéressant de comparer nos résultats avec ceux de GARCIA (1975) qui a utilisé la même méthode de marquage.

Cet auteur a également noté que lorsque les crevettes étaient capturées assez rapidement après le marquage (comme dans nos expériences 1 et 2) les valeurs trouvées pour  $Z$  et  $X$  étaient élevées. Par contre, au cours d'une expérience où les crevettes ont été capturées sur un plus grand intervalle de temps (comme dans nos expériences 4-5) il distingue deux phases : la première où  $Z$  et  $X$  sont élevés, la seconde où  $Z$  et  $X$  sont beaucoup plus faibles (tout comme dans nos expériences 4-5 en ce qui concerne  $X$ ). GARCIA émet l'hypothèse que la première phase correspondrait à une phase de dispersion des jeunes crevettes où  $q$ , initialement élevé, tendrait à diminuer ; la deuxième phase correspondrait à une phase de stabilisation de la densité où  $q$  serait constant. Ce serait donc la valeur de  $X$  trouvée durant cette deuxième phase qu'il faudrait retenir.

Dans notre cas cependant, l'hypothèse de GARCIA ne peut être retenue pour expliquer la valeur élevée de  $X_5$  (tabl. 3) puisque aucun effort de pêche n'est appliqué durant la première phase et que par conséquent aucun biais n'a pu être introduit par l'intermédiaire de  $q$ .

On peut supposer que, durant la deuxième phase des expériences 4-5, la mortalité additionnelle due au marquage a été très faible et que  $X_6$  et  $X_7$  correspondent à la mortalité naturelle alors que durant la première phase, les crevettes étant plus petites et le marquage plus récent, la mortalité additionnelle aurait été plus importante. Il est possible par ailleurs que les crevettes plus jeunes

soient la proie d'un plus grand nombre de prédateurs et que la mortalité naturelle soit un peu plus élevée.

Dans le cas des expériences 1 et 2 les valeurs de  $Z$  et  $X$  ont été plus élevées que dans les expériences 4-5. Les conditions expérimentales étaient alors identiques à celles de GARCIA et il est possible de retenir, outre une mortalité additionnelle, son hypothèse pour expliquer en partie ces valeurs élevées :  $q$  aurait diminué tout au long de l'expérience et  $Z, F$  et  $X$  seraient biaisés.

Les valeurs à retenir seraient donc celles obtenues pour  $X_6$  et  $X_7$  soit 0,44 et 0,01. Ces deux valeurs sont très différentes. S'agit-il de deux estimations d'une valeur constante de  $X$  ou  $X$  était-il vraiment différent pour les deux groupes de crevettes ? La deuxième hypothèse n'est pas à exclure. Les crevettes marquées au cours de l'opération 4 étaient légèrement plus âgées que celles marquées au cours de l'opération 5. En outre, la première opération a précédé d'une quinzaine de jours la seconde. Il est donc possible qu'après l'ouverture de la pêche les crevettes de l'expérience 4 se soient trouvées essentiellement dans la phase 3 signalée au paragraphe 5.2.2.1. (taux de récupération faible chez les crevettes âgées) alors que celles de l'expérience 5 étaient encore essentiellement dans la phase 2 (taux de récupération maximum chez les crevettes de taille moyenne). Nous avons déjà discuté de ces différences dans le taux de recapture en fonction de la taille et nous n'y reviendrons donc pas.

Étant donné notre méconnaissance des causes exactes de ces variations nous retiendrons comme valeur de  $X$ , en première approximation, la moyenne de  $X_6$  et de  $X_7$  soit  $X/\text{mois} = 0,22$ .

Nous pouvons également retenir, comme valeur moyenne maximale de  $X$  (valeur maximale de  $X$  en supposant  $X$  constant tout au long de l'expérience) la moyenne de  $X_3$  et  $X_4$  soit  $X/\text{mois} = 0,37$ .

D'après ce qui précède il conviendrait également, pour l'estimation de  $F$ , de retenir la valeur moyenne obtenue au cours des expériences 4-5 en combinant les deux expériences, soit  $F/\text{mois} = 0,4825$ .

Si nous ramenons cette mortalité à une mortalité  $q$  pour une intensité de pêche de 1 heure/km<sup>2</sup>/semaine nous obtenons  $q = 0,172$ .

Comme valeur minimale nous pouvons retenir la moyenne des valeurs obtenues lors des expériences 4 et 5 considérées séparément ; soit  $F/\text{mois} = 0,3375$  et  $q = 0,156$ .

*Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 8 avril 1976.*

## BIBLIOGRAPHIE

- BERRY (R. J.), 1967. — Dynamics of the Tortugas pink shrimp population. *University of Rhode Island*, Ph. D. Zoology, 160 pp.
- BEVERTON (J. H.), HOLT (S. J.), 1957. — On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery investigations*, Ser. 2, **19**, 533 pp.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1969. — Les populations benthiques (endofaune, crevettes péneïdes, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie biologique et pêche. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., **VIII** (1) : 41-71.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1971. — Étude des rendements de la pêche au chalut des crevettes Pénéïdes sur la côte nord-ouest de Madagascar de 1966 à 1970. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, **23**, 19 pp, 10 fig. ht., 4 annexes ht.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1972. — Quelques données biologiques sur les Pénéïdes de la côte nord-ouest de Madagascar à partir des échantillons des prises commerciales. *Archives Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, **3**, 33 pp.
- COSTELLO (T. J.), ALLEN (D. M.), 1962. — Survival of stained, tagged and unmarked shrimp in the presence of predators. *Proc. Gulf. Caribb. Fish. Inst.*, **14** : 16-20.
- COSTELLO (T. J.), ALLEN (D. M.), 1968. — Mortality rates in populations of pink shrimp, *Penaeus duorarum*, on the Sanibel and Tortugas grounds, Florida. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **66** (3) : 491-502.
- CROSNIER (A.), 1965. — Les crevettes Pénéïdes du plateau continental malgache. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., suppl. vol. **III** (3), 158 pp.
- FABENS (A. J.), 1965. — Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, **29** : 265-289.
- GARCIA (S.), 1973. — Marquage de *Penaeus duorarum* en Côte d'Ivoire ; résultats préliminaires : taux de recapture, migrations et croissance. *Doc. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, **IV** (3) : 29-48.
- GARCIA (S.), 1975. — Marquages de *Penaeus duorarum* en Côte d'Ivoire. II. Migrations et mortalités. *Doc. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, **VI** (1) : 21-44.
- GULLAND (J. A.), 1969. — Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : Analyse des populations. *Manuel FAO de Science halieutique*, **4**. **FRS/M4**, 160 pp.
- GULLAND (J. A.), HOLT (S. J.), 1959. — Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Conseil Internat. Explor. Mer.*, **25** : 47-49.
- KUTKUHN (J.), 1966. — Dynamics of a penaeid shrimp population and management implications. *U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.*, **65** (2) : 313-338.
- LE RESTE (L.), 1971. — Rythme saisonnier de la reproduction, migration et croissance des postlarves et des jeunes chez la crevette *Penaeus indicus* en baie d'Ambaro (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., **IX** (3) : 279-292.
- LE RESTE (L.), 1973. — Étude du recrutement de la crevette *Penaeus indicus* dans la zone de Nosy-Bé (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., **XI** (2) : 171-178.
- LE RESTE (L.), 1973. — Étude de la répartition spatio-temporelle des larves et jeunes postlarves de la crevette *Penaeus indicus* en baie d'Ambaro. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., **XI** (2) : 179-189.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), BARBE (F.), 1974. — Biométrie de quelques crevettes Pénéïdes à Madagascar : *Penaeus indicus*, *Penaeus semisulcatus*, *Penaeus japonicus*, *Metapenaeus monoceros*. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé*, **46**, 29 pp.
- LINDNER (M. J.), ANDERSON (W. W.), 1956. — Growth, migration, spawning and size distribution of shrimp *Penaeus setiferus*. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **56** (106) : 552-645.
- LUCAS (C.), YOUNG (P. C.), BRUNDRITT (J. K.), 1972. — Preliminary mortality rates of marked king prawns *Penaeus plebejus* in laboratory tanks. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **23** (2) : 143-150.
- MARCILLE (J.), 1972. — Les stocks de crevettes péneïdes côtières malgaches. *Bull. Madagascar*, **311** : 387-408.
- MARCILLE (J.), VEILLON (P.), 1973. — La pêche crevettière à Madagascar. Évolution des stocks. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé*, **35**, 28 pp, 15 fig.
- MARCILLE (J.), STEQUERT (B.), 1974. — La pêche crevettière à Madagascar en 1973. Évolution des stocks et des pourcentages des différentes espèces dans les captures. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé*, **43**, 40 pp, 14 fig., 6 tabl.
- NEAL (R.), 1969. — Shrimp dynamic program. *U.S. Fish. Wildl. Serv.*, **325** : 12-13.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., **IX** (2) : 149-166.
- RICKER (W. E.), 1958. — Hand book of computations for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Canada*, **119**, 300 pp.
- VINCENT-CUAZ (L.), 1964. — Observations crevettières effectuées en 1964 à Madagascar. Campagne du « Ghidorigo ». *Div. Pêches mar. Ministère de l'Agriculture de Madagascar. Tananarive*, 34 pp.
- VINCENT-CUAZ (L.), 1967. — Observations crevettières 1966. Campagne du « Bibelot », production artisanale. *Div. Pêches mar. Ministère de l'Agriculture de Madagascar. Tananarive*. 66 pp.
- VON BERTALANFFY (L.), 1938. — A quantitative theory of organic growth. *Human biology*, **10** (2) : 181-213.